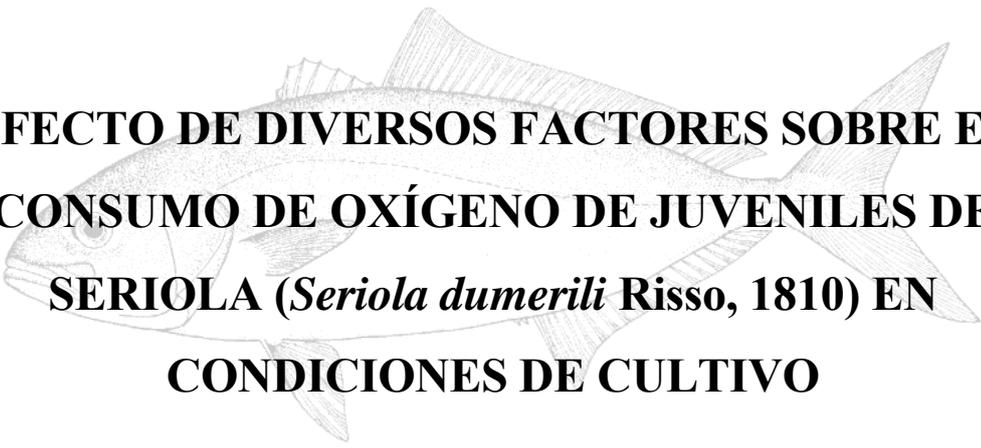


UNIVERSIDAD DE MURCIA
DEPARTAMENTO DE FISIOLÓGÍA
UNIDAD DOCENTE DE FISIOLÓGÍA ANIMAL
FACULTAD DE BIOLOGÍA

A detailed line drawing of a fish, likely a sea bream, shown in profile facing left. The drawing is overlaid with the title text.

**EFFECTO DE DIVERSOS FACTORES SOBRE EL
CONSUMO DE OXÍGENO DE JUVENILES DE
SERIOLA (*Seriola dumerili* Risso, 1810) EN
CONDICIONES DE CULTIVO**

FERNANDO DE LA GÁNDARA

Enero 2003

*Los peces no se mueren,
los mata la ignorancia
de quien los cultiva*

AGRADECIMIENTOS

Esta Tesis no hubiera visto la luz sin la ayuda de muchas Instituciones y personas a las que quiero, y quiero expresar mi agradecimiento.

A mi Director de Tesis, Francisco Javier Martínez. Su criterio, siempre acertado, ha conseguido dar forma al caos. ¡Fiat lux!

Al Instituto Español de Oceanografía, y en su nombre a mi Director Julio Mas, por permitirme realizar este estudio y contar siempre con su apoyo.

A Antonio García-Gómez (IEO), Miguel Jover (UPV) y Clive Talbot (Nutreco). Gracias a ellos pude estudiar el efecto del consumo de oxígeno de la seriola en los experimentos que realizamos sobre la nutrición de esta especie. Además, como coautores de lo que se ha ido publicando, han participado en la elaboración y corrección de gran parte del texto.

A los profesores Juan Antonio Madrid y Javier Sánchez-Vázquez, por iniciarme en el estudio de la cronobiología y facilitarme herramientas que he empleado profusamente en el presente trabajo.

A mis compañeros del IEO, Alicia García-Alcázar, Emilia Abellán, Marta Arizcun, Santiago García-Alcázar, Javier Delgado, Pilar Martín, Lola y M^aJosé Nortes, Paqui Esteban, María Ruiz, M^a José Peña, Manuela Ruiz, Ricardo Tormo, Juan Carlos Jiménez Moncada, Nicolás Pérez Ortega, Manuel Pérez Sánchez, Pepe y Ricardo Rodríguez y Tomás Raja, por su disposición a echarme una mano siempre que lo he necesitado.

A mis Maestros de Acuicultura: Aurelio Ortega (IEO); Salvador Zamora (UM); Beatrice Chatain, Denis Covès y Gilles Lemarie (IFREMER). Ellos han influido de forma decisiva en lo que sé y en lo que soy.

Finalmente, nada de esto hubiera visto la luz, sin la ayuda y el apoyo, constantes e incondicionales, de mi familia. Ellos, y no yo, han hecho verdaderamente el esfuerzo.

*A mis padres,
a mis Lolás
y a Fernando*

ÍNDICE

1.	INTRODUCCIÓN GENERAL	6
1.1.	La <i>Seriola</i> Mediterránea: la especie objetivo del estudio.....	6
1.1.1.	Descripción	6
1.1.2.	Hábitat.....	7
1.1.3.	Distribución.....	8
1.1.4.	Reproducción	8
1.1.5.	Crecimiento	9
1.1.6.	Alimentación.....	9
1.1.7.	Cultivo.....	11
1.1.8.	Experiencias de cultivo en el Mediterráneo.....	12
1.1.9.	Estado de los conocimientos sobre el consumo de oxígeno de <i>Seriola</i> sp.	16
1.2.	El metabolismo de los peces y su estimación	18
1.2.1.	Balance energético	18
1.2.2.	Medida del metabolismo.....	20
1.2.3.	La tasa metabólica.....	21
1.2.4.	Equivalentes oxalóricos	22
1.2.5.	El metabolismo basal	23
1.2.6.	El metabolismo en actividad.....	27
1.2.6.1.	El metabolismo de rutina.....	27
1.2.6.2.	El metabolismo en actividad <i>sensu stricto</i>	32
1.2.7.	El metabolismo postabsortivo.....	34
1.2.8.	El alcance metabólico	37
1.3.	Diversos factores que influyen sobre el consumo de oxígeno en peces cultivados	41
1.3.1.	Factores abióticos.....	41
1.3.1.1.	Temperatura	41
1.3.1.1.1.	La ecuación de Arrhenius	41
1.3.1.1.2.	La Q_{10}	42
1.3.1.1.3.	Aclimatación térmica	46

1.3.1.1.4.	Efecto de la temperatura sobre el alcance metabólico	50
1.3.1.2.	La concentración de oxígeno.....	50
1.3.2.	Factores bióticos	52
1.3.2.1.	El peso corporal	52
1.3.2.2.	La alimentación.....	62
1.3.2.2.1.	Ritmos diarios de consumo de oxígeno.....	63
1.3.2.2.2.	La frecuencia de distribución de alimento	64
1.3.2.2.3.	El ayuno	65
1.3.2.2.4.	La composición de la dieta.....	67
1.3.3.	Las manipulaciones.....	69
1.3.3.1.	La anestesia.....	70
1.3.3.2.	Las tareas de limpieza.....	71
1.3.4.	Los tratamientos profilácticos : el tratamiento con formol.....	72
1.4.	Los métodos de medida de consumo de oxígeno.....	74
1.4.1.	Método del sistema cerrado o estático	74
1.4.2.	Método del sistema abierto o de flujo (<i>flow-through</i>)	75
1.5.	Modelos matemáticos de consumo de oxígeno.....	79
2.	OBJETIVOS	83
3.	MATERIAL Y MÉTODOS GENERALES.....	88
3.1.	Instalaciones	88
3.2.	Aparatos de medida del consumo de oxígeno.....	91
3.2.1.	Sonda OXYGUARD® HANDY MKIII (portátil).....	91
3.2.2.	Sonda OXYGUARD®Modelo 420 (permanente).....	92
3.3.	Métodos de medida del consumo de oxígeno	93
3.3.1.	Flujo de agua cerrado.....	93
3.3.2.	Flujo de agua abierto.....	94
3.4.	Peces empleados.....	95
3.5.	Diseño experimental.....	97
3.6.	Estadística	98
3.6.1.	Tratamiento de datos.....	98
3.6.2.	Estadísticos.....	99
3.6.3.	Test estadísticos	99

4.	PARTE EXPERIMENTAL	101
4.1.	Experimento I : OBSERVACIÓN DE LA VARIACIÓN DIARIA DE CONSUMO DE OXÍGENO EN CONDICIONES DE CULTIVO	103
4.1.1.	Introducción	103
4.1.2.	Material y Métodos	103
4.1.3.	Resultados	105
4.1.4.	Discusión.....	107
4.2.	Factores que afectan al consumo de oxígeno	109
4.2.1.	Abióticos	109
4.2.1.1.	Experimento II : TEMPERATURA	109
4.2.1.1.1.	Introducción.....	109
4.2.1.1.2.	Material y Métodos	110
4.2.1.1.3.	Resultados.....	111
4.2.1.1.4.	Discusión.....	114
4.2.1.2.	Experimento III: CONCENTRACIÓN DE OXÍGENO	117
4.2.1.2.1.	Introducción.....	117
4.2.1.2.2.	Material y Métodos	117
4.2.1.2.3.	Resultados.....	118
4.2.1.2.4.	Discusión.....	120
4.2.2.	Bióticos	123
4.2.2.1.	Experimento IV: PESO	123
4.2.2.1.1.	Introducción.....	123
4.2.2.1.2.	Material y Métodos	124
4.2.2.1.3.	Resultados.....	125
4.2.2.1.4.	Discusión.....	126
4.2.3.	Dieta y alimentación	128
4.2.3.1.	Experimento V: FRECUENCIA DE ALIMENTACIÓN	128
4.2.3.1.1.	Introducción.....	128
4.2.3.1.2.	Material y Métodos	129
4.2.3.1.3.	Resultados.....	131
4.2.3.1.4.	Discusión.....	136
4.2.3.1.5.	Experimento VI: DISTRIBUCIÓN CONTINUA.....	139

4.2.3.1.5.1.	Introducción.....	139
4.2.3.1.5.2.	Material y Métodos	140
4.2.3.1.5.3.	Resultados.....	141
4.2.3.1.5.4.	Discusión	143
4.2.3.1.6.	Experimento VII: AYUNO.....	146
4.2.3.1.6.1.	Introducción.....	146
4.2.3.1.6.2.	Material y Métodos	146
4.2.3.1.6.3.	Resultados.....	147
4.2.3.1.6.4.	Discusión	148
4.2.3.1.7.	Experimento VIII: NIVEL ENERGÉTICO DE LA DIETA	152
4.2.3.1.7.1.	Introducción.....	152
4.2.3.1.7.2.	Material y Métodos	153
4.2.3.1.7.3.	Resultados.....	155
4.2.3.1.7.4.	Discusión	159
4.3.	Efecto de la manipulación.....	162
4.3.1.	Experimento IX : EFECTO DE LAS TAREAS DE MANIPULACIÓN Y LIMPIEZA	162
4.3.1.1.	Introducción	162
4.3.1.2.	Material y Métodos.....	163
4.3.1.3.	Resultados	164
4.3.1.4.	Discusión.....	166
4.3.2.	Experimento X : TRATAMIENTO CON FORMOL.....	171
4.3.2.1.	Introducción	171
4.3.2.2.	Material y Métodos.....	171
4.3.2.3.	Resultados	174
4.3.2.4.	Discusión.....	175
4.4.	Experimento XI : ESTIMACIÓN DEL CONSUMO DE OXÍGENO DEPENDIENDO DEL TAMAÑO DE LOS INDIVIDUOS Y DE LA TEMPERATURA DEL AGUA, DE FORMA COMBINADA.....	179
4.4.1.	Introducción	179
4.4.2.	Material y Métodos	179
4.4.3.	Resultados	181

4.4.4.	Discusión.....	182
5.	DISCUSIÓN GENERAL	186
5.1.	Medida del consumo de oxígeno.....	186
5.2.	Datos de consumo	188
5.3.	Peso y temperatura	189
5.4.	Alimentación	190
5.5.	Ritmos biológicos.....	193
5.6.	Manipulaciones y tratamientos	194
6.	CONCLUSIONES	195
7.	BIBLIOGRAFÍA.....	197
	INDICE DE ABREVIATURAS.....	243
	ÍNDICE DE TABLAS.....	245
	ÍNDICE DE FIGURAS	247

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1. La *Seriola* Mediterránea: la especie objetivo del estudio

Desde el punto de vista taxonómico, la seriola mediterránea o lecha, *Seriola dumerili* Risso, 1810, es un pez teleosteo perciforme perteneciente a la familia Carangidae. Según SMITH-VANIZ (1986), sus sinónimos más comunes son: *Seriola purpurescens* Temminck & Schlegel, 1844; *Seriola simplex* Ramsay & Ogilby, 1887 y *Seriola rhombica* Smith, 1959.



Figura 1. *Seriola dumerili* (Risso, 1810)

Según GARCIA-GOMEZ y DIAZ (1995), sus nombres comunes en los países o idiomas mediterráneos son: greater o purplish amberjack o mediterranean yellowtail (inglés); liche o sériele couronnée (francés); lecha, serviola, medregal o pez limón (español); ricciola (italiano); mayático (griego); sarikuyruk baligi (turco); orfan (yugoslavo); mineri (Chipre); accrole (Malta); irghal (Marruecos); guerriona (Túnez); tsola (Libia); insh (Egipto); intras (Siria) y seriola (Israel).

1.1.1. Descripción

Descripciones detalladas pueden encontrarse en GALLEGO (1978), SMITH-VANIZ (1986) y FISCHER *et al.* (1987). El cuerpo de la seriola mediterránea es alargado, de altura moderada y ligeramente comprimido (Figura 1). Los ojos son relativamente pequeños; la mandíbula superior con su extremo muy ancho (con un gran supramaxilar) que se extiende hasta

la vertical del borde posterior de la pupila. Los dientes son pequeños y están dispuestos en una gran banda en las dos mandíbulas.

Las branquias están dotadas de branquispinas (excluidos rudimentos) que disminuyen en número a lo largo del crecimiento; para una talla a la horquilla (LF) de entre 2 y 7 cm, 5 ó 6 branquispinas superiores, 15 ó 16 inferiores; en tamaños de más de 20 cm de longitud a la horquilla, de 11 a 19 branquispinas totales.

Posee dos aletas dorsales, la primera con 7 espinas (la primera reducida y cubierta de piel en los peces de más de 60 cm de LF; la segunda con una espina y entre 29 y 35 radios blandos; la anal con dos espinas aisladas (reducidas y cubiertas por la piel en los ejemplares de gran tamaño) seguidas de otra espina y de entre 18 y 22 radios blandos; el lóbulo de la segunda dorsal es relativamente corto y su longitud está contenida entre 7,2 y 7,7 veces en la LF; la base de la aleta anal es moderadamente corta y su longitud está contenida entre 1,4 y 1,7 veces en la base de la segunda dorsal; las pelvianas son más largas que las pectorales. Las escamas son pequeñas y cicloides (lisas al tacto); no existen escutelos. Existen sillones dorsal y ventral en el pedúnculo caudal. Vértebras, 10 + 14. El desarrollo osteológico ha sido estudiado por LIU (2001).

El color es amarillo - verdoso en juveniles (Figura 1) y en adultos azulado u oliváceo dorsalmente y argénteo a blanco en lados y vientre. Existe una mancha oscura desde el ojo a la parte anterior de la base de la aleta dorsal, excluida la nuca. Los juveniles tienen 5 bandas laterales oscuras y una sexta barra al final de la aleta caudal. El tamaño máximo citado está entre 180 – 190 cm de longitud total y alrededor de 80 kg de peso, aunque normalmente son de 110 cm y 25-40 kg.

1.1.2. Hábitat

Es un pez tanto epibéntico como pelágico que se encuentra a menudo cerca de arrecifes o en hoyos profundos en mar abierto o bajíos. Normalmente forma cardúmenes de pequeño o moderado tamaño aunque pueden ser solitarios; normalmente en 18-72 m pero pueden aparecer hasta en 360 m (SMITH-VANIZ, 1986).

Los juveniles de pequeño tamaño se asocian con objetos flotantes en aguas oceánicas o neríticas (MASSUTI *et al.*, 2000). Esta característica es empleada para su captura (GIOVANARDI *et al.*, 1984; CAVALIERE *et al.*, 1989; GRECO *et al.* 1991; GARCIA-GOMEZ y DIAZ, 1995).

1.1.3. Distribución

La distribución en el Atlántico (Figura 2) no está bien establecida debido a la confusión en el pasado con *Seriola carpenteri*. Definitivamente se sabe que se encuentra desde el Mediterráneo al Golfo de Vizcaya, raramente vagabundeando por las costas británicas. También parece distribuirse de Nueva Escocia hasta Brasil, Suráfrica, Golfo Arábico, Australia, Japón e islas Hawaii (SMITH-VANIZ, 1986).

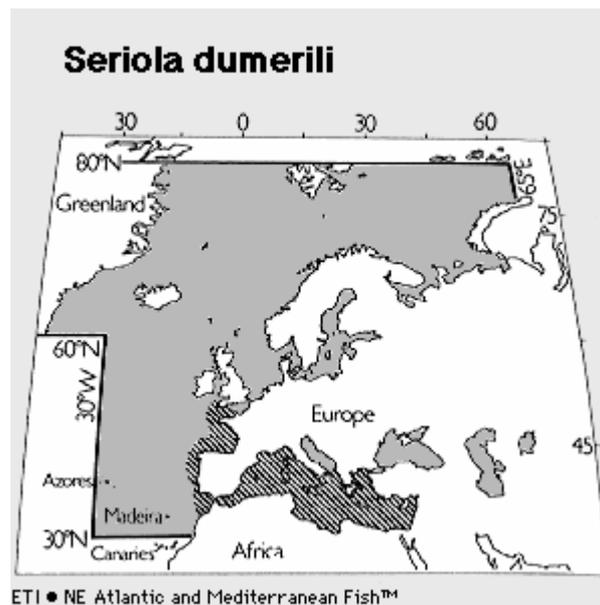


Figura 2. Distribución de *Seriola dumerili* en el Atlántico Norte y Mediterráneo. Tomado de SMITH-VANIZ (1986)

1.1.4. Reproducción

La seriola es un pez con sexos separados, diferenciables precozmente. La diferenciación sexual se expresa de forma clara en juveniles a partir de 24 - 25,5 cm de longitud, entre 4 y 5

meses de edad (MARINO *et al.* 1995a). El periodo de indiferenciación sexual del desarrollo gonadal, que tarda más de un año en otros teleósteos, no se ha citado en *Seriola dumerili*. La madurez sexual no se alcanza hasta los 4 ó 5 años de edad (MARINO *et al.*, 1995b ; KOZUL *et al.*, 2001a). MARINO *et al.* (1995b) deducen que la diferenciación gonadal y su desarrollo parecen ser dependientes de la talla de los individuos. El periodo natural de puesta en el Mediterráneo se establece entre los meses de Mayo y Julio (LAZZARI y BARBERA 1988; GRAU, 1992).

1.1.5. Crecimiento

Se conocen pocos datos sobre el crecimiento natural de esta especie en la zona. MANOOCH y POTTS (1997) han realizado un estudio sobre su crecimiento en el Golfo de Méjico, mediante el análisis de los otolitos (*saggita*). Afirman que los otolitos de esta especie son pequeños, difíciles de localizar, extraer y leer, siendo esto, quizás la causa de la falta de estudios sobre esta materia. En cualquier caso, aunque las estimaciones de crecimiento en el Golfo de Méjico no sean directamente extrapolables al Mediterráneo, sí indican que el crecimiento de esta especie en el medio natural es alto en comparación con otros perciformes, en particular con aquellos de interés en cultivos marinos.

MAZZOLA *et al.* (2000) han realizado un seguimiento del crecimiento de individuos cultivados comparándolo con individuos salvajes pescados *in situ*. Según estos autores, los individuos de *Seriola dumerili* nacidos a finales de la primavera alcanzarían a final de ese año en el medio natural, unos 800 g de peso y una longitud total de cerca de 40 cm. Recientemente KOZUL *et al.* (2001b) han determinado la edad, el crecimiento (Figura 3) y la mortalidad de esta especie en el Adriático, en un amplio rango de tamaños que van desde los 500 g hasta los 45 kg de peso.

1.1.6. Alimentación

Son varios los estudios publicados sobre la alimentación de *Seriola dumerili* en la naturaleza, tanto en adultos como en juveniles. Indican que se trata de una especie oportunista,

con una dieta que varía en función de su tamaño (MAZZOLA *et al.*, 1993; MATAILLANAS *et al.*, 1995; PIPITONE y ANDALORO, 1995).

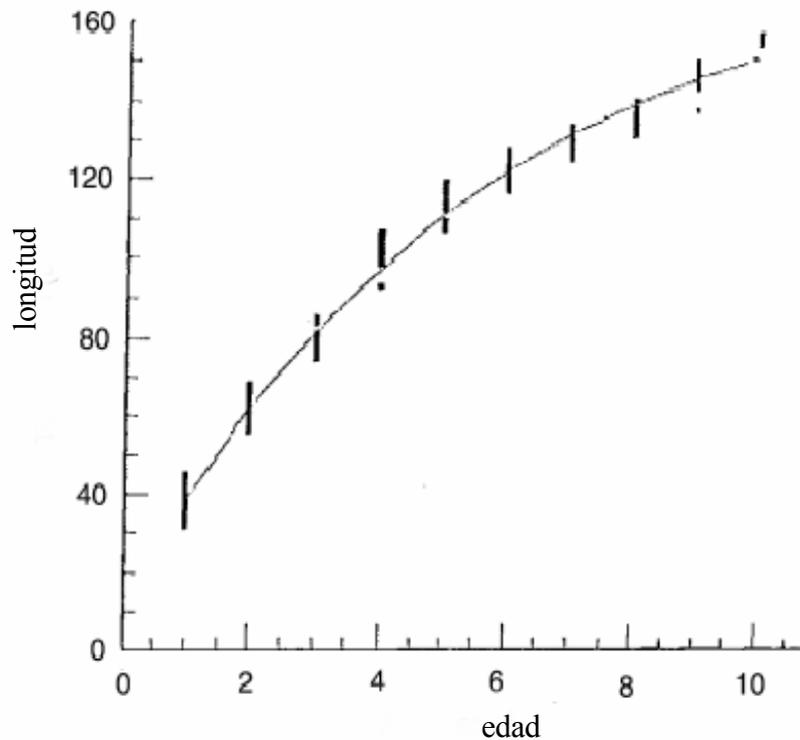


Figura 3. Curva de crecimiento de *Seriola dumerili* en el Adriático (KOZUL *et al.*, 2001).

El análisis de contenidos estomacales realizado por BADALAMENTI *et al.* (1995) mostró tres fases diferentes de predación, dependiendo de la variación en tamaño de los ejemplares. Los individuos de hasta 80 mm de longitud estándar predan principalmente sobre la comunidad zooplantónica (copépodos y larvas de crustáceos). Los individuos entre 80 y 120 mm de longitud estándar representan una fase de transición en la cual los peces continúan alimentándose de zooplancton, pero los elementos bentónicos y nectónicos también adquieren importancia. Los individuos mayores de 120 mm, se alimentan preferentemente de elementos nectónicos y nectobentónicos.

PIPITONE y ANDALORO (1995) investigaron los hábitos alimentarios de jóvenes seriolas. Las más pequeñas (de 9,0 a 18,5 cm de longitud estándar) mostraron un régimen planctónico a base de larvas de decápodos, de anfípodos y de gasterópodos pelágicos mientras

que las mayores (entre 20,0 y 33,0 cm de LS) mostraron un régimen alimenticio piscívoro. Tal cambio en el régimen alimenticio pudiera estar relacionado con el cambio de hábitat que se produce cuando los peces alcanzan los 20 cm de longitud estándar. A partir de esta talla abandonan el mar abierto para acercarse a la costa. Por su parte ANDALORO y PIPITONE (1997), examinando el contenido estomacal de adultos, encontraron un 79,7% de estómagos no vacíos, siendo el 79,5% en número de presas y el 70,9% en peso; los cefalópodos aparecieron en el 26,8% de estómagos no vacíos, representando el 20,5% en número de presas y el 29,0% en peso. Las presas más frecuentes fueron *Boops boops*, *Loligo spp.*, *Sardinella aurita*, *Sardina pilchardus* y *Sepia officinalis*. Las presas pelágicas aparecieron con menor frecuencia y en menor cantidad que las demersales; además los machos se alimentaron mucho más intensamente con presas demersales que las hembras. Como ha sido puesto de manifiesto, la seriola es esencialmente un depredador piscívoro. Aunque usualmente se ha considerado como una especie pelágica, la opinión de estos autores es que no parece depender de fuentes alimentarias pelágicas en el Mediterráneo Central, al menos durante la temporada de puesta.

1.1.7. Cultivo

Seriola dumerili viene teniendo una importancia creciente para la acuicultura. La principal característica la constituye su rápido crecimiento: alrededor de 1 kg en un año (CAVALIERE *et al.*, 1989; LAZZARI y BARBERA, 1989; GARCIA-GOMEZ, 1993; MAZZOLA *et al.*, 1996; JOVER *et al.*, 1999; LAZZARI *et al.*, 2000). Esta tasa de crecimiento es 10 veces superior a la de la lubina (*Dicentrarchus labrax*) cultivada, en el mismo periodo de crecimiento (MURACCIOLI *et al.*, 2000). Otra característica fundamental es su buena adaptación a la cautividad, aceptando una alimentación artificial (GARCIA-GOMEZ, 2000). Finalmente, su alto valor comercial (10-20 € / kg) hacen de ella una especie con grandes posibilidades en el cultivo intensivo.

Son varias las experiencias llevadas a cabo sobre el cultivo de esta especie, tanto a nivel experimental como productivo. Las técnicas empleadas son las mismas que las puestas a punto en Japón para la seriola japonesa (*Seriola quinqueradiata* Temminck & Schegel, 1844), el pez exclusivamente marino más cultivado en el mundo (véanse revisiones de IKENOUE y KAFUKU (1992) y NAKADA (2002)), con una producción anual cercana a las 150 000 Tn y

una facturación superior a los 1000 millones de dólares (Figura 4, FAO, Fishstat, 1998). Aunque, como citan GARCIA-GOMEZ y DIAZ (1995), los científicos japoneses han tenido éxito con la reproducción y cultivo larvario de *Seriola dumerili* (llamada en Japón “Kampachi”) desde 1979 y con más éxito desde 1987 (MASUMA *et al.*, 1990; TACHIHARA *et al.*, 1993), dado que su desarrollo a nivel industrial es limitado, el cultivo se realiza fundamentalmente capturando juveniles del medio natural.

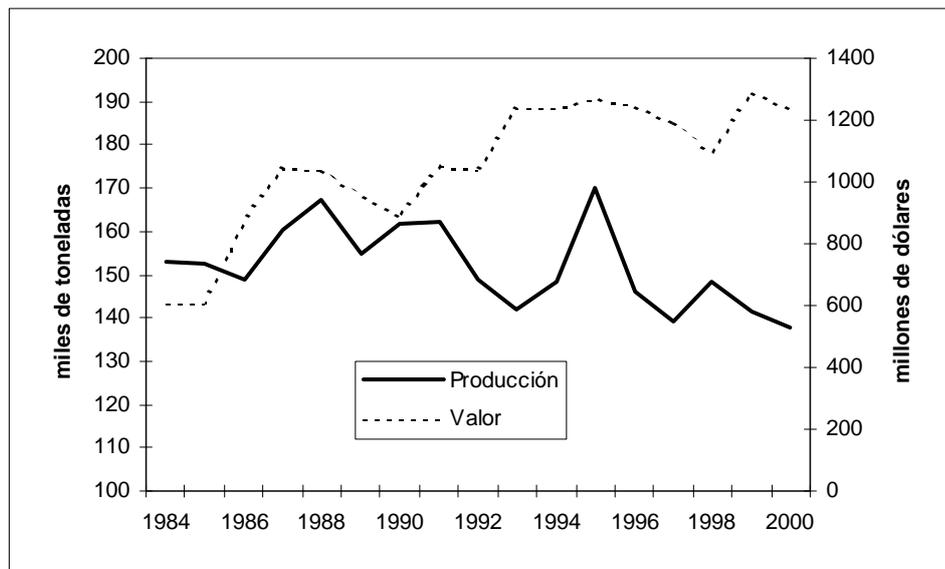


Figura 4. Producción y valor de *Seriola* sp. cultivada en el mundo (fuente FAO).

1.1.8. Experiencias de cultivo en el Mediterráneo

En el Mediterráneo, el cultivo se ha llevado a cabo en tanques de cemento (CAVALIERE *et al.*, 1989; LAZZARI y BARBERA, 1989; GARCIA-GOMEZ, 1993; GARCIA-GOMEZ, 1993; GRECO *et al.*, 1993; JOVER *et al.*, 1999; TALBOT *et al.*, 2000; SKARAMUCA *et al.*, 2001), en jaulas sumergidas (MAZZOLA *et al.*, 2000) y en jaulas flotantes (GIOVANARDI *et al.*, 1984; NAVARRO *et al.*, 1987; BOIX *et al.*, 1993; MARINO *et al.*, 1995a; MAZZOLA *et al.*, 1996; MAZZOLA *et al.*, 2000). Como citan MURACCIOLI *et al.* (2000), su desarrollo se ha visto limitado por varias razones entre las que cabe citar la disponibilidad de juveniles, al no existir una producción industrial de los mismos (LAZZARI *et al.*, 2000), y por ciertos problemas relacionados con la patología (NAVARRO *et al.*, 1987; MONTERO *et al.*, 1997a,b; GRAU *et al.*, 1999; ALCAIDE *et al.*, 2000; MONTERO *et al.*, 2000, 2001a,b; PADROS *et al.*, 2001;

RIGOS *et al.*, 2001; SKARAMUCA *et al.*, 2001; WHITTINGTON *et al.*, 2001), y que han hecho que los resultados obtenidos no permitan la producción comercial de esta especie a gran escala, aunque en España se producen ciertas cantidades que en la actualidad pueden catalogarse como anecdóticas (Figura 5). En base a sus características de crecimiento y su relación muy estrecha con la seriola japonesa, una vez solventados los problemas, *Seriola dumerili* se presenta como una especie con un considerable potencial en la acuicultura del Mediterráneo, así como en otras regiones, notablemente en Japón (TALBOT *et al.*, 2000).

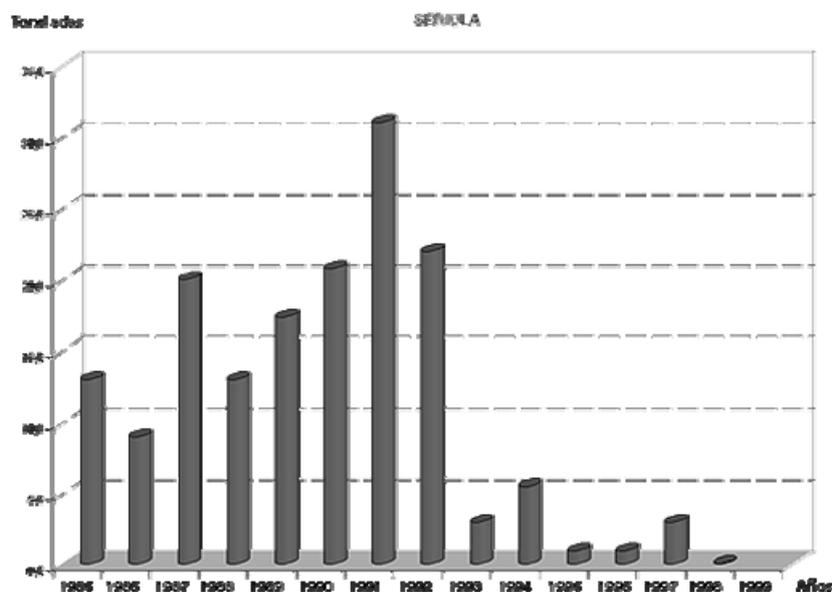


Figura 5. Producción de *Seriola dumerili* en España (Fuente : JACUMAR)

GIOVANARDI *et al.* (1984) demostraron el rápido crecimiento de esta especie. En sus experimentos realizados en jaulas flotantes en aguas de Sicilia, las seriolas pasaron de 80 g a 400 g de peso medio en un periodo de 50 días. Posteriormente, NAVARRO *et al.* (1987) consiguieron en jaulas flotantes y temperaturas naturales del litoral murciano, un incremento de peso medio de algo más de un kilo en un año aunque la mortalidad fue alta (23%). Estos autores citan al hongo *Ichthyophonus hoferi* como su principal responsable.

Al este de Sicilia, CAVALIERE *et al.* (1989), realizaron así mismo experiencias de crecimiento con esta especie, en tanques en tierra. Obtuvieron unos resultados algo más prometedores que los de NAVARRO *et al.* (1987), con mortalidades del 15% y un crecimiento

de alrededor de 1200 g en 400 días de cultivo. Este mismo año y también en tanques, LAZZARI y BARBERA (1989) presentaron sus resultados de cultivo de esta especie. Los individuos alcanzaron 1,4 kg de peso entre Octubre de 1984 y Septiembre de 1985, siendo alimentados con una dieta monoespecífica. La mortalidad sufrida en este periodo (5 - 6 %) fue muy inferior a la observadas por los autores citados anteriormente .

De nuevo en España, BOIX *et al.* (1993) llevaron a cabo una experiencia de cultivo de seriola mediterránea, durante el periodo comprendido entre Diciembre de 1990 y Septiembre de 1991, en jaulas flotantes ubicadas en el límite meridional de la costa catalana. En este periodo, los ejemplares en engorde pasaron de 356,2 g a 1953,4 g. La mortalidad padecida fue, sin embargo, muy elevada (83,22 %), lo que volvió a poner en tela de juicio la idoneidad del cultivo de esta especie. Hasta ese momento, la alimentación de la seriola mediterránea en cultivo, fue exclusivamente a base de pescado. GRECO *et al.* (1993) realizaron un experimento para probar la posibilidad de introducir nuevas materias primas en la alimentación de esta especie, como despojos de pollo, obteniendo unos pobres resultados de crecimiento a ser comparados con una alimentación a base de pescado.

GARCIA-GOMEZ (1993) realiza el primer intento de alimentación de *Seriola dumerili* con pienso semihúmedo. Tras 150 días de alimentación, entre Septiembre y Febrero, los peces pasaron de alrededor de 65 g a cerca de 400 g. Los resultados indicaron así mismo que la dieta semihúmeda era adecuada y comparable a la de la dieta basada únicamente en pescado. Sin embargo la supervivencia fue significativamente superior en los lotes alimentados con pienso semihúmedo.

En los últimos años, MAZZOLA *et al.* (1996, 1999, 2000) llevan experimentando el engorde de *Seriola dumerili* en jaulas sumergidas en aguas de Sicilia, probando la alimentación con pescado y con pienso (Figura 6). Entre los meses de Agosto y Diciembre, las seriolas con un peso medio de partida de alrededor de 50 g alcanzaron los 1200 g cuando fueron alimentadas con pescado mientras que solo alcanzaron cerca de 800 g las alimentadas con pienso. En ambos casos la mortalidad apreciada fue muy baja.

SKARAMUCA *et al.* (2001), en un reciente trabajo, han estudiado el crecimiento de juveniles de esta especie en tanques de cemento, alimentando con tres dietas diferentes (sardina, sardina y pienso, solo pienso). Sus resultados van en la misma línea que lo observado por MAZZOLA *et al.* (2000), con unos rendimientos muy superiores en los lotes alimentados con pescado.

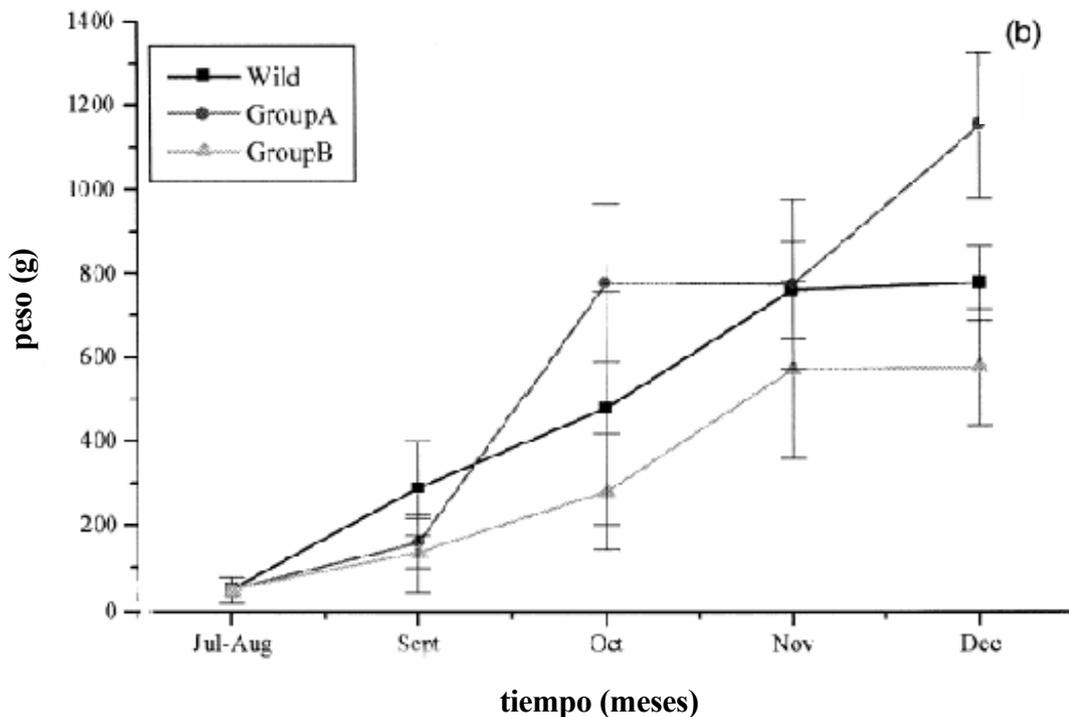


Figura 6. Crecimiento en peso (g) de *Seriola dumerili* en jaulas sumergidas, alimentada con pescado (GroupA), con pienso (GroupB) y su comparación con el crecimiento en el medio natural (Wild), según MAZZOLA *et al.* (2000).

GARCÍA-GÓMEZ y cols., en la Planta experimental de Cultivos Marinos del Instituto Español de Oceanografía, en Mazarrón (Murcia), (GARCIA-GOMEZ *et al.*, 1995; GONZALEZ *et al.*, 1995; JOVER *et al.*, 1997, 1999; TALBOT *et al.*, 2000) han venido estudiando en estos últimos años, el engorde de juveniles de esta especie, a escala experimental en tanques en tierra. Los resultados globalmente han indicado que el crecimiento de esta especie en tanques y con alimentación a base de piensos secos, es de más de 1,5 kg en un año. Así mismo han estudiado numerosos problemas patológicos asociados con el engorde intensivo de esta especie (MONTERO *et al.*, 1997a,b, 2000; 2001a,b; ALCAIDE *et al.*, 2000).

1.1.9. Estado de los conocimientos sobre el consumo de oxígeno de *Seriola* sp.

No existe ningún estudio previo publicado sobre el consumo de oxígeno de *Seriola dumerili*. La práctica totalidad de los conocimientos se refieren a la seriola japonesa *Seriola quinqueradiata*. Únicamente un resumen de GARCIA-GARCIA *et al.* (1993) hace relación a un estudio sobre este tema en *Seriola dumerili*. Sin embargo si se encuentran varios estudios sobre este tema fundamentalmente en *Seriola quinqueradiata*.

El intercambio gaseoso en *Seriola quinqueradiata* ha sido estudiado a partir del estudio de las branquias por YAMAMOTO *et al.* (1981a) y HUGHES y UMEZAWA (1983) en condiciones de reposo y en normoxia, basándose en el contenido en oxígeno en el agua inspirada y expirada, el contenido en oxígeno y dióxido de carbono en la sangre arterial y venosa, el consumo de oxígeno y la excreción de CO₂, la ventilación branquial y la perfusión branquial. Una completa biometría de las branquias de esta especie puede encontrarse en KOBAYASHI *et al.* (1988). La gran capacidad de oxígeno y la alta saturación de oxígeno de la sangre arterial de la seriola se traduce en un gran contenido del mismo en la sangre arterial. El gran abastecimiento de oxígeno a los tejidos, necesario para un comportamiento activo de los peces, se consigue no gracias a una gran salida cardiaca sino al alto contenido en oxígeno de la sangre arterial. Sin embargo el sistema branquial, aunque extenso, es similar al de la trucha e inferior si se compara con otras especies pelágicas como *Coryphaena hippurus* o los atunes.

YAMAMOTO *et al.* (1981a,b, 1983), BRILL *et al.* (1998) e HISHIDA *et al.* (1998), entre otros, han estudiado la relación que existe entre el contenido gaseoso y la sangre en la seriola japonesa *Seriola quinqueradiata*, para conocer las posibilidades respiratorias del pez en varias condiciones de hematocrito. Observaron que al aumentar el hematocrito aumenta la capacidad de oxígeno, el contenido en oxígeno y la saturación de oxígeno en la sangre arterial, y el contenido en oxígeno y la saturación en oxígeno de la sangre venosa mezclada. Por otra parte, el hematocrito y la concentración de la hemoglobina en la sangre de la seriola japonesa se elevan más del 30% durante hipoxia severa en 35 – 40 minutos.

Se considera que alrededor del 40% del aumento en el hematocrito es causado por la liberación eritrocitaria desde el bazo y alrededor del 60% de la hemoconcentración se debe a la

expulsión del agua del plasma circulante. Se considera que no existe una hinchazón osmótica de los eritrocitos a juzgar por el nivel constante del índice de saturación de la sangre. YAMAMOTO *et al.* (1985) observaron mediante una ventana abierta en el abdomen, el bazo de la seriola japonesa durante los experimentos de ejercicio continuado por persecución y durante experimentos en hipoxia burbujeando nitrógeno. El bazo se redujo por encima del 30% en longitud, en un 60% o más en el peso y en un 70% o más en el contenido de hemoglobina, tanto debido al ejercicio como a la hipoxia. Por tanto, la capacidad de la seriola japonesa de reclutar eritrocitos al producirse un aumento de la demanda de oxígeno, o una situación de hipoxia, es muy importante. A este respecto HARADA (1965) pone de manifiesto que, aunque con ciertas variaciones individuales, la muerte por asfíxia de peces de edad 0⁺ sucede a niveles bajos, entre 1,2 y 1,4 ppm de oxígeno disuelto.

TSUKAMOTO y CHIBA (1981) e IKENOUE y KAFUKU (1992) han estudiado el comportamiento del consumo de oxígeno de la seriola japonesa frente al ejercicio. Muestran que la tasa metabólica de la seriola japonesa se incrementa con la velocidad de natación, siendo remarcable este incremento cuando la velocidad aumenta de 49 a 62 cm s⁻¹, alcanzando los 800 mg O₂ kg⁻¹ h⁻¹. TSUKAMOTO (1981, 1984) estimó en 61 cm s⁻¹ la velocidad máxima que juveniles de seriola japonesa pueden desarrollar utilizando exclusivamente el metabolismo aerobio. Más allá, se activa el metabolismo anaerobio, con producción de lactato y aparición de una deuda de oxígeno.

En el otro extremo, la extrapolación de la ecuación obtenida, en el cero de actividad arroja un valor de 200 mg O₂ kg⁻¹ h⁻¹. Estos datos son superiores a los obtenidos por HUGHES y UMEZAWA (1983) que citan como consumo de oxígeno en reposo de *Seriola quinqueradiata*, 114 mg O₂ kg⁻¹ h⁻¹.

El consumo de oxígeno de la seriola japonesa debido a la alimentación ha sido tratado por SAKAGUCHI y YANAGI (1990) y FURUKAWA *et al.* (1992). Estos autores ponen de manifiesto que el consumo de oxígeno en la seriola japonesa después de la alimentación, en condiciones de cultivo, es de unas tres veces el consumo en reposo, siguiendo posteriormente una cinética semejante a la observada de forma general en las otras especies de peces (JOBLING, 1983c).

1.2. El metabolismo de los peces y su estimación

Los peces, como otros sistemas vivos, deben actuar en conformidad con las leyes de la termodinámica. La materia y la energía pueden ser transformadas pero nunca destruidas. Los peces ganan materia y energía en su alimentación, y las pierden como resultado del catabolismo, que proporciona energía para todas las funciones vitales (BRETT y GROVES, 1979). La mayor parte del alimento ingerido puede ser utilizado como combustible para producir energía. Desde el punto de vista de la acuicultura productiva, resulta fundamental el conocimiento de este flujo energético ya que de su devenir depende gran parte de la rentabilidad de la instalación, ya que está asociado con criterios económicos tan importantes como la supervivencia, la productividad y la tasa de crecimiento (KAZAKOV y KHALYAPINA, 1981).

1.2.1. Balance energético

Todo el alimento ingerido por el pez puede ser considerado en términos de energía. Para ello basta transformar cada uno de los nutrientes que lo componen en sus equivalentes energéticos, es decir en la cantidad de energía que producirían en una combustión completa. Según BRETT y GROVES (1979), la equivalencia sería: 1 g de proteína = 23,6 kj; 1 g de lípidos = 36,2 kj; 1 g de carbohidratos = 17,2 kj.

Son numerosos los autores que han clasificado las diferentes partidas del flujo energético en una ecuación que en su forma más simple sería:

$$\mathbf{Energía\ ingerida = Energía\ conservada + Energía\ eliminada}$$

BRETT y GROVES (1979) denominan a la energía conservada, energía para el crecimiento (E_C), y a la energía eliminada, la dividen en energía metabolizada (E_M) y energía excretada (E_E).

$$\mathbf{E_I = E_M + E_C + E_E}$$

Si como energía excretada se entiende toda aquella energía que sale del pez integrada en compuestos químicos, en esta formulación, se correspondería tanto a la eliminada en orina (E_O), a través de las branquias (E_B) y en heces (E_H), así como la contenida en los gametos expulsados (E_R), mientras que la energía metabolizada puede a su vez dividirse en dos: la energía utilizada en el catabolismo y la energía utilizada en el anabolismo.

A efectos prácticos, ya que son muy difíciles de diferenciar, las pérdidas branquiales y urinarias se agrupan. Suponen la pérdida energética por excreción (E_E) de amoníaco y urea. NIIMI y BEAMISH (1974) han sugerido que el término de pérdida urinaria, tal y como se emplea en vertebrados superiores, debe ser reemplazado en el caso de los peces por el de “pérdida no fecal”.

Por su parte, la energía derivada a la producción de gametos y almacenada en ellos, suele adicionarse a la energía para el crecimiento (E_C) ya que antes de su expulsión forma parte de la energía almacenada como biomasa.

En cuanto a la energía empleada en el metabolismo E_M , se libera en forma de calor, de tal forma que la determinación del balance energético puede ser realizada midiendo la producción de calor o por estimación de los cambios en el contenido de energía corporal. Este último método de balance corporal requiere ensayos realizados durante un significativo espacio de tiempo, a lo largo del crecimiento de los animales, y presenta algunas dificultades en la interpretación de las respuestas del animal a un determinado régimen alimentario o composición de la dieta. La calorimetría animal es el método preferido por los nutrólogos para estudiar balances energéticos durante cortos periodos de tiempo, en respuesta a una dieta (DE LA HIGUERA, 1987). Sin embargo, en el caso de los peces la medida directa de calor resulta poco práctica debido por una parte a la alta capacidad calorífica del agua, medio en el que se desenvuelven, y por otra, a su condición de poiquiloterms que conlleva una baja producción de calor.

Es por esto que la estimación de la energía metabolizada en los peces se realiza mediante la calorimetría indirecta que consiste en medir su consumo de oxígeno, dado que este es proporcional a la energía liberada en forma de calor, siempre y cuando aquella proceda de una combustión aerobia.

1.2.2. Medida del metabolismo

La calorimetría indirecta ha sido aplicada ampliamente en los estudios de metabolismo energético de animales criados y en humanos. Cuando se usa esta técnica, se asume que toda la energía se deriva de la destrucción vía oxidativa de los carbohidratos, lípidos y proteínas (GELINEAU *et al.*, 1999).

Según HOPKINS y CECH (1994), el metabolismo respiratorio (consumo de oxígeno) es un indicador sensible y no invasivo de la condición fisiológica general que puede usarse para cuantificar la cantidad de energía que se usa. Los animales utilizan el oxígeno y producen anhídrido carbónico en el transcurso de la respiración celular, un proceso cuyas reacciones tienen lugar a nivel de las mitocondrias (ECKERT, 1990).

La determinación del consumo de oxígeno es fácil desde el punto de vista técnico y se utiliza tan comúnmente para el cálculo de las tasas metabólicas que los dos términos se usan alternativamente. La razón de que se utilice como una medida práctica de la tasa metabólica es la de que la cantidad de calor producido por cada litro de oxígeno utilizado por el metabolismo es un factor que permanece casi constante, independientemente de si se oxidan grasas, glúcidos o proteínas (SCHMIDT-NIELSEN, 1997).

Como afirman BURGGREN y ROBERTS (1991), los términos respiración y metabolismo pueden definirse de muchas maneras, influenciada la definición sin duda por la disciplina a la que se dedique el investigador. Así, un ecofisiólogo observará la respiración en términos de consumo de energía global por los animales, mientras que para un fisiólogo a nivel de sistemas la respiración se definirá en términos del movimiento de O₂ y CO₂ entre el medio ambiente y los órganos intercambiadores de gases, y un fisiólogo celular definirá la respiración como el movimiento de electrones entre una serie de moléculas transportadoras, en el interior de las mitocondrias. Estos mismos autores definen la respiración como la suma de procesos por los cuales los gases respiratorios son transferidos entre el medio ambiente y los tejidos. Desde el punto de vista de un acuicultor, el metabolismo y la respiración se encuentran relacionados con la cantidad de agua (y por tanto de oxígeno) que debe aportar a un cultivo de forma que un

defecto de la misma no suponga una merma de la productividad (o supervivencia) de los stocks, pero así mismo un exceso no conlleve un incremento de los gastos de producción.

Como se ha afirmado, el consumo de oxígeno en un momento dado proporciona una estimación de la energía que está siendo utilizada. Sin embargo resulta de gran importancia establecer en qué proceso vital está siendo empleada. Numerosos autores se han empleado en diferenciar el destino de la energía metabólica.

1.2.3. La tasa metabólica

El gasto energético de un ser vivo, por unidad de tiempo se denomina tasa metabólica. Como afirma LOVELL (1989), el conocimiento de la tasa metabólica de los peces bajo varias condiciones tiene una importancia práctica. Resulta valioso a la hora de determinar los niveles de energía dietaria y los ajustes diarios de la dieta bajo diversas condiciones y propósitos productivos. Por ejemplo, los requerimientos de energía, en el mantenimiento de los peces y el incremento calórico (pérdidas) de ciertas materias alimenticias, pueden derivarse de los datos de la tasa metabólica. La tasa de consumo de oxígeno por los peces se utiliza así mismo en la determinación de la capacidad de carga de los sistemas de cultivo de peces y en la predicción de las necesidades de aireación o caudales de agua en diversos ambientes acuícolas.

Por regla general y, fundamentalmente en términos comparativos la tasa metabólica se suele expresar por unidad de biomasa. A este índice se le denomina tasa metabólica específica, y es el resultante de dividir la tasa metabólica entre la biomasa del individuo. Las unidades en que se expresa la tasa metabólica pueden ser unidades de energía, ya que de gasto energético se trata. Así, la tasa metabólica específica puede expresarse como unidades energéticas producidas por unidad de biomasa viva y por unidad de tiempo. Sin embargo, dado que en la mayoría de los trabajos sobre metabolismo en peces, éste se estima indirectamente mediante la valoración del consumo de oxígeno, la tasa metabólica específica se expresa comúnmente como cantidad de oxígeno consumido por biomasa de pez y por unidad de tiempo. Por regla general las unidades en que suele expresarse la tasa metabólica específica son el kilojulio (kj) o la kilocaloría (kcal) si de unidades energéticas se trata, los miligramos de oxígeno consumidos (en ocasiones mililitros: $1 \text{ mg O}_2 \sim 1,43 \text{ ml O}_2$) cuando se estima el consumo de oxígeno, los kilogramos de biomasa (a

veces gramos si el pez es de pequeño tamaño), y como unidad de tiempo suele utilizarse la hora (aunque en ocasiones se utilizan los minutos). De esta forma las unidades de la tasa metabólica de uso más frecuente son: $\text{kJ kg}^{-1} \text{h}^{-1}$, $\text{kcal kg}^{-1} \text{h}^{-1}$ y $\text{mg O}_2 \text{kg}^{-1} \text{h}^{-1}$. En todo caso, todas estas unidades energéticas son interconvertibles. Así: $1 \text{ kJ} \sim 0,24 \text{ kcal}$.

1.2.4. Equivalentes oxicalóricos

En cuanto a la transformación de unidades de energía en consumo de oxígeno y viceversa, ésta se realiza mediante equivalentes oxicalóricos (Q_{ox}). La asignación de equivalentes oxicalóricos precisos depende de la proporción de proteínas, lípidos y carbohidratos catabolizados (BEAMISH, 1974). Es claramente vital que el valor del coeficiente Q_{ox} utilizado en los experimentos sea el apropiado para la situación en cuestión, ya que pequeñas diferencias en Q_{ox} pueden conllevar diferencias significativas en el cálculo de la pérdida total de calorías del sistema, en forma de calor.

BRAFIELD y SOLOMON (1972) pusieron de manifiesto que, aunque las vías químicas involucradas en las oxidaciones biológicas son complejas, es válido en este contexto considerar solo los sustratos iniciales y finales, en el estudio de los estados energéticos de la reacción. Así, tomando el caso simple de la respiración aerobia de la glucosa, el equivalente Q_{ox} sería de $3,53 \text{ cal mg}^{-1} \text{O}_2$ consumido ($\sim 14,71 \text{ kJ mg}^{-1} \text{O}_2$). En el caso de la respiración de las proteínas, la situación es más compleja, tanto por las variaciones en la naturaleza del sustrato como del producto final. En el caso de los peces, cuyo producto principal de excreción es el amonio el equivalente oxicalórico apropiado parece ser de $3,20 \text{ cal perdidas como calor por mg de oxígeno consumido}$ ($13,4 \text{ kJ mg}^{-1} \text{O}_2$).

WINBERG (1956) sugirió que independientemente de las proporciones oxidadas, el coeficiente oxicalórico no varía más de un 1,5 %. Se acuerda generalmente que un equivalente oxicalórico de $3,42 \text{ cal mg}^{-1}$ de O_2 consumido ($\sim 14,25 \text{ kJ mg}^{-1} \text{O}_2$) es más apropiado en el caso de vertebrados superiores, aunque BRETT y GLASS (1973) sugieren que este valor es así mismo aceptable para el salmón sockeye (*Oncorhynchus nerka*) aunque otro equivalente oxicalórico de $3,24 \text{ cal mg}^{-1} \text{O}_2$ es propuesto por BRETT y GROVES (1979).

LOVELL (1989) por su parte afirma que para convertir el oxígeno consumido en calor producido por los peces, suelen usarse los valores de equivalentes oxalórico de 3,24 cal mg⁻¹ de O₂ cuando las fuentes de energía son proteínas y grasas, y 3,36 cal mg⁻¹ de O₂ cuando también se oxidan carbohidratos.

1.2.5. El metabolismo basal

Según JOBLING (1994), los costes energéticos pueden ser divididos en:

- **M_M** Costes mínimos necesarios para el mantenimiento de las funciones corporales básicas
- **M_A** Costes asociados con la actividad
- **M_F** Costes relacionados con la digestión, absorción y procesado del alimento.

Existen en la bibliografía numerosas definiciones del concepto de metabolismo mínimo necesario para el mantenimiento de las funciones corporales. En el caso de los peces, a este metabolismo se asignan diversos nombres como metabolismo basal (KLEIBER, 1947; MUIR y NIIMI, 1971; BRETT y GLASS, 1973; HEUSNER, 1982; FORSTER *et al.*, 1987; STEFFENS, 1989; GARCIA-GARCIA, 1994; BEGOUT y LAGARDERE, 1995; GUINEA y FERNANDEZ, 1997) o metabolismo estándar (FRY y HART, 1948; BRETT, 1964; BEAMISH y MOOKHERJII, 1964; BEAMISH, 1970; BURGGREN y RANDALL, 1978; BRETT y GROVES, 1979; CHEN y MISHIMA, 1986; DABROWSKI, 1986; NIXON y GRUBER, 1988; CUI y LIU, 1990; EVANS, 1990; CARTER y BRAFIELD, 1992; KIRSCHNER, 1993; NILSSON *et al.*, 1993; SEDDIKI *et al.*, 1995; SIMS, 1996; BRIGGS y POST, 1997; DUTIL *et al.*, 1997; REQUENA *et al.*, 1997; OWEN *et al.*, 1998).

Los términos metabolismo basal y metabolismo estándar, si bien hacen referencia al mismo concepto, han sido utilizados generalmente de forma diferencial al referirse a animales endotermos (basal) y a ectotermos (estándar), aunque como se ha puesto de manifiesto en el párrafo anterior, en el caso de los peces, no existe un acuerdo generalizado entre los autores.

WILLMER *et al.* (2000) definen textualmente la tasa metabólica basal, como la tasa metabólica mínima medida cuando un animal ectotérmico se encuentra en reposo, inactivo y post abortivo, mientras que para estos autores, la tasa metabólica basal es la mínima tasa medida en un animal endotérmico inactivo, en estado post abortivo, en fase nocturna y en una zona termoneutral. Estos mismos autores apuntan el hecho de que el metabolismo estándar depende de la temperatura. Dando por acertada dicha apreciación, éste será el término que se utilizará a partir de ahora.

En otro trabajo, SMITH (1980) propone la diferencia entre metabolismo basal y estándar, no en el estatus térmico sino en el concepto “reposo”. Para este autor el metabolismo estándar es la energía necesaria para mantener el pez vivo, y coincide en que es similar al metabolismo basal, medido en humanos, pero, dado que es difícil la inmovilización de los peces, la definición de metabolismo basal no es aplicable a éstos, debiendo utilizarse el término metabolismo estándar, como la mínima producción de calor emitida por un pez no estresado, en estado post abortivo y que nada libremente en una masa de agua en reposo. Al igual que este autor, BRETT y GROVES (1979) definen el metabolismo estándar como el gasto energético mínimo necesario para conservar al organismo en cuestión, vivo. Si bien este concepto puede resultar comprensible, lo que no aclaran estos autores es por cuánto tiempo el organismo debe permanecer vivo. El oscurantismo de esta terminología, en el caso de la bibliografía existente sobre el metabolismo de los peces, ha sido puesto de manifiesto por JOBLING (1994). Si bien como se ha explicado anteriormente, los términos basal y estándar se corresponden con el mismo concepto, se han utilizado como sinónimos otros términos, no exactamente equivalentes, como metabolismo de rutina o metabolismo en reposo. La diferencia radica en dos aspectos, el nivel de actividad y la situación alimenticia.

Otra definición más precisa del metabolismo estándar es la enunciada por BEAMISH y MOOKHERJII (1964) según los cuales, el metabolismo basal, es la energía que consume un organismo en fase no reproductiva (matiz éste obviado tanto por BRETT y GROVES (1979) como por WILLMER *et al.* (2000)), en estado postabortivo y cuando no realiza ninguna actividad. El problema surge a la hora de su determinación práctica.

Numerosos autores han obtenido estimaciones del metabolismo estándar inmovilizando físicamente a los peces. Sin embargo las medidas realizadas con este sistema son discutibles, debido fundamentalmente a que la inmovilización solamente asegura que no se consume energía en el movimiento pero obvia que se puede inducir una situación de estrés que conlleva una movilización de nutrientes almacenados y consecuentemente un aumento del consumo de energía.

Otro problema se plantea cuando la estimación del metabolismo estándar se va a realizar en una especie de pez que, para mantener su ventilación branquial, debe nadar constantemente. Es el caso de los llamados *ram ventilators* o ventiladores pasivos (BROWN y MUIR, 1970), entre los que se encuentran entre otros los escómbridos, los xífidos y los corifénidos. En estos casos solo existen dos estrategias:

- inmovilizar al pez, sin inducirle estrés. En este caso hay que procurar una ventilación forzada, es decir una corriente de agua a través de las branquias (ROBERTS, 1978).
- extrapolar la regresión del consumo de oxígeno con respecto a la velocidad de natación al valor de velocidad de natación cero.

La primera estrategia no es fácil de realizar, ya que en la mayoría de los casos se corre el riesgo de producir estrés al pez, en cuyo caso y como se verá más adelante, el metabolismo se ve aumentado por encima del basal aunque el pez esté inmóvil. La inmovilización se puede realizar mediante el bloqueo o la destrucción de la médula espinal o el bloqueo muscular. BUSHNELL *et al.* (1990), BRILL y BUSHNELL (1991), ARTHUR *et al.* (1992) y BUSHNELL y BRILL (1992) midieron el metabolismo estándar de *Katsuwonus pelamis* y *Thunnus albacares* mediante el bloqueo espinal inyectando un bloqueante en la columna, la lidocaína. Así mismo BRILL (1979, 1987) en estas mismas especies, y BENETTI *et al.* (1995) en *Coryphaena hippurus*, emplearon un bloqueante neuromuscular, el triyoduro de galamina. Aparentemente, la inmovilización por bloqueo espinal produce más actividad metabólica que la inmovilización por bloqueo neuromuscular (BUSHNELL *et al.*, 1990).

La segunda estrategia, empleada en algunos estudios, consiste en medir el consumo de oxígeno en varios niveles de actividad (velocidad de natación) y extrapolar después a la actividad cero en orden a obtener la tasa metabólica estándar: Esto ha sido realizado por WITHEY y SAUNDERS (1973) en *Salmo salar*, TSUKAMOTO y CHIBA (1981) en *Seriola quinqueradiata*, GRAHAM *et al.* (1989) en *Thunnus alalunga*, DEWAR y GRAHAM (1994) en *Thunnus albacares*, STEVENS *et al.* (1998) en *Salmo salar* transgénico para la hormona del crecimiento, HERRMANN y ENDERS (2000) en *Trachurus trachurus* y REIDY *et al.* (2000) en *Gadus morhua*. BRILL (1987) cita no observar diferencias entre la tasa metabólica en reposo obtenida con un bloqueante neuromuscular y ventilados en una corriente de agua, y la tasa metabólica estándar determinada por extrapolación a cero, en dos especies, *Oncorhynchus mykiss* y *Kuhlia sandvicensis*. La misma conclusión obtienen LEONARD *et al.* (1999) en el clupeido anadromo *Alosa sapidissima*.

Catalogando el nivel de actividad realizado por el pez, FRY (1957) reconoce tres niveles de medida de metabolismo según la actividad desarrollada:

- metabolismo estándar: el pez está descansando y a menudo en la oscuridad, o ha sido sedado artificialmente, química o quirúrgicamente.
- metabolismo de rutina: el pez exhibe una actividad espontánea, pero dado que la locomoción en un medio denso es metabólicamente costosa (BRETT y GROVES, 1979), esta tasa es sustancialmente mayor que la estándar.
- metabolismo de actividad: cuando el pez está continuamente estimulado, tanto que su tasa de consumo de oxígeno está muy cerca del nivel máximo posible pero sin que exista agotamiento del pez.

Por regla general, los autores se refieren a estos costes cuando los peces desarrollan un ejercicio intenso (ejercicio aeróbico), llegando a un máximo sostenible. Más allá se entra en una situación insostenible denominada agotamiento, en la que no solo se activa el metabolismo anaerobio, sino en la que el pez entra en una situación de estrés agudo.

1.2.6. El metabolismo en actividad

1.2.6.1. El metabolismo de rutina

El metabolismo de rutina es un concepto empleado por numerosos autores (Tabla I), como medida del metabolismo no debido ni a la actividad ni a la alimentación. El metabolismo de rutina podría definirse como un concepto práctico. En situación de cultivo, un pez nunca exhibe realmente un metabolismo basal *sensu stricto* por lo que el consumo de oxígeno en rutina es el estado metabólico más claramente representativo del cultivo en tanques (MC ISAAC *et al.*, 1997). En situación de reposo y previamente a la alimentación, los peces respiradores activos muestran ciertos movimientos aleatorios o espontáneos (BEAMISH y MOOKHERJII, 1964) que no corresponden a una actividad de captación de alimento, ni a un comportamiento de huida. En estos momentos los peces exhiben un mínimo consumo de oxígeno, en cualquier caso por encima del nivel metabólico estándar (CARTER y BRAFIELD, 1992). Como afirma BLAXTER (1989), es imposible medir la verdadera tasa metabólica basal de un pez ya que este no es capaz de quedarse completamente quieto estando consciente.

Por su misma definición, el concepto de metabolismo en rutina es difuso, y depende enormemente no solo de la especie de que se trate (lo cual es evidente), sino de las condiciones experimentales, ya que la actividad rutinaria (o aleatoria) que muestran los peces depende en gran manera del entorno en que se ubican. Así, GRANTNER y TABORSKY (1998) observaron en el cíclido *Neolamprologus pulcher*, que la tasas metabólicas en rutina eran en promedio un 30% más altas que las tasas metabólicas estándar ya que consideraron como movimientos aleatorios, los que realiza este pez excavando el fondo. Incluso algunos autores destacan que parece ser de alrededor de tres veces en varias especies que incluyen al carpín dorado (BEAMISH y MOOKHERJII, 1964), la carpa común (*Cyprinus carpio*) (LOMHOLT y JOHANSEN, 1979) y la trucha arco iris (*Oncorhynchus mykiss*) (STEFFENSEN, 1989). Esto sugiere que la actividad locomotora es la responsable de alrededor del 67% de la energía utilizada por los peces que nadan espontáneamente. CECH (1990) establece que para considerar el metabolismo en rutina, los peces deben mostrar una actividad natatoria inferior a una longitud corporal por segundo. DALLA VIA *et al.* (1997) citan que en los peces planos sedentarios la tasa metabólica en rutina es entre el 30 y el 40% más baja que en los peces redondos como ciprínidos

o salmónidos (WOOD *et al.*, 1979; DUTHIE, 1982). Esto resulta evidente cuando se compara la tasa metabólica rutinaria corregida para el peso del lenguado (VAN DEN THILLART *et al.*, 1994) a 20°C (78,6 mg O₂ kg⁻¹ h⁻¹) con la de ciprínidos (152,4 mg O₂ kg⁻¹ h⁻¹; WIESER, 1991) y salmónidos (entre 150 y 450 mg O₂ kg⁻¹ h⁻¹; BRETT, 1972; WOOD *et al.*, 1979).

Algunos autores establecen categorías dentro de este concepto. Así JOBLING (1980), se refiere a un metabolismo de baja rutina, en *Pleuronectes platessa*, cuando esta especie bentónica se encuentra completamente inmóvil sobre el fondo, diferenciándolo de un metabolismo estrictamente de rutina cuando esta especie realiza una actividad natatoria aleatoria. También se refieren a este término, RUER *et al.* (1987), en la medida de consumo de oxígeno de *Acipenser transmontanus*. En un trabajo, que ya es un clásico, FRY (1971) definió la tasa metabólica en rutina como la tasa metabólica observada en un pez que desarrolla una actividad aleatoria bajo condiciones experimentales, bajo las que los movimientos se encuentran de alguna manera restringidos, y los peces se encuentran protegidos de otros estímulos.

Para WOOTTON (1990), el metabolismo de rutina es el gasto energético diario de un pez aclimatado totalmente, en ayunas, no estresado, y que se mueve libremente dentro de un respirómetro. El término, metabolismo en rutina no siempre se refiere a un pez en estado postabsortivo, lo cual dificulta aún más su comparación con datos de otros autores. Así ALSOP y WOOD (1997) citan que el consumo de oxígeno de *Oncorhynchus mykiss* en rutina es del 68% en relación con los peces en ayunas por lo que se refiere claramente a peces alimentados que desarrollan una actividad espontánea.

En cuanto al término postabsortivo, también refleja un gran grado de ambigüedad. Se asume que las medidas de consumo de oxígeno en el nivel de reposo o de bajo nivel de rutina representan un estado postabsortivo pero no un estado de estrés nutricional (JOBBLING, 1982a), por lo que existe una variación en el número de horas de ayuno considerado por cada autor. A este respecto, BEAMISH (1964) observó que el consumo medio de oxígeno en rutina decrece durante los dos a tres primeros días de ayuno, tras los cuales se vuelve aproximadamente constante. CECH (1990) postula que el metabolismo de rutina es la cantidad de energía requerida por el pez para sobrevivir en un ciclo normal de 24 horas.

Tabla I. Listado de autores que han estudiado el metabolismo de rutina de las especies de peces que se citan.

ESPECIE	CITA BIBLIOGRÁFICA
<i>Acipenser transmontanus</i>	CROCKER y CECH (1997)
<i>Acipenser transmontanus</i>	RUER <i>et al.</i> (1987)
<i>Anarhichas lupus</i>	STEINARSSON y MOKSNESS (1996)
<i>Anguilla anguilla</i>	MC KENZIE <i>et al.</i> (2000)
<i>Barbus aeneus</i>	ECCLES (1985)
Batoideos	DU PREEZ <i>et al.</i> (1988)
<i>Brevoortia tyrannus</i>	HETTLER (1976)
<i>Carassius auratus</i>	BEAMISH y MOOKHERJII (1964)
<i>Carassius auratus</i>	SEZAKI <i>et al.</i> (1991)
<i>Carcharhinus acronotus</i>	CARLSON <i>et al.</i> (1999)
<i>Chrysophrys major</i>	OIKAWA <i>et al.</i> (1992)
Ciprínidos	WIESER (1991)
<i>Ctenopharyngodon idella</i>	CARTER y BRAFIELD (1992)
<i>Cubiceps whiteleggi</i>	WALLER (1989)
<i>Cyprinodon variegatus</i>	BARTON y BARTON (1987)
<i>Cyprinodon variegatus</i>	HANEY y NORDLIE (1997)
<i>Cyprinus carpio</i>	DE BOECK <i>et al.</i> (2000)
<i>Cyprinus carpio</i>	HUGHES <i>et al.</i> (1983)
<i>Cyprinus carpio</i>	LOMHOLT y JOHANSEN (1979)
<i>Dicentrarchus labrax</i>	CLAIREAUX y LAGARDERE (1999)
<i>Dicentrarchus labrax</i>	DALLA VIA <i>et al.</i> (1998)
<i>Dicentrarchus labrax</i>	LEFRANÇOIS <i>et al.</i> (1998)
<i>Dicentrarchus labrax</i>	LEMARIE <i>et al.</i> (1992)
<i>Dicentrarchus labrax</i>	RUEDA <i>et al.</i> (1995)
<i>Dicentrarchus labrax</i>	TUDOR (1999)
<i>Gadus morhua</i>	CHABOT y DUTIL (1999)

Tabla I. Continuación

ESPECIE	CITA BIBLIOGRÁFICA
<i>Gadus morhua</i>	SAUNDERS (1963)
<i>Gadus morhua</i>	SOOFIANI y HAWKINS (1982)
<i>Gadus morhua</i>	SUNDNES (1957)
<i>Gadus morhua</i> , <i>G. ogac</i>	BUSHNELL <i>et al.</i> (1994)
<i>Gymnodraco acuticeps</i>	BARGELLONI (1998)
<i>Kuhlia sandvicensis</i>	MUIR y NIIMI (1971)
<i>Lithognathus mormyrus</i>	DU PREEZ <i>et al.</i> (1986b)
<i>Melanostigma pammelas</i>	BELMAN y GORDON (1979)
<i>Mugil saliens</i>	GUINEA y FERNANDEZ (1991)
Mugílidos	MARAIS (1978)
<i>Neolamprologus pulcher</i>	GRANTNER y TABORSKY (1998)
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	WEATHERLEY <i>et al.</i> (1982)
<i>Oncorhynchus kisutch</i>	WALLER <i>et al.</i> (1997)
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	ALSOP y WOOD (1997)
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	BRIGGS y POST (1997)
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	DOCKRAY <i>et al.</i> (1996)
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	OLIVA-TELES y RODRIGUES (1993)
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	STAPLES y NOMURA (1976)
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	STEFFENSEN (1989)
<i>Oncorhynchus nerka</i>	KUTTY (1978)
<i>Oreochromis alcalicus</i>	FRANKLIN <i>et al.</i> (1995)
<i>Oreochromis mossambicus</i>	CAULTON (1978)
<i>Oreochromis mossambicus</i>	DU PREEZ <i>et al.</i> (1996a)
<i>Paralichthys olivaceus</i>	LIU <i>et al.</i> (1997)
<i>Pleuronectes platessa</i>	JOBLING (1980)
Pleuronéctidos	MC ISAAC <i>et al.</i> (1997)

Tabla I. Continuación

ESPECIE	CITA BIBLIOGRÁFICA
<i>Pogonophryne scotti</i>	SAINT-PAUL <i>et al.</i> (1988)
<i>Pomadasys commersonni</i>	DU PREEZ <i>et al.</i> (1986a)
<i>Pomatoschistus minutus</i>	PETERSEN y PETERSEN (1990)
<i>Psetta maxima</i>	GAUMET <i>et al.</i> (1995)
<i>Psetta maxima</i>	WALLER (1992)
<i>Raja erinacea</i>	HOVE y MOSS (1997)
<i>Rhinomugil corsula</i>	KUTTY y PEER (1975)
<i>Salmo salar</i>	COOK <i>et al.</i> (2000)
<i>Salmo salar</i>	FORSBERG (1997)
<i>Salmo salar</i>	MAXIME <i>et al.</i> (1989)
<i>Salmo salar</i>	WIGGS <i>et al.</i> (1989)
<i>Salmo trutta</i>	BEAUMONT <i>et al.</i> (1995)
Salmónidos	BRETT (1972)
Salmónidos	WOOD <i>et al.</i> (1979)
<i>Salvelinus alpinus</i>	LYYTIKAINEN y JOBLING (1998)
<i>Sardinops sagax</i>	VAN DER LINGEN (1995)
<i>Scomber scombrus</i>	GIGUERE <i>et al.</i> (1988)
<i>Solea solea</i>	DALLA VIA <i>et al.</i> (1994)
<i>Solea solea</i>	DALLA VIA <i>et al.</i> (1997)
<i>Solea solea</i>	VAN DEN THILLART <i>et al.</i> (1994)
<i>Sparus aurata</i>	FERNANDEZ-BORRAS <i>et al.</i> (1995)
<i>Sparus aurata</i>	GARCIA-GARCIA <i>et al.</i> (1997)
<i>Sparus aurata</i>	PARRA y YUFERA (2000)
<i>Sphyrna tiburo</i>	CARLSON y PARSONS (1999)
<i>Sphyrna tiburo</i>	PARSONS (1990)
<i>Tilapia rendalli</i>	DU PREEZ <i>et al.</i> (1996b)
<i>Trachurus trachurus</i>	HERRMANN y ENDERS (2000)

1.2.6.2. El metabolismo en actividad *sensu stricto*

El metabolismo en actividad o metabolismo activo (BRETT, 1964) es el gasto energético asociado con la actividad muscular empleada en la natación.

Es de destacar que la mayoría de los estudios sobre metabolismo de actividad se realizan con los peces nadando en línea recta a velocidades constantes. Como ponen de manifiesto tanto BOISCLAIR y TANG (1993) como HUGHES y KELLY (1996), el gasto energético varía enormemente durante las aceleraciones, las desaceleraciones, la natación a velocidad constante y los cambios de dirección que constituyen una maniobra. El consumo real de oxígeno de los peces maniobrando puede ser de 6 a 14 veces más elevado que el obtenido por el método tradicional.

El consumo de oxígeno aumenta con la velocidad de natación (LIAO, 1971), pudiendo realizarse una calibración entre ambos parámetros (BRETT, 1964; BRETT y SUTHERLAND, 1965). La cuantía de este aumento depende, entre otros muchos factores, de la especie, pudiendo ser lineal como el mostrado en el tiburón *Carcharhinus acronotus* (CARLSON *et al.*, 1999) o en la mayoría de los casos, exponencial como el observado en seriola japonesa (TSUKAMOTO y CHIBA, 1981), en escómbridos (GOODING *et al.*, 1981; GRAHAM *et al.*, 1989; DEWAR *et al.*, 1994), en salmónidos (BRETT, 1964; BUTLER, 1985; GROTTUM y SIGHOLT, 1998, en coregónidos (DABROWSKI, 1986), en *Oreochromis niloticus* (ALSOP *et al.*, 1999) o en pleuronéctidos (PRIEDE y HOLLIDAY, 1980; DUTHIE, 1982). El aumento proporcional del consumo de oxígeno depende de si los peces nadan a bajas o a altas velocidades. A bajas velocidades de natación el incremento es lineal.

La velocidad de natación aumenta hasta un cierto valor que el pez no es capaz de sostener y sobreviene el agotamiento. Esta velocidad se denomina velocidad crítica. BRETT (1964) la define como la velocidad sostenible durante un cierto periodo de tiempo que puede mantener un pez antes del agotamiento. Las velocidades críticas de natación se determinan bajo condiciones de laboratorio rígidas, en las que los peces son forzados a nadar contra una corriente de agua en un túnel (JOBILING, 1994). Los peces están sujetos a aumentos consecutivos de velocidades de la corriente hasta que se produce la fatiga, y se calcula la velocidad crítica de natación como la máxima velocidad mantenida justo antes de producirse la fatiga.

La estimación de la capacidad de ejercicio en términos de coste metabólico asume que la contribución de la anaerobiosis es despreciable (JONES y RANDALL, 1978). A baja velocidad de natación, solo actúan las fibras rojas, pero a gran velocidad, las fibras blancas se “reclutan” y sincronizan su movimiento con las rojas, produciéndose gran cantidad de ácido láctico en la glucólisis anaerobia. Algunos autores apuntan que este ácido láctico pudiera ser el principal sustrato de la glucólisis aerobia que se produce en las fibras rojas (BUTLER, 1986).

Según JOBLING (1994), existe una controversia de hasta qué punto las medidas de consumo de oxígeno son un fiel reflejo de los costes energéticos de la actividad natatoria ya que el metabolismo anaerobio, con la producción de lactato, aumenta a medida que lo hace la actividad. En algunas especies, como los peces planos (DUTHIE, 1982), gadoideos (NELSON *et al.*, 1994; REIDY *et al.*, 1995) y los típicos depredadores que cazan “al acecho” (GILL *et al.*, 1989), la respiración anaerobia se pone en marcha a niveles de actividad relativamente bajos permitiéndoles incrementar el rango de velocidades a las cuales son capaces de nadar (WOKOMA y JOHNSTON, 1981), mientras que en los salmónidos y en otros grupos activos, se alcanzan mayores velocidades de natación antes de que los músculos empiecen a respirar anaeróbicamente y el lactato empiece a acumularse.

MWANGANGI y MUTUNGI (1994) establecen una relación entre el tipo de actividad realizada y el tipo de músculo empleado. Así, las fibras musculares blancas son utilizadas principalmente durante la natación violenta cuando el pez alcanza las mayores velocidades desde una posición estática. Este tipo de natación se emplea durante la captura de presas o el comportamiento de escape (GILL *et al.*, 1989). Muchas de estas fibras utilizan fosfocreatina como principal fuente de energía y por tanto las altas velocidades solo pueden ser mantenidas entre algunos segundos y algunos minutos (WARDLE, 1975).

Las fibras rojas se localizan en el área que forma una cuña, en el tronco del pez cerca de la línea lateral. Las fibras musculares de este tipo, poco oxidativas en el medio natural, son utilizadas para velocidades de natación lentas pero que pueden sostenerse durante largos periodos de tiempo, y que utilizan principalmente el metabolismo aerobio como su principal fuente de energía (JOHNSTON, 1981).

Emparedadas entre los músculos blancos y rojos se encuentran las fibras rosas. Estas fibras se utilizan cuando las velocidades de natación son intermedias, pudiendo utilizarse tanto con metabolismo aerobio como anaerobio (JOHNSTON, 1981; ROME *et al.* 1985; DUNN y JOHNSTON, 1986). Estas fibras tienen, por tanto, características estructurales y bioquímicas intermedias entre las de las fibras blancas y rojas.

Desde el punto de vista de la acuicultura productiva intensiva, el metabolismo en actividad no supone un parámetro cuyo conocimiento aporte grandes ventajas ya que los peces en las instalaciones de cultivo no están obligados a nadar de forma activa y en ningún caso a máxima velocidad sostenible. Solamente en situaciones puntuales pueden mostrar un comportamiento natatorio activo, fundamentalmente al ser alimentados o al intentar huir cuando son manipulados (WOOD, 1991). Así, la trucha arco iris en cautividad utiliza menos del 20% del alcance disponible para la actividad (BRIGGS y POST, 1997). Sin embargo algunos autores han puesto de manifiesto la necesidad de profundizar en el conocimiento de la tasa metabólica en actividad al objeto de conocer mejor el denominado alcance metabólico de una especie, por la importancia que tiene este concepto en el balance energético general. El conocimiento de la interacción entre componentes de la ecuación del balance energético, normalmente discretos según se creía, pueden de hecho, ser la clave de modelos mucho más ajustados y que representen mejor los límites experimentados por los peces de forma individual. A parte de las implicaciones de la modelización, el potencial de las interacciones determina nuestra comprensión del comportamiento y la producción, tanto de los peces salvajes como de su producción potencial en sistemas de acuicultura (BLAIKIE y KERR, 1996).

1.2.7. El metabolismo postabsortivo

Hace bastante tiempo que se observó que tras la ingestión de alimento se producía un aumento del metabolismo, que RUBNER (1902) denominó “efecto dinámico específico”, traducido más tarde, de forma inapropiada según BEAMISH (1974), como acción dinámica específica (*specific dynamic action: SDA*), y también conocido como metabolismo alimentario (CUI y WOOTTON, 1988; CUI y LIU, 1990), efecto calorígeno, o termogénesis inducida por la dieta. Según CHO (1987), los factores que contribuyen a este aumento metabólico son: la formación y excreción de desechos metabólicos, la transformación e interconversión de los

substratos y su retención en los tejidos y los procesos de digestión y absorción (actividad muscular del tracto digestivo, formación y liberación de enzimas digestivos etc.). Esta definición concuerda con lo asumido por la mayoría de los autores, para los que la SDA es relativamente sencilla de cuantificar como la diferencia entre la tasa metabólica de un pez alimentado y uno en ayunas. El problema surge a la hora de establecer la importancia relativa de cada uno de estos factores. Cuando esta separación no es posible o no se hace, un acercamiento ha sido llamar a todo el proceso como SDA aparente (BEAMISH, 1974), o incremento calórico aparente (BEAMISH y TRIPPEL, 1990), divisible pero difícilmente separable de forma experimental, en componentes “mecánicos” y “post-absortivos o bioquímicos” (TANDLER y BEAMISH 1979; BEAMISH y TRIPPEL, 1990).

JOBLING (1983c) hizo un primer intento de aclarar este concepto en peces. Según este autor, de las hipótesis propuestas para explicar la SDA, la relacionada con la síntesis proteica y el crecimiento ofrece las mejores bases. La mayoría de los ecofisiólogos se contentan con definir la Acción Dinámica Específica como: los costes de la digestión y el procesado del alimento, pero los nutricionistas animales han buscado explicaciones más satisfactorias al fenómeno, proponiendo algunas teorías:

- trabajo intestinal
- oxidación de aminoácidos/síntesis de urea
- síntesis de proteínas/crecimiento

Aunque el incremento de la actividad muscular y la secreción de enzimas digestivos contribuye a aumentar la tasa metabólica tras la alimentación (GAWECKI y JESZKA, 1978; COULSON y HERNANDEZ, 1979; TANDLER y BEAMISH, 1979), esta contribución es relativamente pequeña, y gran parte del incremento se debe a procesos post-absortivos (COULSON *et al.*, 1978; COULSON y HERNANDEZ, 1979). El hecho de que la síntesis de urea, la excreción nitrogenada y las tasas metabólicas post-prandiales no se encuentran estrechamente relacionadas, no hace más que arrojar dudas sobre la hipótesis de que la SDA refleja el coste de la síntesis de urea (COULSON y HERNANDEZ, 1979). Tal hipótesis no

puede explicar el aumento post-prandial de la tasa metabólica en animales amoniotéticos como los peces (BRETT y ZALA, 1975; JOBLING, 1981). Sin embargo, existe información que demuestra que existe una correlación entre la tasa metabólica post-prandial y las tasas de crecimiento, sugiriendo que el aumento de la tasa metabólica post-prandial ocurre en conexión con la síntesis de tejido (JOBLING, 1981).

Para CARTER y BRAFIELD (1992) los componentes de la SDA son principalmente la motilidad de la musculatura gastrointestinal, la formación y liberación de enzimas digestivos, los costes asociados a la digestión y la absorción y la asimilación de los productos digeridos. TANDLER y BEAMISH (1979) observaron que al aumentar la proporción de celulosa no digerible en *Micropterus salmoides*, aumentaba la SDA debido exclusivamente a procesos de motilidad intestinal, mientras que para KREBS (1964), BEAMISH (1974), KLEIBER (1975) y BEAMISH y MC MAHON (1988), la energía liberada en la SDA, procede en gran manera de la desaminación de los aminoácidos.

Para eliminar los efectos de la digestión y la absorción del alimento sobre la SDA, BROWN y CAMERON (1991a,b) inyectaron aminoácidos libres en el torrente sanguíneo del pez gato *Ictalurus punctatus*. Observaron que la mayor parte de la SDA en esta especie, se debe a la síntesis de proteínas y por tanto está íntimamente relacionada con el crecimiento. Esto concuerda con lo observado por otros autores como RANDALL y CAMERON (1973), JOBLING (1981, 1983c), HOGENDOORN (1983); DEGANI y LEE-GALLAGHER (1985), JOBLING (1985); KIORBOE *et al.* (1987), STEFFENS (1989), CUI y LIU (1990), y SEDDIKI *et al.* (1995, 1996).

Por todo lo dicho, parece evidente que existe una relación positiva entre la cantidad de alimento ingerido y la SDA ya que, independientemente de la composición de la dieta, una mayor ingesta aumenta los procesos físicos del tratamiento de lo ingerido, aunque BOYCE y CLARKE (1997) afirman que el coste energético absoluto de procesar una comida es claramente independiente del tamaño de la misma. También se ha puesto de manifiesto (TANDLER y BEAMISH, 1981) que al aumentar la energía ingerida también lo hace la SDA. Por otra parte, el efecto del nivel proteico de la dieta y la SDA parece estar bien establecido ya que por regla general, un aumento de la ingesta proteica suele conllevar un aumento de la SDA

(KREBS, 1964; BEAMISH *et al.*, 1986; CHO, 1987; BROWN y CAMERON, 1991; CHAKRABORTY *et al.*, 1992); aunque en otros estudios no se ha observado (MEDLAND y BEAMISH, 1985; OLIVA-TELES y RODRIGUES, 1993). Esta discordancia puede deberse a las distintas condiciones experimentales empleadas fundamentalmente a las proporciones de proteína empleadas en las dietas, en muchos casos muy próximas.

La medición del efecto de la alimentación sobre la tasa metabólica, se ha realizado como la diferencia de consumo de oxígeno en alimentación y en ayunas, frecuentemente con peces que se mueven aleatoriamente. BEAMISH y MC MAHON (1988) critican este método. Para estos autores, lo correcto es obtener dicha diferencia, en peces que nadan a una velocidad constante y sostenible. La variación de la SDA se reduce cuando se fuerza al pez a nadar a una velocidad constante y sostenible (BEAMISH, 1978) pudiendo ser estimados cuantitativamente los requerimientos energéticos (MUIR y NIIMI, 1971; BEAMISH 1974). Esto contrasta con la práctica muy común pero menos precisa de realizar las estimaciones con peces que se mueven espontáneamente, sin tener en cuenta este gasto de energía asociado.

Las cifras que aparecen en la bibliografía sobre el aumento máximo que la SDA aparente produce sobre la tasa metabólica varían con la especie, la temperatura y las condiciones experimentales, pero se mueven entre el 50 y el 150%. BEAMISH (1964) observó una reducción del 50% en el consumo de oxígeno en reposo de *Salvelinus fontinalis* y *Catostomus commersonii*, tras dos días de ayunas. En alevines de salmón sockeye (*Oncorhynchus nerka*), BRETT y ZALA (1975) citan un aumento del consumo de oxígeno de 2,18 veces, al ser alimentados.

1.2.8. El alcance metabólico

El conjunto de la energía disponible para todas las funciones vitales (alimentación, actividad, reproducción, respuesta frente al estrés etc.), una vez cubierto el mínimo metabólico, se denomina alcance metabólico. Este concepto fue desarrollado para el caso de los peces por FRY (1947). El alcance metabólico para la actividad es la diferencia entre la tasa metabólica estándar y la tasa metabólica en actividad (WILLMER *et al.*, 2000).

Debido a que la alimentación y la actividad afectan al metabolismo de gran manera, el cálculo del metabolismo estándar es necesario para determinar de forma ajustada el alcance metabólico en peces (SIMS, 1996). La tasa metabólica estándar supone menos del 15% del alcance metabólico en *Oncorhynchus mykiss* (LEFRANÇOIS *et al.*, 2001). Por otra parte, BRIGGS y POST (1997) han comparado la tasa metabólica de *Oncorhynchus mykiss* en el medio natural y en el laboratorio y concluyen que la trucha arco iris en cautividad utiliza menos del 20% del alcance disponible para la actividad.

El alcance metabólico depende fundamentalmente de la especie y parece estar relacionado con la capacidad de captación de oxígeno, dependiente de muchos factores pero en gran manera de la superficie y de la capacidad de difusión branquial disponible. HUGHES y UMEZAWA (1983) estudiaron el sistema branquial de *Seriola quinqueradiata* y de *Phrynelox tridens*, este último un pez sedentario, observando que la mayor superficie y capacidad de difusión de las branquias de la seriola japonesa la capacitan para aumentar el alcance de la actividad manteniendo principalmente la respiración aeróbica. Por la misma razón es de esperar que *Phrynelox tridens*, no debe ser capaz de mantener la respiración aeróbica a bajas tensiones de oxígeno durante largos periodos y los mecanismos anaerobios debe aparecer pronto.

En general, los peces más activos tienen una superficie branquial relativamente grande con una distancia de difusión más corta y, consecuentemente, una mayor capacidad de difusión que las especies menos activas. Consecuentemente, los peces más sedentarios tienen mallas branquiales con huecos mayores que ofrecen una menor resistencia al flujo de agua y así mismo, distancias de difusión mayores, para el paso del oxígeno del agua a los eritrocitos (HUGHES, 1966). Cabe destacar que esta última característica ha sido abordada en varios estudios (HILLS y HUGHES, 1970) que han mostrado que una parte significativa de la resistencia a la transferencia del oxígeno en las branquias reside en la propia agua y no en el tejido que hace de barrera entre el agua y la sangre.

Como puso de manifiesto DUTHIE (1982), en comparación con los salmónidos, los alcances metabólicos de los peces planos, son reducidos, por ejemplo, menos del 20% del alcance metabólico del salmón sockeye (BRETT, 1964). Por tanto la cantidad total de oxígeno disponible para los músculos locomotores de los peces planos es relativamente pequeña. No

sorprende quizás, por esto, que, durante la natación, el metabolismo aerobio de los peces planos sea suplementado con el metabolismo anaerobio. Esto debe por tanto incrementar el rango de velocidades a las cuales el pez es capaz de nadar (WOKOMA y JOHNSTON, 1981).

El alcance factorial aeróbico para la actividad (DALLA VIA *et al.*, 1997), definido como la tasa metabólica en actividad dividida entre la tasa metabólica estándar, es de 3,5 en el lenguado (VAN DEN THILLART *et al.*, 1994) y está en el rango esperado de entre 3 y 7 en peces (JOBBLING, 1994). El alcance metabólico del bacalao parece ser menor que el de otros grupos como los salmónidos que parecen tener una menor cantidad de músculos rojos aeróbicos (SOOFIANI y PRIEDE, 1985)

Los mayores alcances metabólicos los ostentan los grandes pelágicos como los atunes (BRILL y BUSHNELL, 1991). Estos peces son capaces de mantener una alta tasa de recambio energético, y por tanto necesitan niveles elevados de eficacia aeróbica en múltiples funciones fisiológicas simultáneamente. Basado en el modelo de demanda de oxígeno y su suministro a la musculatura natatoria, el consumo total de oxígeno de *Thunnus albacares* a su velocidad máxima de natación sostenible se encuentra muy por debajo de los valores estimados. Esto sugiere que el elevado alcance aeróbico de los atunes es una especialización que permite una natación continua al tiempo que se suministra oxígeno a otras funciones metabólicas (KORSMEYER *et al.*, 1996).

El factor del alcance aeróbico de la alimentación en peces es generalmente de dos o tres veces los niveles de prealimentación (JOBBLING, 1993), aunque no se aproxima al consumo de oxígeno encontrado en peces que nadan activamente. Esto sugiere que el factor del alcance aeróbico de la alimentación se encuentra limitado por ciertos aspectos del metabolismo celular y no por características de la capacidad respiratoria de los peces (JOBBLING y DAVIES, 1980; JOBBLING, 1981). SOOFIANI y HAWKINS (1982) encontraron que el bacalao alimentado a saciedad mostraba un consumo de oxígeno casi igual a la tasa metabólica en actividad. Este dramático incremento en la tasa metabólica tiene consecuencias importantes en el alcance metabólico para la actividad. Los autores encontraron que este efecto reduce el alcance para la actividad en el bacalao (*Gadus morhua*) entre un 83 a un 97%, dependiendo de la temperatura. Este mismo efecto ha sido observado por CLAIREAUX *et al.* (1995). Cuando el consumo de oxígeno del bacalao aumenta hasta un 80% como resultado de la alimentación, se produce una

reducción de alrededor del 90% en el alcance para la actividad de esa especie. Sin embargo, BRETT y GLASS (1973) encontraron que el aumento de la tasa metabólica como consecuencia de la alimentación tiene menos impacto sobre el alcance metabólico para la actividad en alevines de salmón sockeye (*Oncorhynchus nerka*).

El efecto de la SDA reduce el alcance para la actividad. Este hecho ha sido comprobado en *Blennius pholis* (VAHL y DAVENPORT, 1979). Sin embargo, para BLAIKIE y KERR (1996), la ecuación del balance energético de WINBERG (1956) y sus derivaciones (RICKER, 1971; KERR, 1982) asume que existe una independencia entre la actividad natatoria y el coste de la digestión (BEAMISH y TRIPPEL, 1990). Tanto la bibliografía sobre mamíferos como la bibliografía reciente de peces apoyan la posibilidad de que la actividad pueda tener un impacto sobre la digestión (AXELSSON y FRITSCH, 1991). El conocimiento de la interacción entre componentes de la ecuación del balance energético, normalmente discretos según se creía, pueden de hecho, ser la clave de modelos mucho más ajustados y que representen mejor los límites experimentados por los peces de forma individual. A parte de las implicaciones de la modelización, el potencial de las interacciones determina nuestra comprensión del comportamiento y la producción, tanto de los peces salvajes como de su producción potencial en sistemas de acuicultura.

Determinadas condiciones ambientales pueden reducir el alcance metabólico. Se ha citado que bajos valores de pH aumentan la captación de oxígeno en reposo indicando un aumento en el coste metabólico y una reducción de la velocidad crítica de natación, lo que conlleva una reducción en alcance metabólico para la actividad (BUTLER *et al.*, 1992). Este mismo efecto ha sido puesto de manifiesto por BEAUMONT *et al.* (1995) en *Salmo trutta* expuesta a concentraciones subletales de cobre. Trabajos previos a éste han sugerido que los aumentos observados en los costes de mantenimientos aerobios y la reducción del metabolismo máximo provienen de las ineficiencias en la ionoregulación y en el intercambio gaseoso inducidas por la presencia de cobre y la reducción de la velocidad crítica de natación sería como consecuencia de la reducción del alcance metabólico para la actividad. Por el contrario, otras condiciones medioambientales pueden aumentar el alcance metabólico de los peces. Así, las condiciones isotónicas producen un menor coste de mantenimiento, un mayor alcance metabólico (PEREZ-PINZON y LUTZ, 1991).

1.3. Diversos factores que influyen sobre el consumo de oxígeno en peces cultivados

1.3.1. Factores abióticos

1.3.1.1. Temperatura

En el intervalo comprendido entre los límites tolerables por los organismos, la temperatura ejerce un efecto acelerador de las reacciones químicas en general y por tanto de las metabólicas, aumentando el consumo de oxígeno de los seres vivos. El aumento de la temperatura agudiza los problemas del transporte de oxígeno en los peces (ECKERT, 1990). Una elevación de la temperatura no solo reduce la solubilidad del oxígeno en el agua, sino que, en primer término, también disminuye la afinidad hemoglobina-oxígeno, haciendo más difícil la transferencia de oxígeno entre el agua y la sangre. Desafortunadamente, esto ocurre a la vez que las necesidades de oxígeno en los tejidos han aumentado también como resultado del incremento en la temperatura. Un descenso de la temperatura, por su parte conlleva la ralentización de las funciones vitales, lo que se traduce en una reducción de la capacidad metabólica para moverse, alimentarse, crecer, reproducirse, etc.

1.3.1.1.1. La ecuación de Arrhenius

El cambio estacional de temperatura es la variable medioambiental clave, y en vertebrados ectotérmicos, juega el papel más importante en el control de las funciones fisiológicas, tales como la tasa de consumo de oxígeno (SCHMIDT-NIELSEN, 1997). Ésta, generalmente aumenta de forma exponencial con la temperatura (JOBBLING, 1981).

Este aumento fue modelizado por Arrhenius mediante la siguiente expresión que lleva su nombre:

$$v = A * e^{-E/(Rk)}$$

en donde v es la velocidad de la reacción, y E y R son constantes.

Estas constantes pueden reunirse en una sola: K, resultando:

$$v = A * e^{(-K/k)}$$

En el caso de la respiración, v es la velocidad de consumo de oxígeno, A y K son constantes para cada individuo, y k es la temperatura en grados Kelvin a la cual se realiza el proceso.

1.3.1.1.2. La Q₁₀

El efecto acelerador de la temperatura sobre el metabolismo suele expresarse por el número de veces que se incrementa la velocidad del proceso por cada 10 °C de aumento de la temperatura; se conoce como Q₁₀ y puede calcularse según la ecuación de van't Hoff, que para la tasa metabólica tiene la siguiente forma:

$$Q_{10} = (VO_{2k_2}/VO_{2k_1})^{(10/(k_2 - k_1))}$$

siendo VO_{2k₁} y VO_{2k₂} las tasas metabólicas a las temperaturas en grados Kelvin k₁ y k₂. El valor de Q₁₀, como se ve en la ecuación, no es constante para cualquier valor de t, sino que disminuye a medida que aumenta la temperatura; en el caso de la respiración suele oscilar entre 2 y 3 (ALCARAZ, 1974a) aunque, como puede observarse en la Tabla II, los valores son enormemente variables dependiendo de muchos factores, que se comentan a continuación.

En los cambios de temperatura y sus efectos sobre el metabolismo se pueden distinguir los cambios agudos y los progresivos (DALLA VIA *et al.*, 1998). La respuesta metabólica tras un cambio agudo suele ser una elevación brusca de la tasa metabólica, seguida de una adecuación al nuevo nivel térmico (JOBILING, 1994). El nivel estable alcanzado tras la brusca elevación puede ser o no ser el mismo que se alcanza tras una larga aclimatación.

Tabla II. Valores de Q_{10} citados en diversos estudios por especies. En la columna MD aparece una A ó una P según los cambios térmicos sean Agudos o Progresivos, respectivamente.

ESPECIE	TAMAÑO	TEMPERATURA	Q_{10}	MD	CITA BIBLIOGRÁFICA
<i>Acipenser nudiventris</i>	0,03 – 10 g	20 – 24 °C	1,59	A	GERSHANOVICH (1983)
<i>Alosa sapidissima</i>		13 – 24 °C	2,2		LEONARD <i>et al.</i> (1999)
<i>Anarhichas lupus</i>	Juveniles	7 – 12 °C	~ 3	P	STEINARSSON y MOKSNESS (1996)
<i>Anarhichas lupus</i>	> 1 kg	7 – 12 °C	~ 1	P	STEINARSSON y MOKSNESS (1996)
<i>Blennius pholis</i>		2 – 5 °C	1,2	P	CAMPBELL y SPENCER-DAVIS (1975)
<i>Blennius pholis</i>		10 – 15 °C	1,9	P	CAMPBELL y SPENCER-DAVIS (1975)
<i>Boreogadus saida</i>	6 – 14 g	0,5 – 2,7 °C	7,1	A	HOP y GRAHAM (1995)
<i>Boreogadus saida</i>	6 – 14 g	0,5 – 2,7 °C	6,7	P	HOP y GRAHAM (1995)
<i>Brevoortia tyrannus</i>	larvas	12 – 24 °C	2	P	HETTLER (1976)
<i>Carassius auratus</i>		10 – 30 °C	2,3	P	BRETT y GROVES (1979)
<i>Carassius auratus</i>	3,8 g	20 – 25 °C	2,71		FRY y HART (1948)
<i>Chrysophrys major</i>		16 – 21 °C	2,8	A	AZUMA <i>et al.</i> (1998)
<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	1,91 – 116 g	20 30 °C	2,49		MARTINEZ-PALACIOS y ROSS (1986)
<i>Cyprinus carpio</i>	0,6 1,3 kg	13 – 25 °C	2,61	P	MOFFITT y CRAWSHAW (1983)
<i>Cyprinus carpio</i>		10 – 20 °C	~ 2	P	HUGHES <i>et al.</i> (1983)
<i>Eleginus gracilis</i>	100 – 180 g	1 – 16 °C	2,34	A	CHEN y MISHIMA (1986)
<i>Euthynnus affinis</i>		20 – 25 °C	2,31	A	BRILL (1987)
<i>Gadus morhua</i>	80 – 200 g	5 – 10 °C	2,6	P	SCHURMANN y STEFFENSEN (1992)
<i>Gadus morhua</i>	80 – 200 g	10 – 15 °C	1,9	P	SCHURMANN y STEFFENSEN (1992)
<i>Gadus morhua</i>	79 – 743 g	5 – 10 °C	2,6	P	SCHURMANN y STEFFENSEN (1997)
<i>Gadus morhua</i>	79 – 743 g	10 – 15 °C	1,9	P	SCHURMANN y STEFFENSEN (1997)
<i>Gadus morhua</i>	79 – 743 g	5 – 15 °C	2,2	P	SCHURMANN y STEFFENSEN (1997)
<i>Gobius cobitis</i>		12 – 25 °C	2,3	A	BERSCHICK <i>et al.</i> (1987)
<i>Huso huso</i>	0,07 – 10 g	20 – 24 °C	2,22	A	GERSHANOVICH (1983)
<i>Ictalurus punctatus</i>		24 – 28 °C	2,3	A	ANDREWS y MATSUDA (1975)
<i>Katsuwonus pelamis</i>		20 – 25 °C	2,44	A	BRILL (1987)
<i>Leiopotherapon unicolor</i>		5 – 35 °C	2,38	A	GEHRKE y FIELDER (1988)
<i>Liza richardsoni</i>		28 – 33 °C	4,5	A	MARAIS (1978)
<i>Melanostigma pammelas</i>		3 – 5 °C	6,8	A	BELMAN y GORDON (1979)
<i>Melanostigma pammelas</i>		5 – 7 °C	1,5	A	BELMAN y GORDON (1979)
<i>Melanostigma pammelas</i>		7 – 10 °C	17,4	A	BELMAN y GORDON (1979)
<i>Myliobatis aquila</i>		10 – 25 °C	1,87	A	DU PREEZ <i>et al.</i> (1988)
<i>Myliobatis californica</i>		10 – 26 °C	3,0	A	HOPKINS y CECH (1994)
<i>Oncorhynchus masou</i>	210,5 g	12 – 18 °C	2,88	P	LEONARD <i>et al.</i> (2000)
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	12 - 925 g	4 – 10 °C	3,5		MULLER-FEUGA <i>et al.</i> (1978)
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	12 - 925 g	12 – 22 °C	1,7		MULLER-FEUGA <i>et al.</i> (1978)

Tabla II. Continuación.

ESPECIE	TAMAÑO	TEMPERATURA	Q ₁₀	MD	CITA BIBLIOGRÁFICA
<i>Oncorhynchus nerka</i>	52 – 63 g	20 – 24 °C	3,4	P	BRETT (1964)
<i>Oreochromis alcalicus</i>		37 – 42 °C	1,72	A	FRANKLIN <i>et al.</i> (1995)
<i>Oreochromis mossambicus</i>	20 g	20 – 25 °C	2,5		JOB (1969)
<i>Platichthys flesus</i>		5 – 15 °C	2,0	P	DUTHIE y HOULIHAN (1982)
<i>Ptychocheilus oregonensis</i>	0,3 – 1,9 kg	9 – 21 °C	2,96	P	CECH <i>et al.</i> (1994)
<i>Rhinobatus annulatus</i>		15 – 25 °C	2,27	A	DU PREEZ <i>et al.</i> (1988)
<i>Sardinops sagax</i>	adultos	10 – 22 °C	1,82		VAN DER LINGEN (1995)
<i>Sebastes diploproa</i>	juveniles	10 – 20 °C	1,6	P	BOEHLERT (1978)
<i>Sebastes diploproa</i>	juveniles	10 – 20 °C	2,1	A	BOEHLERT (1978)
<i>Sparus aurata</i>	6,5 g	20 – 28 °C	2,68	P	REQUENA <i>et al.</i> (1997)
<i>Sphyrna tiburo</i>		20 – 30 °C	2,34	P	CARLSON y PARSONS (1999)
<i>Theragra chalcogramma</i>	40 – 90 g	1 – 12 °C	2,5		PAUL (1986)
<i>Theragra chalcogramma</i>	40 – 90 g	7,5 – 12 °C	1		PAUL (1986)
<i>Thunnus albacares</i>		20 – 25 °C	3,16	A	BRILL (1987)

Los valores de Q₁₀ muestran sin embargo una relación parabólica negativa con la temperatura, con valores de Q₁₀ bajos en los extremos de la escala de temperaturas. Las exposiciones a 30 °C están cercanas al valor letal máximo mientras que las exposiciones a bajas temperaturas de 10 °C (desde 25 °C) realizadas en 40 horas distan mucho de la velocidad de aclimatación generalmente aceptada de 1°C día⁻¹. Sin embargo, los cambios agudos de temperatura representan una situación muy realista en instalaciones de acuicultura, en donde la temperatura actúa como un factor estresante, particularmente debido a los ciclos de temperatura muy acentuados durante el día en tanques o balsas poco profundos, o debidos a shocks térmicos accidentales en los recambios de agua. En estas condiciones, la concentración de oxígeno disuelto puede convertirse en limitante. Por ejemplo, en un cambio brusco de temperatura, aumentando de 20 a 30 °C, la concentración de oxígeno disuelto se reduce en un 16% mientras que la tasa metabólica se incrementa al menos en tres veces.

El efecto de la temperatura sobre el metabolismo estándar en una misma especie ya fue estudiada por FRY (1971). Algunos ejemplos presentados por este autor ponen de manifiesto que la forma de cada curva que marca la variación del metabolismo con la temperatura, sigue un tipo generalizado llamado “curva estándar de Krogh”. Esta relación curvilínea fue elaborada después por WINBERG (1956). Desde transformaciones matemáticas no simples pueden derivarse

multiplicadores empíricos basados en la Q_{10} como desarrolló el propio WINBERG (1956) para especies de climas templados. Cuando se representa el logaritmo del metabolismo estándar frente a la temperatura, la curva presenta una pendiente convexa. La validez de la curva estándar de Krogh fue examinada por HOLETON (1974) que mostró que los puntos son considerablemente más altos que los obtenidos para las mismas especies por BEAMISH y MOOKHERJII (1964), así como las medidas de la Q_{10} para bajas temperaturas (0 - 5 °C) suponen claramente un error en la medida del metabolismo estándar. En general parece que la simple transformación exponencial ($\log MO_{2B} = a + bT$, siendo MO_{2B} el metabolismo basal y T la temperatura) se ajusta bien para alinear los datos en el carpín dorado en un rango de temperaturas entre 10 y 30 °C. con una media de Q_{10} de 2,3 (BRETT y GROVES, 1979).

Así mismo, la Q_{10} depende de otros muchos factores. La alimentación es uno de ellos. ANDREWS y MATSUDA (1975) encontraron valores de Q_{10} de 2,3 y 1,9 en *Ictalurus punctatus* no alimentados y alimentados respectivamente. Hay que tener bien presente que un aumento de la temperatura dentro de los límites térmicos, conlleva un aumento de la ingesta (si la alimentación no se encuentra limitada) y, por tanto un aumento del consumo de oxígeno (SDA) debido al alimento y no a un efecto directo de la temperatura sobre el metabolismo.

La salinidad también tiene una gran influencia sobre este parámetro. MARAIS (1978) obtuvo estimaciones de Q_{10} muy distintas en varias especies de mugilidos a dos salinidades (1 y 35 ‰), en un rango de temperaturas entre 13 y 33 °C .

ALSOP *et al.* (1999) observaron una reducción de la actividad natatoria máxima en *Oreochromis niloticus* al reducirse la temperatura de aclimatación de 30 °C a 15 °C (con una reducción a la mitad de su tasa metabólica). FRY y HART (1948) observaron en el carpín dorado, que la curva del metabolismo estándar aumenta de forma lineal con la temperatura hasta un punto cercano a la temperatura letal, mientras que la curva del metabolismo activo cae a altas temperaturas. Estos autores describen la máxima altura de la curva del metabolismo en actividad como el punto en el que existe un equilibrio entre los efectos de la temperatura creciente y la posibilidad del organismo para responder a ella. A partir de este punto la curva cae. En el estudio de los requerimientos térmicos del pez gato, ANDREWS *et al.* (1972) observaron la mayor tasa

de crecimiento a 28 °C , que es el punto en el que la curva del consumo de oxígeno de los animales alimentados alcanza el valor máximo, y a partir del cual empieza a decrecer.

ECCLES (1985), midiendo el metabolismo de rutina de *Barbus aeneus* de peso comprendido entre 4,1 y 520 g en un rango de temperaturas de 9,5 a 26 °C, puso de manifiesto que la pendiente de la respuesta del consumo de oxígeno específico y la temperatura, se incrementa a medida que se incrementa el peso. Esto sugiere que el efecto de la temperatura sobre el consumo específico de oxígeno es menor en los peces pequeños ya que la ósmosis física es un fenómeno pasivo con una Q_{10} en un rango entre 1,1 y 1,4 mientras que la Q_{10} en los procesos bioquímicos se encuentra típicamente en un rango de 2 a 4. A temperaturas más bajas una gran proporción del metabolismo total puede ser imputado a la osmoregulación. Esto tiene implicaciones en el balance de energía de los peces pequeños, ya que en ellos la proporción de superficie corporal es mayor que en los peces grandes y por tanto el metabolismo debido a la osmoregulación. En el rango de temperaturas utilizado en este experimento, la Q_{10} se incrementa con el tamaño de los peces y decrece con la temperatura. Esta última observación concuerda con la encontrada por BEAMISH (1964), en un ciprínido, un catotómido y un ictalúrido, y contrasta con los resultados obtenidos por BEAMISH y MOOKHERJII (1964), en el carpín dorado, *Carassius auratus*. Esto está de acuerdo con el hecho de que la Q_{10} es función de, y cambia con, la temperatura, y por tanto no puede ser constante (SCHMIDT-NIELSEN, 1997).

1.3.1.1.3. Aclimatación térmica

JOBLING (1982a) cita que, cuando la temperatura asciende, muchos poiquiloterms muestran un incremento en las tasas de consumo de oxígeno y este incremento puede permanecer estable durante algunas horas. Si el animal es devuelto a su temperatura original durante este periodo, la tasa de consumo de oxígeno vuelve a su nivel primitivo. Este tipo de respuestas son conocidas con el nombre de respuestas agudas y se utilizan en la determinación de la Q_{10} . Si, por el contrario, el animal es mantenido a la temperatura alterada por algún tiempo considerable, al volver a la temperatura original puede no restablecerse el valor primitivo observándose unas medidas de consumo de oxígeno superiores o inferiores. En estos casos se dice que los animales se han aclimatado al nuevo régimen térmico. Cuando los peces son expuestos a incrementos o decrementos graduales de la temperatura, muestran una cierta

respuesta de aclimatación y una evidencia (REYNOLDS, 1978) sugiere que la aclimatación a temperaturas crecientes ocurre más rápidamente que a temperaturas decrecientes.

Son varios los ajustes fisiológicos responsables de la aclimatación a una nueva temperatura. Entre otros, la aclimatación contrarresta en parte los cambios en la afinidad de la hemoglobina por el oxígeno y por tanto mejora la captación de oxígeno por las branquias (ALBERS *et al.*, 1983).

JOBLING (1982a), así mismo, pone de manifiesto que existe cierto malentendido sobre la presentación de los efectos agudos de la aclimatación y de la determinación de los valores de la Q_{10} que han llevado a confusión. Se han usado ampliamente determinaciones de consumo de oxígeno en la estimación de los requerimientos energéticos de los animales. Las tasas de consumo de oxígeno se miden en condiciones de laboratorio, normalmente a una temperatura o a un rango muy estrecho de ellas, para posteriormente extrapolar a las condiciones de campo aplicando las aproximaciones de la Q_{10} (GRODZINSKI *et al.*, 1975). Este uso de las aproximaciones de la Q_{10} , determinada por respuestas agudas, puede llevar a cometer errores importantes en la estimación de los requerimientos energéticos de los animales aclimatados a las condiciones de campo. Como caso general, las respuestas agudas deben de ser consideradas como una aproximación a los resultados de rápidas fluctuaciones diarias en la temperatura medioambiental, mientras que las respuestas a la aclimatación parecen más cercanas a las respuestas que se obtienen a largo plazo o en los cambios estacionales. Cuando se expresan en estos términos, según este autor, la inconveniencia del uso de la aproximación de la Q_{10} resulta obvia.

La diferencia del cambio metabólico frente a variaciones térmicas aguda o progresivas dependen en gran manera de la especie considerada. Parece ser que las diferencias entre cambios agudos y no agudos de temperatura sobre la tasa metabólica son un efecto del estrés. A medida que el cambio de temperatura no resulta estresante para el pez, los valores de Q_{10} para el metabolismo serán similares a los obtenidos en peces aclimatados a la temperatura de aclimatación. Así, en carpas tranquilas, los cambios pequeños o moderadamente agudos en la temperatura corporal producen cambios metabólicos que son comparables a los producidos en aclimataciones a largo plazo (MOFFITT y CRAWSHAW, 1983).

Esta compensación fisiológica a los cambios de temperatura puede ser “reaccionaria” o “anticipatoria” (FRY y HOCHACHKA, 1970). En un primer momento, el organismo responde directamente al cambio de temperatura; al final responde a ciertos parámetros medioambientales relacionados con el ciclo térmico, comenzando el proceso de compensación previamente al cambio de temperatura. Ejemplos de termoajuste anticipatorio se han observado en el decrecimiento de la tasa metabólica y el aumento de la tolerancia al calor en peces aclimatados a fotoperiodos largos. Esto ayuda a explicar las variaciones estacionales observadas en estas medidas.

Las temperaturas críticas y las posibilidades de aclimatarse a diferentes regímenes térmicos varían entre las especies (BRETT, 1952; SOMERO y DE VRIES, 1967; OTTO, 1973; RANTIN y PETERSEN, 1985; BUSHNELL *et al.*, 1994). Estas diferencias indican que el relativo grado de euritermicidad de una determinada especie tiende a estar relacionado con la estabilidad térmica del ambiente que le rodea (BRETT, 1970). Las especies que se encuentran expuestas a grandes fluctuaciones estacionales de temperatura muestran un alto grado de euritermicidad (BARRIONUEVO y FERNANDES, 1995).

BARRIONUEVO y FERNANDES (1995) ponen de manifiesto la existencia de una buena correlación entre las temperaturas críticas máxima y mínima ($C_{t_{max}}$ y $C_{t_{min}}$) y la temperatura de aclimatación. Cuando ésta decrece, se produce una ganancia de unos 2 °C en la $C_{t_{min}}$ y una pérdida de unos 2,2 °C en la $C_{t_{max}}$. Esto supone un efecto adaptativo de gran importancia en cambios de temperatura a largo plazo, de verano a invierno que capacita a los peces para soportar temperaturas extremas. Variaciones similares en el caso contrario ($C_{t_{max}}$) han sido observadas en otras especies por diversos autores (KOWALSKI *et al.*, 1978).

La aclimatación térmica es un ajuste fisiológico que requiere su tiempo dependiendo de la especie de que se trate. Así, individuos de *Prochilodus scrofa* previamente aclimatados a 15 y 25 °C y transferidos a agua con una temperatura 10 °C superior, mostraron un incremento de 3-4 veces en el consumo de oxígeno en las primeras 6 horas tras el cambio de temperatura, alcanzando un nivel de consumo de oxígeno estable en 24 y 48 horas (adultos y juveniles respectivamente). Los peces aclimatados a 35 y 25 °C y transferidos a un agua con una temperatura 10 °C inferior a la de aclimatación, mostraron una reducción en el consumo de

oxígeno en las primeras 6 horas tras el cambio de temperatura (3,0 veces menos desde 35 a 25 °C para ambos grupos de tamaño, y 6,5 y 3,0 veces menos desde 25 a 15 °C, en juveniles y adultos, respectivamente), alcanzando un consumo de oxígeno estable en 48 horas (de 25 a 15 °C) y entre 24 y 72 horas (desde 35 a 25 °C). Sin tener en cuenta la dirección del cambio en la temperatura del agua, *Prochilodus scrofa* muestra una compensación parcial del consumo de oxígeno y un corto periodo de ajuste del metabolismo aerobio, alcanzando una tasa estable a la nueva temperatura entre 1 y 3 días (BARRIONUEVO y FERNANDES, 1998).

En cuanto al tiempo necesario para que se produzca la aclimatación térmica, depende de múltiples factores, como la especie, su tamaño, el estado sanitario, y fundamentalmente el cambio de temperatura y la velocidad con la que se varía. DABROWSKI (1986) comenzó un experimento a 14 °C con coregónidos. La temperatura del agua fue elevada de forma gradual en 4 °C a una velocidad de 1°C h⁻¹. La aclimatación a las temperaturas superiores fue de 60 horas.

La aclimatación térmica tiene así mismo un componente evolutivo de adaptación a climas con temperaturas extremas. El metabolismo de los peces que habitan climas polares obtenido por la simple extrapolación de la Q₁₀ media sería tan bajo, que estos animales serían incapaces de crecer y de moverse. Estos peces han adaptado su fisiología de forma que son capaces de mantener un metabolismo elevado, en condiciones de temperatura extremadamente bajas. Si la Q₁₀ es 2,5, una reducción de la temperatura de 2 y 4 °C debe causar una reducción del consumo de oxígeno de 17% y 31% respectivamente (SCHURMANN *et al.*, 1991). Sin embargo, las mediciones experimentales de las tasas de consumo de oxígeno de peces antárticos arrojan mucha información sobre las adaptaciones, a veces únicas, a las condiciones medioambientales que existen en el océano sur. La extrapolación de los datos de las tasas de consumo de oxígeno obtenidas para peces de aguas templadas (usando una Q₁₀ de 2,5) indican tasas menores que las obtenidas actualmente en los últimos estudios sobre peces polares. Estos sugieren unas elevadas tasas metabólicas estándar en los peces polares (WOHSCHLAG, 1960, 1963) que tienen implicaciones ecológicas muy importantes, como por ejemplo la reducción del gasto energético necesario para el crecimiento (CLARKE, 1980). De los datos obtenidos por CHEN y MISHIMA (1986), el bacalao azafrán *Eleginus gracilis* es capaz de mantener un alto metabolismo estándar en ambientes con bajas temperaturas, si se compara con otros gadoideos y mayores que algunas especies bentónicas.

1.3.1.1.4. Efecto de la temperatura sobre el alcance metabólico

El metabolismo activo no debe necesariamente seguir el mismo patrón en respuesta a la temperatura tal y como sucede con el metabolismo estándar. Dependiendo de la especie de pez, se incrementa con la temperatura hasta un límite letal, pero puede alcanzar un nivel constante para una determinada temperatura, o a menudo caer (FRY, 1957). En la trucha arco iris el metabolismo estándar se incrementa progresivamente de 5 a 25°C, mientras el metabolismo de actividad permanece estático o disminuye en el rango 15-25°C (STEFFENS, 1989). El logaritmo del consumo de oxígeno estándar de *Micropterus salmoides* aumenta linealmente con la temperatura de 10 a 34 °C (BEAMISH, 1970).

En los peces nadadores, la temperatura ejerce una influencia sobre la velocidad de natación. Así, algunos autores como LEONARD *et al.* (2000) utilizan el término Q_{10} en actividad, al referirse a este índice calculado en peces que nadan activamente. Siempre hay que tener en cuenta que un aumento de temperatura puede conllevar en muchos casos un aumento de la actividad espontánea de los peces (y viceversa), y por tanto un cambio del metabolismo no relacionado directamente con el efecto de la temperatura (BRYAN *et al.*, 1990). La elevada Q_{10} (4,5) observada en *Liza richardsoni* entre 28 y 33 °C por MARAIS (1978) puede ser debida al aumento de los movimientos aleatorios, ya que en estas condiciones, esta especie debe encontrarse al borde de su temperatura letal superior. Por el contrario, un descenso de la temperatura suele traducirse en una reducción de la actividad espontánea, como han puesto de manifiesto AZUMA *et al.* (1998) en *Pagrus major* cuando la temperatura del agua cae de 21 a 16 °C.

1.3.1.2. La concentración de oxígeno

Las tasas de consumo de oxígeno de los peces se ven afectadas en mayor o menor medida por la concentración de oxígeno existente en el agua. En la naturaleza, muchas de las especies móviles, como los peces, son capaces de evitar situaciones de este tipo, escapando de la masa de agua que contiene un bajo nivel de oxígeno disuelto (DAVIS, 1975; BEJDA *et al.*, 1987). En otros casos esto no resulta posible. Baste pensar en aquellas especies de peces que quedan atrapados en las charcas de la zona intermareal o en aquellos que poseen una capacidad

natatoria escasa que no les capacita para realizar largos recorridos. En condiciones de cultivo, ya sea en jaulas flotantes o en instalaciones en tierra, la huida obviamente resulta imposible, por lo que las especies se ven obligadas a hacer frente a estas situaciones de hipoxia. En las instalaciones en tierra, una disminución aguda de la concentración de oxígeno disuelto está normalmente asociada con un problema de escasez de caudal de agua debida bien a una falta de previsión, o bien a un problema técnico (rotura de una bomba, de un soplador de aire, etc.). En cualquier caso esta situación suele ser subsanable. En el caso de las jaulas flotantes, el tema es más complejo ya que la capacidad de maniobra es limitada y no siempre posible. En contra de lo que pueda parecer, las situaciones de hipoxia (llegando incluso a la anoxia) son posibles (o habituales) en zonas marinas relativamente abiertas. Esta situación suele estar asociada a la presencia puntual de blooms fitoplanctónicos que si bien aumentan el nivel de oxígeno muy por encima de la saturación, durante las horas de luz, producen un déficit muy importante del mismo en las horas de oscuridad, en particular las previas al amanecer.

Así mismo, una estrategia que exhiben ciertas especies de peces es la llamada respiración acuática en superficie, y que ha sido ampliamente descrita por (KRAMER y MEHEGAN, 1981; KRAMER y MC CLURE, 1982; WEBER y KRAMER, 1983; KRAMER, 1983). Consiste en boquear en la superficie del agua aprovechando la difusión de oxígeno que existe en la interfase aire/agua.

Desde un punto de vista meramente físico, la captación de oxígeno resulta más difícil a medida que su concentración exterior va siendo menor. Este fenómeno se pone de manifiesto en muchas especies de invertebrados, en los que la captación de oxígeno se realiza por difusión pasiva. Indefectiblemente, la captación de oxígeno se ve directamente afectada por la concentración de oxígeno exterior, y con ella todos los procesos vitales dependientes de la misma. Sin embargo, muchas especies de animales acuáticos son capaces de mantener su consumo de oxígeno en reposo a pesar de amplias variaciones de las concentraciones de oxígeno en el agua. Estas especies se denominan oxirreguladoras. El mantenimiento del consumo de oxígeno falla, sin embargo cuando la tensión de oxígeno del agua cae por debajo de un cierto valor denominado tensión crítica de oxígeno (KALININ *et al.*, 1993). Los animales que muestran una tensión crítica de oxígeno alta se denominan oxiconformistas (CALDERER y CASTELLO, 1995). En la región bajo la tensión crítica de oxígeno, el metabolismo depende de

la concentración de oxígeno y se reduce linealmente al decrecer el oxígeno debido a que el sistema de intercambio gaseoso no puede abastecer una demanda extra de oxígeno (HANEY y NORDLIE, 1997). En este caso, el gasto energético debe reducirse en mayor o menor medida, o ser cubierto mediante el metabolismo anaerobio, al precio de la denominada deuda metabólica, que debe ser satisfecha al retornar a las condiciones de normoxia (NONNOTTE *et al.*, 1993). Desde el punto de vista del cultivo de una especie, es de gran relevancia el conocimiento de la estrategia que a este respecto exhibe la especie en cuestión ya que de ella depende no solo la supervivencia de los individuos sino el nivel de mantenimiento de sus funciones vitales.

1.3.2. Factores bióticos

1.3.2.1. El peso corporal

Los peces mayores consumen generalmente más oxígeno que los peces de menor tamaño, pero por unidad de peso los peces pequeños consumen más oxígeno que los peces mayores (WINBERG, 1956; BEAMISH, 1970; HEUSNER, 1982; WIESER, 1984; ITAZAWA y OIKAWA, 1986; JOBLING, 1994).

Esta relación alométrica puede describirse mediante la siguiente ecuación: $MO_2 = a W^b$ en la que MO_2 es la tasa de consumo de oxígeno (generalmente expresada como $mg O_2 h^{-1}$), W es el peso corporal (expresado en g ó en kg), y “a” y “b” son constantes características de la especie (WINBERG, 1956; PALOHEIMO y DICKIE, 1966; LIAO, 1971; BRETT y GROVES, 1979; KONSTANTINOV, 1981; DUTHIE, 1982; HUGHES, 1984; BERSCHICK *et al.*, 1987; JOBLING, 1994; CLARKE y JOHNSTON, 1999).

El parámetro “a” de la relación funcional entre la tasa de consumo de oxígeno y la biomasa, denominado en ocasiones “ponderador” (KLEIBER, 1947; HEUSNER, 1982) puede depender de una gran cantidad de factores. El primero de todos ellos depende del estado metabólico en el que se ha medido el consumo de oxígeno especialmente en los relacionado con la actividad motriz del pez (FRY, 1957; BRETT, 1964; EDWARDS *et al.*, 1971; LUCAS y PRIEDE, 1992; VAN DER LINGEN, 1995) y la temperatura (MARAIS, 1978; DEGANI *et al.*, 1989).

Teóricamente, de la ecuación anterior puede deducirse que el valor de la constante “a” coincide con el consumo de oxígeno durante una hora de un pez que pese un gramo, si estas son las unidades en las que se expresan el tiempo y el peso, ya que obviamente el valor de “a” depende de las unidades empleadas. En la Tabla III se muestran diversos valores del ponderador “a” citados en la bibliografía.

La mayoría de los trabajos basan la determinación del exponente “b” en la transformación logarítmica de los datos antes de realizar la regresión lineal, en la forma:

$$\ln \text{MO}_2 = a' + b * \ln W$$

En ocasiones, la relación entre el consumo de oxígeno y el peso no es alométrica sino lineal. Esto supone que no existe una reducción del consumo específico de oxígeno al aumentar el peso de los peces. Así, las tasas metabólicas activa, en rutina y estándar se ven correlacionadas de modo lineal con el peso en *Pomatoschistus minutus* (Pallas) entre 6 y 15 °C (PETERSEN y PETERSEN, 1990).

La relación entre el consumo específico de oxígeno VO_2 ($\text{mg O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$) y el peso del pez se obtiene introduciendo como divisor el peso en ambos lados de la ecuación citada:

$$\text{MO}_2 = a * W^b$$

$$\text{MO}_2/W = a * (W^b/W)$$

$$\text{VO}_2 = a * W^{(b-1)}$$

El exponente de esta relación (b-1) entre el consumo específico de oxígeno y el peso, aparece citado en numerosas publicaciones en inglés como *mass-specific regression coefficient* y que en algunos casos puede incitar al error al ser confundido con el exponente “b” o porque es denominado explícitamente como “b”.

Tabla III.- Diversos valores del ponderador “a” de la relación $MO_2 = aW^b$, citados en la bibliografía, expresados en $mg\ O_2\ h^{-1}$ y con el valor del peso W, expresado en gramos.

ESPECIE	a	CITA BIBLIOGRÁFICA
69 especies	0,14	CLARKE y JOHNSTON (1999)
<i>Alosa sapidissima</i>	4,0	LEONARD <i>et al.</i> (1999)
<i>Anguilla rostrata</i>	0,64	GALLAGHER <i>et al.</i> (1984)
<i>Chrysophrys major</i>	0,54	OIKAWA <i>et al.</i> (1991)
<i>Crenimugil labrosus</i>	0,18	FLOWERDEW y GROVE (1980)
<i>Ctenopharyngodon idella</i>	0,20	CARTER y BRAFIELD (1992)
<i>Dicentrarchus labrax</i>	0,89	TUDOR (1999)
<i>Gadus morhua</i>	0,25	EDWARDS <i>et al.</i> (1972)
<i>Gobius cobitis</i>	2,87 – 5,49	BERSCHICK <i>et al.</i> (1987)
<i>Katsuwonus pelamis</i>	8,43	BRILL (1979)
<i>Oreochromis alcalicus</i>	1,05	FRANKLIN <i>et al.</i> (1995)
<i>Pagothenia borchgrevinki</i>	0,45	FORSTER <i>et al.</i> (1987)
<i>Paralichthys olivaceus</i>	1,47	LIU <i>et al.</i> (1997)
<i>Platichthys flesus</i>	0,07 – 0,71	FONDS <i>et al.</i> (1992)
<i>Pleuronectes platessa</i>	0,08 – 0,84	FONDS <i>et al.</i> (1992)
<i>Psetta maxima</i>	0,75 – 0,83	BROWN <i>et al.</i> (1984)
<i>Puntazzo puntazzo</i>	0,4	GARCIA-GARCIA <i>et al.</i> (2001)
<i>Scyliorhinus canicula</i>	0,10	SIMS (1996)
<i>Seriola dumerili</i>	5,32	GARCIA-GARCIA <i>et al.</i> (1993)
<i>Thunnus alalunga</i>	5,76	GRAHAM y LAURS (1982)

KLEIBER (1947), basándose en la relación de 2/3, sugirió un valor universal del exponente “b” de 0,75. Para el cálculo de este valor, asumió que la constante “a” se mantenía fija a lo largo de un rango de pesos corporales. Sin embargo, esto no parece evidente ya que esta constante “a”, varía incluso dentro de una misma especie con un gran número de condiciones ambientales como la temperatura, la salinidad etc.

Algunos autores han intentado establecer una relación entre el metabolismo y el tamaño de los peces refiriéndose no directamente a la biomasa de los mismos sino a su superficie. En animales homeotermos (BRETT y GROVES, 1979), dado que el exponente “b” en animales de sangre caliente es de alrededor de 0,67 (es decir de unos dos tercios), se piensa que es un reflejo de la simple relación física de la Ley superficie-volumen. Sin embargo, entre los peces el valor para las especies, individualmente rara vez sigue esta Ley, y se sitúa en general mejor en 0,86 (GLASS, 1969). Esta relación que parece existir en crustáceos (ALCARAZ 1974a,b) no parece tan clara en los peces.

En la trucha arco iris (SMITH *et al.*, 1978) han citado que la producción de calor de los peces de menos de 4 g a 15 °C es directamente proporcional al peso corporal ($b = 0,1$) mientras que la pérdida de calor en peces entre 4 y 57 g parece ser función de la superficie corporal ($b = 0,63$). Sin embargo FIDHIANY y WINCKLER (1998) muestran en su estudio sobre *Cichlasoma nigrofasciatum* que la relación entre la tasa metabólica y el peso corporal en los peces no puede explicarse de forma simple como función del área corporal.

Según RIISGARD (1999), de forma empírica, el valor “b” está a menudo muy cerca de $\frac{3}{4}$, cuando los organismos cubren un rango muy amplio de pesos. Pero recientes investigaciones sobre el coste energético del crecimiento han demostrado que los estados juveniles de rápido crecimiento muestran una mayor tasa metabólica específica que los estados adultos o de más edad, lo que implica que sus valores de “b” tienden a ser mayores; cercanos a 1 en pequeños (juveniles) organismos reduciéndose hasta $b = 0,6 - 0,7$ en estadios mayores (de más edad). Por tanto la respiración y el crecimiento se encuentran integrados en el coste energético del crecimiento. Esto explica el por qué el valor de “b” no es una constante natural y el por qué no puede deducirse una ley de escala de potencia (*power scaling law*) de la relación entre la pura física y las limitaciones geométricas del transporte de oxígeno.

La reducción del consumo de oxígeno por unidad de peso que se produce cuando aumenta el peso corporal, ha sido atribuida, en parte, a los cambios ontogénicos en el tamaño relativo de los diferentes órganos del cuerpo. Por ejemplo, al crecer los peces, el tamaño de los tejidos con un metabolismo mayor, como los del tracto digestivo o los del hígado, supone una menor proporción del peso corporal, mientras que el tamaño relativo de otros como la

musculatura blanca, tiende a aumentar. ITAZAWA y OIKAWA (1986), OIKAWA e ITAZAWA (1992) y OIKAWA *et al.* (1992), han testado esta hipótesis cualitativamente y cualitativamente examinando los valores de consumo de oxígeno y tamaño relativo de los diferentes órganos y partes, en carpas y en la dorada japonesa (*Chrysophrys major*) respectivamente, de distintos tamaños, sobre un amplio rango. Sus estudios ponen de manifiesto que los tejidos que más oxígeno consumen, por unidad de peso, como el cerebro, son los que menos aumentan de peso al desarrollarse el animal. La masa relativa del tronco aumenta con el crecimiento mientras que el de las vísceras se reduce. El tronco está compuesto principalmente por músculo blanco, que tiene muy baja actividad metabólica, mientras el cerebro, el intestino y otras vísceras tienen actividades metabólicas superiores (OIKAWA *et al.*, 1992).

Además de los cambios ontogénicos del tamaño de los órganos, parece que la intensidad metabólica general de todos los tejidos tiende a reducirse al aumentar el tamaño del individuo y/o su edad. Algunos autores como GIGUERE *et al.* (1988) o PARRA y YUFERA (2000), han observado que la tasa metabólica varía isométricamente con respecto al peso corporal en ciertos estadios larvarios. Así mismo, el efecto de la edad ha sido puesto de manifiesto por DEGANI y LEE-GALLAGHER (1985). Estos autores observaron que las tasas de consumo de oxígeno de *Anguilla rostrata*, se incrementan linealmente con el peso. Sin embargo estos mismos autores han puesto de manifiesto que el grado de desarrollo también juega un papel significativo en el consumo de oxígeno. Así, individuos subdesarrollados de *Anguilla rostrata* (18 meses de edad) mostraron tasas metabólicas significativamente más altas que individuos desarrollados (6 meses de edad), a igualdad de peso.

Por otra parte, FIDHIANY y WINCKLER (1998) han puesto de manifiesto que la relación entre la tasa específica de consumo de oxígeno y la masa corporal viene determinada por estado de maduración y por la edad en el cíclido de agua dulce, *Cichlasoma nigrofasciatum*. Estos autores sugieren que ambos factores, "edad" y "tamaño" tienen que ser considerados para determinar el metabolismo, especialmente en peces. Este estudio indica que aunque los peces mantienen la capacidad de crecer de forma continua hasta que mueren, la disminución en el consumo específico de oxígeno está relacionada con el proceso de envejecimiento.

Existen varios cientos de estudios en la bibliografía que muestran el efecto del tamaño de los peces sobre el consumo específico de oxígeno (Tabla IV), y la mayoría de las estimaciones, el exponente “b” se sitúa en un rango entre 0,7 y 0,9 con un intervalo de 0,5 a 1 (FRY, 1971), generalmente 0,8 en la mayoría de las especies (WINBERG, 1956; FRY, 1957; PALOHEIMO y DICKIE, 1966; URSIN, 1967; MUIR y NIIMI, 1971; RICKER, 1973; BRETT y GROVES, 1979; POST y LEE, 1996; CLARKE y JOHNSTON, 1999). El aumento del consumo de oxígeno al aumentar el peso corporal es similar entre tiburones y teleósteos (BRETT y GROVES 1979; PARSONS, 1990).

Como puede observarse en la Tabla IV, los valores citados del exponente potencial son suficientemente diversos como para afirmar la existencia de diferencias interespecíficas e intraespecíficas dependiendo de las condiciones, como la temperatura del agua, la alimentación y la estación en la que se llevan a cabo los experimentos (GARCIA-GARCIA *et al.*, 1997)

Hay estudios que muestran la existencia de diferencias significativas, no ya dentro del mismo género de peces, sino de la misma especie, en similares condiciones ambientales. Así en el caso de los blénidos caribeños del género *Acanthemblemaria*, CLARKE (1999) ha puesto de manifiesto las diferencias significativas existentes entre las pendientes de las rectas de regresión que relacionan la tasa metabólica frente al peso, de las especies *A. aspera* y *A. spinosa* procedentes de dos lugares distintos, Belize y St. Croix. LEZAMA y GUNTHER (1992) citan exponentes “b” que oscilan enormemente, de 0,32 a 0,90 en varios peces tropicales, a una temperatura más o menos constante de 25 °C.

Se ha citado, por ejemplo, que el exponente “b” puede reducirse al aumentar la temperatura de prueba (JOB, 1955; BROWN *et al.*, 1984). Significa que el efecto del peso se hace más evidente al aumentar la temperatura, como afirman LEMARIE *et al.* (1992) en dorada y lubina. Esto se atribuye al efecto diferencial que sobre el metabolismo estándar tiene la temperatura en peces de diferentes tamaños. Sin embargo otros autores lo citan como independiente de la temperatura (FRY 1971; HETTLER, 1976).

Tabla IV. Valores del exponente “b” citados en la bibliografía para diferentes especies de peces, en las condiciones que se indican.

ESPECIE	b	OBSERVACIONES	CITA BIBLIOGRÁFICA
<i>Alosa sapidissima</i>	0,70	Inmovilizada con un neurobloqueante	LEONARD <i>et al.</i> (1999)
<i>Anguila rostrata</i>	0,53	angulas	GALLAGHER <i>et al.</i> (1984)
<i>Anguilla anguilla</i>	0,61	juveniles	TARR y HILL (1978)
<i>Anguilla rostrata</i>	0,55	Diversas temperaturas	DEGANI y LEE-GALLAGHER (1985)
<i>Barbus aeneus</i>	0,69		ECCLES (1985)
<i>Brevoortia tyranus</i>	0,77	5 – 80 g	HETTLER (1976)
<i>Carassius auratus</i>	0,86		CUI y LIU (1990)
<i>Cetorhinus maximus</i>	0,84	0,35 – 140 kg	SIMS (2000)
<i>Cichlasoma nigrofasciatum</i>	0,81		FIDHIANY y WINCKLER (1998)
<i>Clarias lazera</i>	0,75	Alimentados	HOGENDOORN (1983)
<i>Clarias lazera</i>	0,86	En ayunas	HOGENDOORN (1983)
<i>Crenimugil labrosus</i>	1,04	Rango de pesos estrecho	FLOWERDEW y GROVE (1980)
<i>Ctenopharyngodon idella</i>	1,10	Rango de pesos estrecho	CARTER y BRAFIELD (1992)
<i>Cyprinodon variegatus</i>	0,65	Independiente de la salinidad	BARTON y SCHRECK (1987)
<i>Cyprinus carpio</i>	0,86		CUI y LIU (1990)
<i>Cyprinus carpio</i>	0,78	reposo	YAMAMOTO (1991b)
<i>Dicentrarchus labrax</i>	0,78	10 – 20 °C	LEMARIE <i>et al.</i> (1992)
<i>Dicentrarchus labrax</i>	0,77	20 – 30 °C	LEMARIE <i>et al.</i> (1992)
<i>Dicentrarchus labrax</i>	0,77	En ayunas	LEMARIE <i>et al.</i> (1992)
<i>Dicentrarchus labrax</i>	0,77	Natación forzada	LEMARIE <i>et al.</i> (1992)
<i>Dicentrarchus labrax</i>	0,82		TUDOR (1999)
<i>Diplodus puntazzo</i>	0,70		GARCIA-GARCIA <i>et al.</i> (2001)
<i>Eleginus gracilis</i>	0,77	100 - 180 g	CHEN y MISHIMA (1986)
<i>Euthynnus affinis</i>	0,50		BRILL (1987)
Gádidos	0,80	Entre 0,7 y 0,9	PAUL <i>et al.</i> (1988)
<i>Gadus morhua</i>	0,82	Anestesiado	EDWARDS <i>et al.</i> (1972)
<i>Gobius cobitis</i>	0,79	12,5 °C	BERSCHICK <i>et al.</i> (1987)
<i>Gobius cobitis</i>	0,89	25,0 °C	BERSCHICK <i>et al.</i> (1987)
<i>Ictalurus punctatus</i>	0,80	2,3 - 1006 g	ANDREWS y MATSUDA (1975)

Tabla IV. Continuación

ESPECIE	b	OBSERVACIONES	CITA BIBLIOGRÁFICA
<i>Katsuwonus pelamis</i>	1,18	actividad	GOODING <i>et al.</i> (1981)
<i>Katsuwonus pelamis</i>	0,56		BRILL (1987)
<i>Katsuwonus pelamis</i>	1,20		GOODING <i>et al.</i> (1981)
<i>Katsuwonus pelamis</i>	0,81	reposo	GOODING <i>et al.</i> (1981)
<i>Katsuwonus pelamis</i>	1,00	Natación activa	MAGNUSON (1978)
<i>Leptobotia elongata</i>	0,80	22 – 23 °C	GUIWEI <i>et al.</i> (1998)
<i>Liza dumerili</i>	0,85	Varias temperaturas y salinidades	MARAIS (1978)
<i>Liza richardsoni</i>	0,85	Varias temperaturas	MARAIS (1978)
<i>Macropodus chinensis</i>	0,86		CUI y LIU (1990)
<i>Mugil cephalus</i>	0,85	Varias temperaturas y salinidades	MARAIS (1978)
<i>Myliobatys aquila</i>	0,75		DU PREEZ <i>et al.</i> (1988)
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	0,82		CHO (1992)
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	0,70	En agua de mar	MOLLER y DAHL-MADSEN (1986)
<i>Oncorhynchus nerka</i>	0,98	En actividad	BRETT (1965)
<i>Oncorhynchus nerka</i>	0,99	En actividad	BRETT y GLASS (1973)
<i>Oncorhynchus nerka</i>	0,88	Metabolismo estándar	BRETT y GLASS (1973)
<i>Oreochromis alcalicus</i>	0,57	37 °C	FRANKLIN <i>et al.</i> (1995)
<i>Oreochromis mossambicus</i>	0,86		CUI y LIU (1990)
<i>Oreochromis mossambicus</i>	0,74	0,66 – 0,82	JOB (1969)
<i>Oreochromis mossambicus</i>	0,66	0,64 – 0,68	CAULTON (1978)
<i>Oreochromis niloticus</i>	0,42	larvas	DE SILVA <i>et al.</i> (1986)
<i>Oreochromis niloticus</i>	0,75		YAMAMOTO (1991b)
<i>Paralichthys olivaceus</i>	0,71	larvas	KUROKURA <i>et al.</i> (1995)
<i>Paralichthys olivaceus</i>	0,61	juveniles	LIU <i>et al.</i> (1997)
<i>Platichthys flesus</i>	0,83	5 °C	DUTHIE (1982)
<i>Platichthys flesus</i>	0,81	15 °C	DUTHIE (1982)
<i>Platichthys flesus</i>	0,85	Independiente de la alimentación y la T	FONDS <i>et al.</i> (1992)
<i>Pleuronectes platessa</i>	0,71	Independiente de la alimentación y la T	FONDS <i>et al.</i> (1992)
<i>Pogonophryne scotti</i>	0,46	-1 °C	SAINT-PAUL <i>et al.</i> (1988)
<i>Psetta maxima</i>	0,83	7 – 8 °C	BROWN <i>et al.</i> (1984)

Tabla IV. Continuación

ESPECIE	b	OBSERVACIONES	CITA BIBLIOGRÁFICA
<i>Psetta maxima</i>	0,75	15 – 16 °C	BROWN <i>et al.</i> (1984)
<i>Psetta maxima</i>	0,61		ROMERO <i>et al.</i> (1993)
<i>Psetta maxima</i>	0,70		WALLER (1992)
<i>Pseudodraco fluvidraco</i>	0,86		CUI y LIU (1990)
<i>Pseudorasbora parva</i>	0,86		CUI y LIU (1990)
<i>Rhinobatus annulatus</i>	0,82		DU PREEZ <i>et al.</i> (1988)
<i>Salmo gairdneri</i>	0,80	4 – 10 °C	MULLER-FEUGA <i>et al.</i> (1978)
<i>Salmo gairdneri</i>	0,86	12 – 22 °C	MULLER-FEUGA <i>et al.</i> (1978)
<i>Salmo salar</i>	0,8	Post smolts	FORSBERG (1994)
<i>Salmo salar</i>	0,79	0,73 – 0,88	FIVELSTAD <i>et al.</i> (1999)
<i>Salmo salar</i>	0,67	reposo	GROTTUM y SIGHOLT (1998)
<i>Salmo salar</i>	0,74	Varias temperaturas	FIVELSTAD y SMITH (1991)
<i>Salvelinus alpinus</i>	1,09	larvas	HOLETON (1973)
<i>Scyliorhinus canicula</i>	0,86		SIMS (1996)
<i>Seriola dumerili</i>	0,51	ayuno	GARCIA-GARCIA <i>et al.</i> (1993)
<i>Seriola quinqueradiata</i>	0,73	Alimentada	KADOWAKI (1994)
<i>Seriola quinqueradiata</i>	0,88	De mantenimiento	KADOWAKI (1994)
<i>Sparus aurata</i>	0,72	14 – 28 °C	LEMARIE <i>et al.</i> (1992)
<i>Sparus aurata</i>	0,75	Natación forzada	LEMARIE <i>et al.</i> (1992)
<i>Stizostedion vitreum</i>	0,86	20 °C	CAI y SUMMERFELT (1992)
<i>Stizostedion vitreum</i>	0,78	25 °C	CAI y SUMMERFELT (1992)
<i>Theragra chalcogramma</i>	0,76	Juveniles en ayunas	PAUL (1986)
<i>Thunnus alalunga</i>	1,19	actividad	GRAHAM y LAURS (1982)
<i>Thunnus alalunga</i>	1,20		GRAHAM y LAURS (1982)
<i>Thunnus albacares</i>	0,60	Reposo	DEWAR y GRAHAM (1994)
<i>Thunnus albacares</i>	0,57		BRILL (1987)
<i>Trachurus trachurus</i>	0,75	Rutina a 13 °C	HERRMANN y ENDERS (2000)
<i>Trachurus trachurus</i>	0,73	Reposo a 13 °C	HERRMANN y ENDERS (2000)

La influencia de la alimentación sobre el exponente “b” ha sido puesta de manifiesto, entre otros, por HOGENDOORN (1983) en *Clarias lazera*, LEMARIE *et al.*, (1992) en *Dicentrarchus labrax*, y KADOWAKI (1994) en *Seriola quinqueradiata*. Todos coinciden en que el efecto del peso es mayor (exponente “b” menor) en peces en ayunas que en los alimentados. Este hecho podría deberse a que el efecto metabólico de la SDA es relativamente mayor en los peces de menor tamaño.

La actividad supone un factor primordial a tener en cuenta a la hora de observar la relación entre el consumo de oxígeno y el peso de los peces. Según BRETT y GROVES (1979) es un error muy común en muchos modelos biológicos de producción relacionados con las necesidades energéticas, el incorporar el factor de escala para el peso observado en el caso de la tasa metabólica basal, lo que es claramente falso en el caso de peces activos en fase de crecimiento.

Los estudios realizados por BRETT (1965) sobre los efectos del tamaño en el salmón sockeye, muestran un cambio continuo en el exponente “b” de 0,78 a 0,97 al aumentar los niveles de actividad. Debido a que los grandes peces tienen un mayor porcentaje de masa muscular, la reducción esperada en la respiración de los tejidos al aumentar el tamaño, se encuentra grandemente compensada por el aumento relativo de los tejidos que trabajan.

Estos hechos se manifiestan de forma especial entre los grandes nadadores, como los atunes. BRILL (1987) pone de manifiesto que la tasa metabólica estándar de los atunes desciende más rápidamente con el incremento del peso corporal que en otras especies. Pero cuando es la tasa metabólica en actividad la que se tiene en cuenta, las cosas son bien distintas. Los peces en el laboratorio, nadando a su velocidad de natación característica, que es dependiente del peso (MAGNUSON, 1973, 1978) respiran con tasas metabólicas específicas que son independientes del peso. Esto es debido a que la velocidad de natación característica es inversamente proporcional al peso del pez por lo que se produce una compensación de la tasa metabólica específica.

Las pendientes del consumo de oxígeno respecto al peso de muchos vertebrados aumentan generalmente al hacerlo la actividad, acercándose y en ocasiones rebasando la unidad

(BRETT y GROVES, 1979; GOODING *et al.*, 1981; GRAHAM y LAURS, 1982; SCHMIDT-NIELSEN, 1997). MC LEAN *et al.* (1993) ponen de manifiesto el hecho de que cuando existe un determinado nivel de actividad, la tasa metabólica se torna independiente del peso individual y pasa a depender casi exclusivamente del nivel de actividad, fundamentalmente observable por la velocidad de natación. Por el contrario, en dorada y lubina (LEMARIE *et al.*, 1992), el efecto del peso se hace más evidente al hacerlo el nivel de actividad (exponente “b” ligeramente inferior).

Cuando el rango de pesos utilizado es relativamente estrecho, pueden no presentarse diferencias significativas en el consumo específico de oxígeno debidas al peso. Esto se debe a que dichas diferencias quedan enmascaradas por variaciones externas como por ejemplo el grado de actividad. Es probablemente debido a esto por lo que algunos autores no encuentran tales diferencias, como en el caso del estudio llevado a cabo por BARTON y SCHRECK (1987) en la trucha arco iris con un rango de peso muy estrecho.

1.3.2.2. La alimentación

En el capítulo dedicado al metabolismo, se ha puesto de manifiesto cual es el efecto que sobre el consumo de oxígeno tiene la alimentación. Desde el punto de vista de la acuicultura, una de las decisiones más importantes que debe tomar el responsable tiene que ver con la estrategia de la alimentación. Esta estrategia va a consistir en decidir tanto la calidad como la cantidad de alimento a suministrar así como el número de tomas en que va a ser suministrado. Estas decisiones deben tomarse valorando todos los factores que intervienen en el proceso productivo, cuyo objetivo puede resumirse en obtener la máxima producción al menor coste. Si el alimento se suministra a mano, el aumento de la frecuencia alimentaria lleva aparejado un aumento del gasto de la mano de obra. Si la distribución es automática, el aumento de la frecuencia puede necesitar de aparatos más sofisticados y por tanto más costosos tanto desde el punto de vista de su adquisición, como desde el punto de vista de la energía necesaria para su funcionamiento. Las ventajas de la automatización se asocian principalmente con un nuevo régimen alimentario y con una mayor y precisa determinación del consumo diario de energía en condiciones variables (RUOHONEN, 1986).

1.3.2.2.1. Ritmos diarios de consumo de oxígeno

La estrategia alimentaria afecta en gran medida a la dinámica de consumo de oxígeno tanto en lo que se refiere a las necesidades medias diarias, como a los perfiles de consumo a lo largo del tiempo. Diferentes autores han observado variaciones diarias del consumo de oxígeno (BRETT y ZALA, 1975; HETTLER, 1976; SMART, 1981; GARCIA-GARCIA, 1994; GARCIA-GARCIA *et al.*, 1997) siendo importante el conocimiento de estas variaciones en orden a obtener modelos realistas para ser usados en el cálculo de los caudales de los tanques. Sin embargo, y como afirman FIVELSTAD y SMITH (1991), si un modelo se basa únicamente en los valores medios, la predicción del modelo se traducirá en una reducción de la rentabilidad de la piscifactoría con respecto a los valores proyectados debido a que existirá un déficit de oxígeno en el momento del día en que las tasas de consumo serán máximas y un despilfarro de agua en el que sean mínimas. Por tanto un modelo debe ajustarse en lo posible al ciclo diario. El cómputo de este gasto energético diario necesita una información completa sobre las tasas metabólicas horarias en un periodo de 24 horas (BRETT y GROVES, 1979).

El metabolismo de los peces está en parte regulado por ciclos endógenos y exógenos diarios (PARKER, 1984). El uso de estos ciclos naturales puede convertirse en una herramienta muy efectiva para optimizar la producción de peces (JARBOE, 1995). Las variaciones de consumo de oxígeno se caracterizan por una amplitud y una duración que van a depender de un número de factores que incluyen entre otros la cantidad de alimento, su composición y la frecuencia con que se distribuye. Estos aspectos han sido discutidos previamente por MUIR y NIIMI (1971), JOBLING y DAVIES (1980), JOBLING (1981), y LUCAS y PRIEDE (1992).

Así mismo la frecuencia con que se alimenta un lote de peces influencia ciertos ritmos metabólicos como el consumo de oxígeno (HAMADA y MAEDA, 1983; MAXIME *et al.*, 1989; BERGHEIM *et al.*, 1991; GUINEA y FERNANDEZ, 1991; LUCAS y PRIEDE, 1992; YAGER y SUMMERFELT, 1993; GARCIA-GARCIA, 1994; JARBOE, 1995; STEINARSSON y MOKSNESS, 1996; GUINEA y FERNANDEZ, 1997), la excreción amoniacal (BRETT y ZALA, 1975; RYCHLY y MARINA, 1977; CLARK *et al.*, 1985; YAGER y SUMMERFELT, 1993; JARBOE, 1995; STEINARSSON y MOKSNESS, 1996; FORSBERG, 1997), la actividad locomotora (SANCHEZ-VAZQUEZ *et al.*, 1997) o la excreción de CO₂ (FORSBERG, 1997).

1.3.2.2.2. La frecuencia de distribución de alimento

Son varios los autores que han abordado el estudio de relación que existe entre la frecuencia de alimentación y ciertos parámetros de cultivo como la tasa de conversión alimentaria, el aprovechamiento de la proteína o el crecimiento (GRAYTON y BEAMISH, 1977; JOBLING, 1982b; HAMADA y MAEDA, 1983; RUOHONEN, 1986; BEAMISH y MC MAHON, 1988; LUCAS y PRIEDE, 1992; JORGENSEN *et al.*, 1993; YAGER y SUMMERFELT, 1993; SHEARER, 1994; GUINEA y FERNANDEZ, 1997). Esta relación puede deberse bien a que un aumento de la frecuencia de alimentación produzca un aumento en la ingesta, o que, a igualdad de alimento ingerido, la ingestión más o menos pausada conlleve un aprovechamiento distinto del mismo. Cuando se alimentan salmónidos con una ración diaria similar, el aumento del número de veces en que se distribuye no parece afectar a su composición corporal (SHEARER, 1994). Generalmente, un largo periodo con varias tomas durante el día, régimen característico de las modernas granjas de salmones, produce unos niveles relativamente constantes de metabolismo y excreción (BERGHEIM *et al.*, 1991).

Así mismo, la frecuencia de alimentación ejerce un efecto sobre las relaciones sociales existentes en un grupo de peces confinados. En muchas especies existen comportamientos jerárquicos que regulan la toma de alimento (JOBBLING, 1983a). Por regla general, los peces dominantes comen primero hasta la saciedad, no pudiendo alimentarse los dominados hasta ese momento. De acuerdo con experimentos preliminares realizados por RUOHONEN (1986) con el salmón atlántico, *Salmo salar*, el crecimiento de los alevines y los índices de eficiencia alimentaria aumentan con la automatización de la alimentación. Así mismo la variación de tallas disminuye cuando se usa la automatización ya que pueden utilizarse frecuencias de alimentación muy altas. Esto afecta a las jerarquías sociales de los peces dentro de un grupo.

La frecuencia alimentaria no afecta únicamente a los parámetros de cultivo citados; puede modular así mismo el perfil diario de consumo de oxígeno (YAGER y SUMMERFELT, 1993). Esta característica tiene una gran importancia en la gestión de un cultivo productivo ya que determinadas frecuencia pueden producir picos de consumo de oxígeno que deben preverse a la hora de suministrar los caudales de agua pertinentes.

Según BEAMISH y MC MAHON (1988) el incremento calórico aparente (SDA) relativo a la energía digerida por juveniles de *Stizostedion vitreum* no se ve afectado de forma demostrable al distribuir la ingesta diaria en una, dos o tres tomas idénticas. HAMADA y MAEDA (1983) y GUINEA y FERNANDEZ (1997) también encontraron valores similares de SDA en *Cyprinus carpio* y *Sparus aurata* respectivamente, alimentadas con cantidades similares de alimento en el día pero distribuido en diferente número de comidas.

Si otros componentes del metabolismo permanecen constantes, la alimentación continua a mayores niveles de ración produce un mayor incremento en las tasas metabólicas, y una mayor magnitud de la SDA (LUCAS y PRIEDE, 1992). Opinión contraria es lo observado por BOYCE y CLARKE (1997) en el pez antártico *Harpagifer antarcticus*, en el que la SDA no se ve afectada ni por el tamaño de la ración, ni por el número de veces en que se distribuye. Solo depende de si se alimenta o no al pez. A la luz de lo observado, estos autores afirman que el coste energético absoluto de procesar una comida es independiente del tamaño de comida.

1.3.2.2.3. El ayuno

En condiciones de cultivo, el ayuno en los peces constituye una situación excepcional que puede darse de forma voluntaria o involuntaria. En el primer caso, la alimentación deja de suministrarse fundamentalmente por que va a realizarse algún tipo de manipulación sobre toda la unidad de cultivo o parte de ella, pero que en cualquier caso todos los peces van a verse alterados. El motivo por el que se somete a los peces al ayuno, puede ser doble. En caso de realizar muestreos o tratamientos profilácticos, la condición de ayuno reduce, como se ha citado profusamente a lo largo de esta introducción, la tasa metabólica (BEAMISH, 1964; FERNANDEZ-BORRAS *et al.*, 1995) por lo que las necesidades de oxígeno (y por tanto, de renovación de agua) serán sensiblemente menores. Otro motivo por el que se somete a los peces al ayuno de forma voluntaria, es cuando van a ser sacrificados, a fin de obtener un vaciamiento completo del tubo digestivo para evitar la presencia de heces en el interior de los embalajes.

El ayuno puede producirse así mismo de forma involuntaria. En los cultivos en jaulas flotantes, sucede en ocasiones que las condiciones adversas del mar impiden el acceso a las instalaciones durante prolongados lapsos de tiempo, por lo que si la distribución del alimento no

es automática, no se produce. Así mismo, cuando la calidad del agua se ve alterada de forma accidental, con presencia de sólidos en suspensión, debidos por ejemplo, a aportes terrígenos, sustancias nocivas o situaciones de hipoxia, como las que producen las mareas rojas, es muy aconsejable mantener a los peces en ayunas.

El ayuno de corta duración sitúa a los peces en una situación metabólica denominada post absorptiva, en la que el metabolismo se aproxima al estándar, si el pez se encuentra en reposo. Es esta una situación típica de un ayuno de 48 horas, frecuentemente utilizado antes de manipular a los peces. Además, la reducción del consumo de oxígeno asociada con el ayuno a corto plazo puede ser debido a los efectos de la comida previa (SAUNDERS, 1963; BEAMISH, 1974). El periodo en el que los peces alcanzan el estado postabsortivo, en el que el consumo de oxígeno permanece más o menos constante, a igualdad de actividad, depende de numerosos factores como la especie, la temperatura, el peso corporal etc. Durante el ayuno, la energía necesaria para el mantenimiento de las funciones vitales viene proporcionada fundamentalmente por los lípidos almacenados (BROMLEY, 1980) y en menor medida por las proteínas (DABROWSKI, 1986).

En ciertas especies como *Lithognathus* sp., *Rhinobatos annulatus* y *Myliobatys aquila* (DU PREEZ *et al.*, 1986b), el ayuno produce así mismo una reducción de los niveles de actividad por lo que se produce un descenso adicional de la tasa metabólica de rutina. Otras especies muestran un comportamiento más activo en situación de ayuno. Es el caso de *Takifugu obscurus*, que en ayunas tiene tendencia a morder la cola de sus vecinos lo que provoca un aumento en las tasas de consumo de oxígeno (KIM *et al.*, 1997). La reducción que se produce al cesar la alimentación ha sido estudiada por HETTLER (1976) en *Brevoortia tyrannus*.

En el estado postabsortivo, el ritmo diario de consumo de oxígeno deja de verse afectado por la distribución del alimento y puede pasar a ser afectado por otros factores como el fotoperiodo (MARAIS, 1978; LEMARIE *et al.*, 1992; SEDDIKI *et al.*, 1996; REQUENA *et al.*, 1997), la actividad (LIU *et al.*, 1997). Si estos otros parámetros no cambian, las variaciones del ritmo diario pueden tener un origen endógeno (MARAIS, 1978; SHEKK, 1986; STEFFENS, 1989; FERNANDEZ-BORRAS *et al.*, 1995; FORSBERG, 1997; SANCHEZ-VAZQUEZ *et al.*, 1997).

A diferencia del ayuno de corta duración, el ayuno prolongado, produce un estrés y sume al pez en una situación metabólica adversa, en la que debe reajustar sus vías metabólicas (PARRA y YUFERA, 2000). Los primeros estadios de la situación de ayuno son conocidos por tener más efectos específicos tales como la reducción de los lípidos almacenados seguida de una pérdida proteica. La pérdida del peso corporal durante la privación del alimento sobre todo es parcialmente compensada por un incremento en el contenido en agua (EDWARDS *et al.*, 1969). En esta situación de ayuno prolongado, especies como el rodaballo (BROMLEY, 1980), la platija (JOBILING, 1980) o los coregónidos (DABROWSKI, 1986), utilizan sus reservas lipídicas como fuente de energía. Otras, como el salmón tras 12 días de ayuno, el 28% de la energía utilizada proviene de la proteína (DABROWSKI, 1986). En general, en esta situación, los peces mantienen generalmente niveles de glucosa en sangre relativamente constantes (FABBRI *et al.*, 1998). El ayuno también limita la capacidad oxireguladora (GATY y WILSON, 1986).

Con la realimentación se recuperan rápidamente los valores del metabolismo de rutina previos al ayuno en *Sparus aurata*. La depresión metabólica causada por el ayuno, así como el periodo necesario en la realimentación para la completa recuperación, son mayores cuanto más elevado sea el consumo de oxígeno en condiciones normales (FERNANDEZ-BORRAS *et al.*, 1995).

1.3.2.2.4. La composición de la dieta

La estrategia de los productores de dietas comerciales en los últimos tiempos, especialmente para salmónidos se ha dirigido a la fabricación de piensos con niveles relativamente bajos de proteína (380 a 420 g kg⁻¹) y alta grasa (300 a 350 g kg⁻¹), con relaciones proteína/energía típicamente alrededor de 18 mg kj⁻¹ y niveles de energía cercanos a 25 kj g⁻¹. Esta composición busca el efecto denominado *protein sparing* (ahorro proteico) de las dietas con alta energía que, junto al efecto anabólico *per se* de la ingesta con mayor energía, se traduce en bajas tasas de conversión y altas tasas de crecimiento (TALBOT, 1993; TALBOT y HOLE, 1994; ARZEL *et al.*, 1994; REGOST *et al.*, 2001). Este ahorro proteico se traduce en un ahorro económico importante ya que la proteína es el macronutriente más costoso de la dieta, y en un menor impacto ambiental de las instalaciones acuícolas al reducirse la excreción nitrogenada

(TALBOT y HOLE, 1994). Dado que la principal fuente de proteína suele ser la harina de pescado, se reduce así mismo la cantidad de fósforo excretada (SANTINHA *et al.*, 1999).

El nivel de grasa tiene un ligero pero significativo efecto sobre la tasa de crecimiento y la conversión del alimento en *Salmo trutta* y *Salvelinus alpinus* (ARZEL *et al.*, 1994; ALANARA y KLESSLING, 1996). La utilización de la proteína, estimada tanto a partir del índice de eficiencia proteica como por el valor productivo de la proteína, se ve así mismo mejorada en dietas con mayor proporción de lípidos, dentro de unos ciertos límites.

Sin embargo, no siempre un aumento energético de la dieta se traduce en un mayor crecimiento o en un ahorro energético. Varios autores han puesto de manifiesto que la proporción de lípidos en la dieta de la trucha arco iris *Oncorhynchus mykiss* (ALANARA, 1994; RASMUSSEN *et al.*, 2000) o del halibut atlántico *Hippoglossus hippoglossus* (BERGE y STOREBAKKEN, 1991), no afecta al crecimiento ya que se traduce en un aumento de los almacenes de grasa, desplazando al contenido corporal de agua (MARAIS y KISSIL, 1979; WINFREE y STICKNEY, 1981; LIE *et al.*, 1988; PARAZO, 1990; ARZEL *et al.*, 1994; EL-DAHAR y LOVELL, 1995; PERES y OLIVA-TELES, 1999; LEE *et al.*, 2000). El exceso del contenido graso perivisceral tiende a evitarse ya que suele reducir el valor comercial de muchas especies de pescado, fundamentalmente cuando éstas se venden evisceradas.

El incremento del nivel graso en una dieta con bajo nivel proteico, provoca una reducción sustancial en el consumo de oxígeno (CHO *et al.*, 1982; CHO, 1987) lo que constituye el efecto clásico de la grasa sobre el incremento calórico, mientras que tal incremento en una dieta de alto nivel proteico no tiene prácticamente efecto alguno sobre el consumo de oxígeno, presumiblemente debido al trabajo asociado con el mayor influjo de aminoácidos, proporcionado por esta dieta.

El efecto de la proporción de nutrientes sobre la respiración depende también del tamaño de la ración. OWEN *et al.* (1998) mostraron que anguilas alimentadas con una ración escasa no fueron capaces de ahorrar proteína enviándola hacia crecimiento dado que el metabolismo se llevó el 100% de la proteína disponible en el alimento. Esto implica que la proteína corporal fue catabolizada de la misma manera que los lípidos corporales.

BEAMISH *et al.* (1986) afirman que muchos autores han explicado el hecho de que las dietas ricas en lípidos produzcan un bajo incremento calórico aparente porque estas grasas se depositan directamente en los tejidos y alrededor de las vísceras sin necesidad de reacciones exotérmicas que son necesarias en el metabolismo de los carbohidratos y proteínas. Igual que en otros seres vivos, la utilización metabólica de los lípidos va depender de otros muchos factores, entre los que cabe destacar la temperatura, con una mayor combustión de lípidos al aumentar la misma (BRETT *et al.* 1969; ALSOP *et al.*, 1999) y la actividad, con una mayor participación de los lípidos al aumentar la velocidad de natación (LAUFF y WOOD, 1997).

Varios estudios (SHIMENO *et al.*, 1980, 1981, 1996; OKU y OGATA, 2000) han puesto de manifiesto la alta capacidad que la seriola japonesa, tiene para usar los lípidos de la dieta como fuente de energía con un efecto de ahorro de proteína elevado. Sin embargo son inexistentes los estudios sobre el efecto que sobre la tasa metabólica de esta especie tiene una ingesta altamente energética.

1.3.3. Las manipulaciones

El cultivo de peces en condiciones controladas pasa obligatoriamente por su manipulación directa. Tanto desde el punto de vista experimental como en el productivo, se deben realizar periódicamente tareas que conllevan la producción de estrés agudo en los individuos, y que fundamentalmente están relacionadas con la observación directa de parámetros (peso, talla, estado sanitario, etc.) o con las labores de mantenimiento de las instalaciones (sifonado de los tanques, limpieza de las paredes, retirada de ejemplares muertos etc.). Estas tareas productoras de estrés agudo (PAPOUTSOGLOU *et al.*, 1999) pueden afectar en mayor o menor medida a la fisiología de los peces (ARENDS, MANCERA *et al.*, 1999), traducándose en ocasiones en una reducción del crecimiento de los mismos (PICKERING, 1993a) o en una inmunodepresión (BALM, 1997).

Todas las respuestas a los factores estresantes llevan asociado un coste energético por lo que uno de los efectos inmediatos es el aumento del consumo de oxígeno (HADJKACEM *et al.*, 1986; BARTON *et al.*, 1987; JOBLING, 1993; PICKERING, 1993b; DAVIS y SCHRECK,

1997), como resultado por una parte, de un aumento brusco de la actividad y por otra, de toda una serie de procesos fisiológicos que se producen como respuesta al estrés.

En el primer caso, el ejercicio brusco puede desencadenar la puesta en marcha del metabolismo anaerobio, generando una deuda de oxígeno, que debe satisfacerse posteriormente.

En el segundo caso, la liberación resultante de catecolaminas y cortisol se considera una respuesta compensatoria para optimizar las funciones cardiorespiratorias y para movilizar las reservas energéticas para hacer frente al aumento de la demanda metabólica asociada con el estrés (RANDALL y PERRY, 1992; MOMMSEN *et al.*, 1999). Así mismo, para determinar el coste energético total de la respuesta a un factor estresante se debe saber la cantidad de tiempo en que la tasa metabólica permanece elevada tras la finalización de dicho factor (DAVIS y SCHRECK, 1997).

1.3.3.1. La anestesia

La anestesia es un estado biológico inducido por un agente externo que produce una pérdida de sensaciones parcial o total o pérdida del control neuromotor voluntario por medios químicos o no químicos (SUMMERFELT y SMITH, 1990). En las operaciones propias de la acuicultura los anestésicos son necesarios para minimizar el estrés de los peces y reducir los daños físicos durante los diferentes procedimientos de manipulación, como pesar y medir, marcar, muestrear etc. (BELL, 1987; IWAMA *et al.*, 1989; PICKERING, 1993b; KAISER y VINE, 1998; CHO y HEATH, 2000).

La anestesia no debiera afectar ni a la salud ni al valor comercial de los peces (BERNIER y RANDALL 1998). En este sentido se utiliza el aceite de clavo como una alternativa natural a la tricaina metanesulfonato como anestésico para peces (ENDO *et al.*, 1972; ANDERSON *et al.*, 1997; AUPERIN *et al.*, 1998; KEENE *et al.*, 1998). Este producto de uso alimentario tiene como ventajas, su bajo precio y que no es necesario respetar un tiempo de carencia para el consumo de los peces (CHO y HEATH, 2000).

Los efectos de la anestesia sobre el estrés no están claros (MORALES *et al.*, 1990). En principio no hay que olvidar que la anestesia es *per se* un factor estresante (SOIVO *et al.*, 1977; STRANGE y SCHRECK, 1987; IWAMA *et al.*, 1989). Durante la anestesia, la eficiencia circulatoria puede verse reducida, con la consecuente situación de hipoxia y producción de ácido láctico (BEAMISH, 1968). Ciertos anestésicos administrados por vía parenteral producen un aumento de las tasas metabólicas, como es el caso de la ketamina en el pez *Heros citrinellum* (BRUECKER y GRAHAM, 1993).

Por el contrario, varios estudios han demostrado que la anestesia reduce significativamente el estrés de la manipulación (LOWE *et al.*, 1993; JERRETT, STEVENS *et al.*, 1996; ERIKSON *et al.*, 1997; JERRETT y HOLLAND, 1998); ya que evita la liberación de las catecolaminas y del cortisol (FABBRI *et al.*, 1998).

1.3.3.2. Las tareas de limpieza

Algunos autores han estudiado el efecto que sobre el consumo de oxígeno tienen las labores de mantenimiento de las instalaciones (sifonado de los tanques, limpieza de las paredes, retirada de ejemplares muertos etc.). HADJKACEM *et al.* (1986) observaron que la lubina de cultivo *Dicentrarchus labrax*, expuesta a una limpieza de los tanques por cepillado de las paredes de 5 minutos presenta una respuesta de estrés de un tipo análogo al ocasionado por un ejercicio violento sin efecto hipóxico.

El efecto de estas labores puede simularse mediante una persecución de los peces. Así, PAPOUTSOGLU *et al.* (1999) realizaron persecuciones a doradas *Sparus aurata* causando un incremento significativo en el cortisol y la glucosa plasmáticos en los peces que permanecieron en el tanque. La persecución que PEARSON y STEVENS (1991) y HERNANDEZ (1999) realizaron sobre truchas (*Oncorhynchus mykiss*), muestra así mismo estos efectos.

Es difícil de prever a priori si esta práctica realizada repetidamente puede tener una influencia desfavorable sobre el crecimiento o el estado sanitario de los peces. Es posible que una sucesión de pequeños shocks nerviosos sea perjudicial. Es posible también que puede existir un cierto acostumbamiento. Así, la respuesta del cortisol de *Salmo trutta* al estrés que supone la

limpieza de los tanques de cultivo con los peces en su interior se reduce significativamente cuando los tanques son limpiados diariamente más que si la operación se realiza semanal o mensualmente (PICKERING, 1993b). Este mismo efecto ha sido constatado por HERNANDEZ (1999) en la trucha arco iris.

1.3.4. Los tratamientos profilácticos : el tratamiento con formol

El formol (solución acuosa de formaldehído al 40%) es un producto ampliamente utilizado en acuicultura como profiláctico y terapéutico en el tratamiento de epizootias (THORBURN y MOCCIA, 1993). Su uso generalizado se debe a dos razones fundamentales: su alta efectividad y su bajo coste. Además, su uso es legal en el tratamiento de peces destinados al consumo humano, respetando los periodos de carencia estipulados (ANON, 2001).

El formol se ha utilizado fundamentalmente en el control de parásitos externos de peces como *Costia* y *Gyrodactylus* (RUCKER *et al.*, 1963). Su efectividad ha sido comprobada por MONTERO *et al.* (2000) en el tratamiento de la enfermedad producida por el monogénido *Zeuxapta seriolae*, causante de episodios de mortalidad aguda en *Seriola dumerili*.

Sin embargo, cuando se utiliza a concentraciones terapéuticas, los peces corren el riesgo de sufrir daños debido a su potente toxicidad (KAKUTA *et al.*, 1991). Su toxicidad en ocasiones, se ha mostrado como errática, produciendo mortalidades muy importantes con dosis y condiciones de manejo estandarizadas en salmónidos (WEDEMEYER, 1971). Sin embargo se ha observado que existen especies mucho más sensibles al formol que otras. Así, el intercambio gaseoso se ve muy alterado en la trucha arco iris y muy poco en el salmón chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*) y en el salmón coho (*Oncorhynchus kisutch*) (WEDEMEYER, 1971; WEDEMEYER y YASUTAKE, 1974).

Los tratamientos con formol han demostrado ser causantes de la separación del epitelio lamelar branquial, hipertrofia y necrosis, y otras zonas como el epitelio de la pseudobranquia, las células de la corteza adrenal y el epitelio de los túbulos renales se ven también afectados (SMITH y PIPER, 1972; WEDEMEYER y YASUTAKE, 1974). WEDEMEYER (1971) cita en juveniles de trucha arco iris que el formol a 200 ppm causa una reducción de la tasa de consumo

de oxígeno, en el pH de la sangre y concentraciones totales de CO_2 , HCO_3^- y Ca^{+2} en sangre, del nivel interrenal de vitamina C y un aumento de la concentración de bilirubina plasmática, así como cambios histológicos. WOOTEN y WILLIAMS (1981) observaron incrementos en el hematocrito en los niveles en suero de lactato deshidrogenasa (LDH), piruvato glutámico transaminasa (GPT) y glutámico oxaloacético transaminasa (GOT) en truchas arco iris tratadas con formol.

SPEARE *et al.* (1997), concluyen que, los tratamientos con formol estandarizados, causan como mucho, patologías mínimas en las branquias. Además recientes estudios han puesto de manifiesto que los tratamientos con formol estandarizados no afectan a las tasas de mortalidad, el crecimiento somático, el balance de electrolitos o la tolerancia al agua de mar de smolts de salmón atlántico (POWELL *et al.*, 1996), ni a las tasas de mortalidad, crecimiento somático, apetito o eficacia de conversión alimenticia de juveniles de trucha arco iris (SPEARE y MAC NAIR, 1996)

En los trabajos existentes sobre administración de productos terapéuticos en baño, los autores recomiendan que estos se realicen aportando oxígeno al agua, (aireación u oxígeno puro). Posibles razones incluyen, bien separadamente o en combinación, lesiones inducidas químicamente, y que afectan al intercambio gaseoso, demanda química de oxígeno del producto terapéutico propiamente y cambios en el consumo metabólico de oxígeno de los peces durante el periodo de tratamiento (SPEARE *et al.*, 1996). Por otra parte, la mayoría de sustancias terapéuticas irritan a los peces produciéndoles lesiones o un estrés que se traduce en un aumento de la tasa metabólica (SMITH y PIPER, 1972; ROSS *et al.*, 1985; KAKUTA *et al.*, 1991).

Así mismo se ha citado que determinadas sustancias se combinan con el oxígeno del agua, reduciendo su disponibilidad para los peces. En el caso del formol este efecto ha sido profusamente citado (GHOSH y KONAR, 1983; ROSS *et al.*, 1985; SCOTT, 1993; WALL, 1993; NOGA, 1996) pero en ningún caso demostrado en las condiciones del presente estudio. La introducción de oxígeno en un medio de cultivo no siempre es posible y, en cualquier caso, supone un coste adicional.

1.4. Los métodos de medida de consumo de oxígeno

El consumo de oxígeno de los animales acuáticos en general y de los peces en particular, puede medirse mediante distintas técnicas que varían en cuanto a su complejidad y a la fiabilidad de los resultados alcanzados (HOAR y HICKMAN, 1978), y cuya aplicación depende en muchos casos del tamaño de los individuos.

La mayoría de las técnicas para medir el consumo de oxígeno de los peces se basan en dos métodos experimentales:

- el sistema cerrado, o estático, en el que se mide la velocidad a la que el animal agota el oxígeno existente al ser colocado en un recipiente cerrado de volumen conocido
- el sistema abierto, o de flujo (flow-through), en el que se mide la disminución del oxígeno en el agua que fluye constantemente a través del recipiente que contiene al animal.

Estos dos métodos miden el oxígeno de forma externa al pez, y por tanto son no invasivos.

Un tercer sistema consiste en medir el oxígeno directamente en la sangre del animal. En este caso es claramente invasivo con todas las connotaciones que ello conlleva.

1.4.1. Método del sistema cerrado o estático

El consumo de oxígeno se obtiene deteniendo el flujo del agua que atraviesa el recipiente que contiene los peces. Se basa en el hecho de que la velocidad con la que se reduce la concentración de oxígeno de un recipiente de volumen conocido, es proporcional a la velocidad de retirada del oxígeno del mismo o lo que es lo mismo, al consumo que por parte de los peces se hace del mismo.

A efectos de cálculo, el consumo de oxígeno específico puede averiguarse mediante las siguientes ecuaciones equivalentes:

$$VO_2 = (\Delta PO_2 / \Delta t) (V - M) \alpha B^{-1}$$

$$VO_2 = (V - M) d/dt PO_2 \alpha B^{-1}$$

en las que ΔPO_2 es la variación de la presión parcial de oxígeno en el agua en el respirómetro cerrado (mm Hg), Δt es el intervalo de tiempo (min), $d/dt PO_2$ es la pendiente (mm Hg h⁻¹), V es el volumen (l) de la cámara y M es el volumen de los peces, B es la biomasa de los peces (kg) y α es el coeficiente de solubilidad del oxígeno a la temperatura experimental (mg O₂ /mm Hg/litros de agua) (REIDY *et al.*, 1995; HERSKIN y STEFFENSEN, 1998; CRUZ-NETO y STEFFENSEN, 1997).

En la práctica, el volumen de los peces (M) solo se tiene en cuenta si es relevante en relación al volumen del tanque. La precisión de este método depende del coeficiente de regresión de la pendiente. Un coeficiente pequeño puede ser debido a que ha habido un incremento de la actividad de los peces durante el periodo de medida, o que debido a bajas temperaturas el metabolismo es tan bajo que hace que la pendiente tienda a cero (THETMEYER, 1997; SCHURMANN y STEFFENSEN, 1997; BROWN *et al.*, 1984).

1.4.2. Método del sistema abierto o de flujo (*flow-through*)

La estrategia de la medición en circuito abierto consiste en medir la cantidad de oxígeno que entra y sale del respirómetro. La diferencia entre ambas cantidades es la cantidad consumida en el interior del mismo. Este consumo teóricamente se debe no solo a los peces sino tanto a los otros posibles biotas presentes en el respirómetro (zooplankton, bacterias, etc.) que en conjunto constituyen la Demanda Biológica de Oxígeno (DBO), como a la propia demanda del agua o de sustancias presentes en ella, lo que constituye la Demanda Química de Oxígeno (DQO). En la práctica, y sobre todo cuando la biomasa de peces presente en el respirómetro es importante, cualquier consumo de oxígeno no debido a peces puede considerarse despreciable.

Como afirman FERNANDES y RANTIN (1989), los sistemas respirométricos de flujo abierto tienen ciertas ventajas sobre los de flujo cerrado ya que producen una renovación constante del agua y por tanto eliminan los desechos metabólicos y el CO₂, cuya presencia reduce la afinidad de la hemoglobina por el oxígeno en la sangre de los peces (SAUNDERS, 1962) y el factor de transferencia entre el agua y el sistema circulatorio de los mismos.

La cantidad de oxígeno que entra y sale del tanque, por unidad de tiempo es respectivamente [O_{2e}]*Q_e y [O_{2s}]*Q_s, siendo [O_{2e}] y [O_{2s}] las concentraciones de oxígeno a la entrada y a la salida, y Q_e y Q_s los caudales a la entrada y a la salida. Si, como suele suceder, el sistema respirométrico solo tiene una entrada y una salida y su volumen es constante, Q_e = Q_s y puede representarse como Q. Así, el consumo debido al respirómetro [O_{2e}]*Q_e - [O_{2s}]*Q_s, se abreviaría como [O_{2e}]*Q - [O_{2s}]*Q, o lo que es lo mismo ([O_{2e}] - [O_{2s}])*Q. Si este consumo se expresa en mg O₂ h⁻¹, las concentraciones se expresarán en mg O₂ l⁻¹ (o lo que es lo mismo, ppm) y el caudal en litros/hora (l h⁻¹). Para realizar el cálculo del consumo específico de oxígeno, el valor de consumo de oxígeno debido a los peces presentes en el respirómetro debe dividirse por la biomasa de los mismos.

La ecuación final para el cálculo del consumo específico de oxígeno (VO₂) de los peces contenidos en un sistema respirométrico abierto es:

$$VO_2 \text{ (mg O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}) = ([O_{2e}] - [O_{2s}] \text{ ppm}) * Q \text{ (l h}^{-1}) B^{-1} \text{ (kg)}$$

Al igual que en el método anterior, es frecuente en muchos estudios medir la biomasa de los peces justo antes de introducir a los peces en el respirómetro, o inmediatamente después de realizar las lecturas.

Dado que toda estimación directa del peso de los peces es un factor de estrés que altera su metabolismo, en el caso de hacerse antes del experimento, debe dejarse transcurrir un tiempo prudencial antes de realizar las medidas de oxígeno, y hacerlas solo cuando hayan desaparecido todos los efectos debidos a la manipulación.

Otra estrategia de estimación de la biomasa, empleada fundamentalmente cuando se realizan las medidas de consumo de oxígeno en tanques de cultivo, donde los peces son alimentados activamente y se encuentran en fase de crecimiento, y por tanto su biomasa es cambiante, consiste en aplicar la ecuación de crecimiento

$$\mathbf{B} = \mathbf{B}_0 * [(\mathbf{0,01} * \mathbf{SGR}) + \mathbf{1}]^{\mathbf{d}}$$

donde B_0 es una biomasa conocida, obtenida en un muestreo previo al experimento, d el número de días transcurrido desde ese muestreo y el día del experimento y SGR la tasa específica de crecimiento. Esta tasa puede obtenerse con la siguiente ecuación:

$$\mathbf{SGR} = [(\mathbf{B}_f/\mathbf{B}_0)^{1/t} - \mathbf{1}] * \mathbf{100}$$

donde B_f y B_0 son biomásas conocidas, obtenidas en muestreos previo y posterior a los experimentos, y t el tiempo en días transcurrido entre ellos (JOBBLING, 1983b). Así mismo puede utilizarse una SGR general para la especie, obtenida en estudios previos. Es sin embargo de destacar que la SGR es enormemente variable ya que no solo depende de la especie sino que varía fundamentalmente con la temperatura, con la alimentación, con el peso de los peces, con su estado sanitario etc.

Este segundo método de medida permite realizar un seguimiento del consumo de oxígeno de un lote de peces en condiciones de cultivo. En este caso, sirven de respirómetros los propios tanques de cultivo.

GELINEAU *et al.* (1999) realizaron su estudio con grupos de peces bien adaptados a los tanques que sirvieron como respirómetros, usando el sistema de flujo abierto para no producir disturbios debidos a cambios en el flujo de agua. Sin embargo y dependiendo del tamaño y la forma de los tanques, así como de la densidad de peces, restos de alimento presentes en los tanques etc. etc, deben de realizarse algunas correcciones.

Cuando el tanque de cultivo que sirve como respirómetro no está cubierto deben tenerse en cuenta los posibles efectos de la aireación a través de la superficie del agua, y los

consecuentes cambios en la concentración de oxígeno (GARCIA-GARCIA, 1994). Es decir que las diferencias de oxígeno disuelto a la entrada y salida del tanque no serían solo debidas a la respiración de los peces, sino que habría también un intercambio entre la atmósfera y el agua del tanque.

Según WHEATON (1977) la tasa de transferencia de oxígeno del aire al agua depende de la temperatura, salinidad, grado de saturación del agua y de la turbulencia de la interfase aire-agua. La temperatura, la salinidad y la proximidad a la saturación del agua influyen en el gradiente de concentración o en la fuerza motriz de la transferencia de oxígeno. La turbulencia de la interfase aire-agua aumenta el área de contacto del aire y del agua. Mientras mayor sea el área de la interfase aire-agua, mayor será la transferencia. La transferencia de oxígeno en el agua se debe casi exclusivamente a la circulación, las corrientes y la turbulencia. La difusión del oxígeno a través del agua es tan lenta que casi no tiene importancia práctica. Por ejemplo, para aumentar por difusión el contenido de oxígeno a una profundidad de 10 m de cero a 0,4 ppm serían necesarios aproximadamente 600 años.

El gradiente de concentración influye bastante en la tasa de transferencia de oxígeno en la interfase aire-agua. Ya que la concentración atmosférica rara vez varía significativamente del 21%, la concentración de oxígeno en el agua con relación a la concentración de saturación determina la tasa de transferencia.

Matemáticamente el gradiente de concentración es:

$$\Delta C_t = C_s - C_t$$

donde C_s es la concentración de oxígeno en saturación, C_t es la concentración de oxígeno al tiempo t y ΔC_t es el gradiente de concentración en el tiempo t .

Ya que la tasa de transferencia de oxígeno es más rápida mientras mayor es el gradiente de concentración, la tasa de transferencia de oxígeno disminuye conforme se alcanza la saturación. Esto explica porque es mucho más difícil saturar completamente el agua que aumentar el nivel de saturación entre 1 ó 2 ppm.

La transferencia de oxígeno puede ser descrita matemáticamente por la ecuación:

$$\Delta C/\Delta t = KA(Cs-Ct)$$

donde $\Delta C/\Delta t$ es un cambio en concentración en el intervalo de tiempo Δt , K es una constante que incluye los efectos de turbulencia y por lo tanto cambia con las condiciones, y A es el área de contacto aire-agua. Esta fórmula está definida también en FIVELSTAD *et al.* (1999).

1.5. Modelos matemáticos de consumo de oxígeno

En numerosas ocasiones, la acuicultura productiva necesita predecir los valores de determinados parámetros a la hora de dimensionar instalaciones, cuantificar la mano de obra, los recursos energéticos, el aprovisionamiento de bienes y equipos, en suma para realizar el diseño completo de las unidades y de los gastos de producción.

El oxígeno se considera normalmente como el primer factor limitante en los requerimientos de un sistema de cultivo basado en instalaciones en tierra y en circuito abierto en el que el todo el oxígeno es aportado por el flujo de agua entrante. (FIVELSTAD *et al.*, 1991). El consumo de oxígeno es por lo tanto uno de los parámetros más importantes a considerar cuando una piscifactoría en tierra se encuentra en fase de proyecto (FIVELSTAD y SMITH, 1991). Debido a esto, son numerosos los estudios que se han realizado para desarrollar modelos predictivos que permitan, de una forma más o menos fiable, realizar una estimación del consumo de oxígeno de un lote de peces, proponiendo previamente otros parámetros asociados como el peso, la temperatura, la alimentación, la actividad etc. (Tabla V). A su vez, la tasa metabólica es un parámetro importante a la hora de introducirlo en modelos energéticos, de crecimiento y de población (BRILL, 1979).

Hay que dejar constar que la experiencia nos demuestra que los procesos vitales son difícilmente modelizables, por lo que los modelos predictivos deben utilizarse con enorme cautela, ya que por regla general, sus márgenes de error suelen ser muy altos, o lo que es lo mismo, suelen poseer unos índices de fiabilidad relativamente pequeños.

Tabla V. Diferentes trabajos que han modelizado el consumo de oxígeno a partir de las variables que se indican: W, peso; T, temperatura; SDA, alimentación; U, velocidad de natación; [O₂], concentración de oxígeno en el agua. Se han obviado aquellos que solo han utilizado la variable peso en el modelo, ya que aparecen citados en las Tablas III y IV .

ESPECIE	VARIABLE	CITA BIBLIOGRÁFICA
<i>Alosa pseudoharengus</i>	W, T	STEWART y BINKOWSKY (1986)
<i>Boreogadus saida</i>	T, SDA	HOP y GRAHAM (1995)
<i>Brevoortia tyrannus</i>	SDA, S, ayuno	HETTLER (1976)
<i>Carcharhinus acronotus</i>	U	CARLSON <i>et al.</i> (1999)
<i>Clarias lazera</i>	W, SDA, ayuno	HOGENDOORN (1983)
<i>Cyprinodon variegatus</i>	W, S	BARTON y BARTON (1987)
<i>Cyprinus carpio</i>	proteína dietaria	CHAKRABORTY <i>et al.</i> (1992)
<i>Dcentrarchus labrax</i>	W, T	LEMARIE <i>et al.</i> (1992)
<i>Dicentrarchus labrax</i>	T, S, [O ₂]	CLAIREAUX y LAGARDERE (1999)
<i>Dicentrarchus labrax</i>	T, S	DALLA VIA <i>et al.</i> (1998)
<i>Eleginus gracilis</i>	W, T	CHEN y MISHIMA (1986)
<i>Gadus morhua</i>	W,T	BUCKLEY <i>et al.</i> (2000)
<i>Gadus morhua</i>	T, [O ₂]	CLAIREAUX <i>et al.</i> (2000)
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	W, T	WOOTTON (1984)
<i>Ictalurus punctatus</i>	W, T, SDA, [O ₂]	HARGREAVES y STEEBY (1999)
<i>Limanda limanda</i>	W, U	DUTHIE (1982)
<i>Microstomus kitt</i>	W, U	DUTHIE (1982)
<i>Mugil saliens</i>	W, T, SDA	GUINEA y FERNANDEZ (1991)
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	W, T	MULLER-FEUGA <i>et al.</i> (1978)
<i>Oncorhynchus nerka</i>	W, T, U	BRETT y GLASS (1973)
<i>Ophiocephalus striatus</i>	W, T, U, SDA	VIVEKANANDAN y PANDIAN (1977)
<i>Phoxinus phoxinus</i>	W, T	CUI y WOOTTON (1988)
<i>Platichthys flesus</i>	W, U	DUTHIE (1982)
<i>Ptychocheilus oregonensis</i>	W, T	CECH <i>et al.</i> (1994)
<i>Salmo salar</i>	W, T	FIVELSTAD y SMITH (1991)
<i>Salmo salar</i>	W, T, U, SGR	FORSBERG (1994)
<i>Salmo salar</i>	W, T, U	GROTTUM y SIGHOLT (1998)

Tabla V. Continuación.

ESPECIE	VARIABLE	CITA BIBLIOGRÁFICA
<i>Salvelinus alpinus</i>	T	LYYTIKAINEN y JOBLING (1998)
<i>Salvelinus namaycush</i>	W, T, U, SDA	STEWART <i>et al.</i> (1983)
<i>Sarotherodon mossambicus</i>	W, T	CAULTON (1978)
<i>Sebastes diploproa</i>	W, T, Fotoperiodo	BOEHLERT (1978)
<i>Silurus meridionalis</i>	W, T	XIE (1989)
<i>Sparus aurata</i>	W, T	GARCIA-GARCIA (1994)
<i>Sparus aurata</i>	W, T, SDA	GUINEA y FERNANDEZ (1997)
<i>Sparus aurata</i>	W, T	LEMARIE <i>et al.</i> (1992)
<i>Sparus aurata</i>	T	REQUENA <i>et al.</i> (1997)
<i>Stizostedion vitreum</i>	W, SDA	YAGER y SUMMERFELT (1993)

Los modelos desarrollados para la estimación del consumo de oxígeno, van desde los más sencillos, que incorporan una sola variables independiente, generalmente la temperatura, interpretando que la influencia de las demás variables es despreciable, hasta los más complejos, que incluyen por regla general un buen número de variables que actúan sobre el metabolismo, como el peso, la ingesta, la velocidad de natación, la salinidad, etc.

Por otra parte, las ecuaciones empleadas en estos modelos son generalmente lineales aunque existe algún intento de estimación del consumo de oxígeno a través de ecuaciones no lineales.

La gran mayoría de las ecuaciones empleadas responden al modelo propuesto por LIAO (1971):

$$VO_2 = K * T^n * W^m$$

donde VO_2 es la tasa específica de consumo de oxígeno, K es una constante, T es la temperatura del agua, W es el peso del pez, y m y n son pendientes. Esta ecuación se puede

desarrollar para n variables, y linearizarla mediante el uso de logaritmos neperianos, que permite su ajuste por mínimos cuadrados, quedando de la siguiente forma:

$$\ln VO_2 = a_0 + a_1 * \ln x_1 + a_2 * \ln x_2 + a_3 * \ln x_3 \dots + a_n * \ln x_n$$

en la que VO_2 es el consumo específico de oxígeno, $a_0 - a_n$ son constantes y $x_1 - x_n$ son las variables independientes (temperatura, peso, ingesta etc.).

Sin embargo otros autores han encontrado una mejor bondad de ajuste recurriendo a ecuaciones simples, sin el empleo de logaritmos como:

$$VO_2 = a_0 + a_1 * x_1 + a_2 * x_2 + a_3 * x_3 \dots + a_n * x_n$$

esto sucede cuando el efecto de las variables independientes depende de un ponderador, en la forma $a * x$.

BRETT y GLASS (1973) describen modelos gráficos que permiten hacer previsiones teniendo la forma de isopleas de las tasas metabólicas y de las velocidades críticas de natación de *Oncorhynchus nerka*, con relación a su peso, su longitud y la temperatura del agua. Estos modelos proporcionan un conjunto útil para la estimación de la tasa metabólica y la velocidad máxima de natación sostenible, a cualquier talla y temperatura .

2. OBJETIVOS

La seriola mediterránea *Seriola dumerili*, teleósteo marino perteneciente a la familia Carangidae, es una especie que tiene gran interés desde el punto de vista de la acuicultura productiva. Este interés se debe fundamentalmente a tres razones:

- Su comportamiento en piscifactoría es muy similar al de la seriola japonesa, *Seriola quinqueradiata* (Temminck and Schlegel), el pez exclusivamente marino más cultivado en el mundo, con una producción cercana a las 200 000 toneladas anuales. Esta característica hace que parte de la tecnología desarrollada para el cultivo de esta especie sea utilizable en el caso de *S. dumerili* (que así mismo es cultivada en Japón, aunque en menor escala).
- En el área mediterránea, *S. dumerili* muestra un rápido crecimiento (alrededor de 1 kg en el primer año), muy superior al de especies que se cultivan en la actualidad en esta zona, como la dorada (*Sparus aurata*) o la lubina (*Dicentrarchus labrax*), lo que puede traducirse en una mayor rentabilidad.
- Alcanza un precio elevado (alrededor de 10 euros/kg). Si bien no es una especie muy conocida en la generalidad de los mercados europeos, sí lo es en los mediterráneos. Su agradable aspecto (semejante al de los tónidos) así como el excelente sabor de su carne, aseguran una rápida introducción en mercados en donde es desconocida.

Uno de los factores que más importancia tiene en el cultivo de peces y en especial de especies pelágicas como la seriola, tanto si se realiza en instalaciones en tierra (tanques) como en el mar (jaulas flotantes), lo constituye el conocimiento sobre el consumo de oxígeno de la especie en las diversas circunstancias propias de su cultivo. Este conocimiento junto al del oxígeno disponible por unidad de tiempo constituye las claves para el cálculo de la carga de peces soportable por el sistema, y por tanto, de la capacidad de producción del mismo. En el diseño de piscifactorías, el conocimiento de las tasas de respiración de los peces resultan fundamentales. La relación que se establece entre el peso de los peces, la temperatura y la respiración, hace que sea posible trazar un plan de producción en un régimen dado de

temperaturas, calculando la cantidad de oxígeno necesaria para la producción. Este parámetro tiene una influencia directa sobre el aprovisionamiento de agua y por tanto sobre la economía de la piscifactoría.

En el cálculo de las necesidades hídricas de un stock de peces, es importante el conocimiento de determinados valores puntuales de consumo de oxígeno. Un modelo basado únicamente en los valores medios se traducirá en una reducción de la rentabilidad de la piscifactoría con respecto a los valores proyectados debido a que existirá un déficit de oxígeno en el momento del día en que las tasas de consumo serán máximas y un despilfarro de agua en el que sean mínimas. Por tanto, un modelo debe ajustarse en lo posible al ciclo diario. El cómputo de este gasto energético diario necesita una información completa sobre las tasas metabólicas horarias en un periodo de 24 horas. El metabolismo de los peces está en parte regulado por ciclos endógenos circadianos y por ciclos exógenos diarios. El conocimiento de estos ciclos naturales puede convertirse en una herramienta muy efectiva para optimizar la producción de peces.

El consumo de oxígeno en los peces puede verse afectado por un gran número de factores bióticos y abióticos, como el tamaño de los individuos, la temperatura, la salinidad, la concentración de oxígeno en el agua, el fotoperiodo y la intensidad luminosa; la alimentación en sentido amplio incluyendo la estrategia alimentaria, el tipo de dieta, la ingesta, los ritmos biológicos, los productos utilizados en el cultivo como quimioterápicos y anestésicos, la actividad, el estrés etc. aunque solo algunos de ellos tienen una relevancia especial cuando se trata de individuos en fase de engorde a escala productiva.

Uno de los factores abióticos de mayor relevancia en la gestión de la producción de peces marinos, con relación al consumo de oxígeno lo constituye la temperatura. En el devenir de la fase de engorde, en un cultivo a escala industrial con empleo de agua de mar bruta en instalaciones en tierra, o en jaulas flotantes en mar abierto, la temperatura del agua va a seguir un patrón de variación natural, con cambios térmicos puntuales de magnitud moderada, y previsible en el tiempo. El conocimiento de las variaciones del consumo de oxígeno al variar la temperatura, constituye una de las herramientas más valiosas a la hora de establecer tanto la tasa de renovación de agua, cuando este establecimiento es posible, en el caso de instalaciones en tierra, como de las densidades de cultivo máximas en situaciones críticas.

El otro factor abiótico de importancia relevante en estas condiciones, lo constituye la concentración de oxígeno disuelto en el agua ya que las tasas de consumo de oxígeno de los peces se ven afectadas en mayor o menor medida por la concentración de oxígeno existente. Una disminución aguda de la concentración de oxígeno disuelto está normalmente asociada con un problema de escasez de caudal de agua en instalaciones en tierra o a blooms fito o zooplanctónicos en zonas marinas relativamente abiertas. Desde el punto de vista del cultivo de una especie, es de gran relevancia el conocimiento de la estrategia que exhibe la especie en cuestión frente a estas situaciones de hipoxia.

En cuanto al efecto de ciertos factores bióticos sobre el consumo de oxígeno de la seriola mediterránea en condiciones de cultivo productivo, los más relevantes son el peso individual de los peces y su alimentación. En el primer caso, es sabido que a mayor peso mayor consumo, pero que por unidad de biomasa, el consumo de oxígeno se reduce al aumentar el tamaño del pez. Este conocimiento es de suma importancia a la hora de decidir las densidades de cultivo a lo largo del ciclo productivo en el que los individuos van aumentando de tamaño.

La alimentación por su parte es, después de la temperatura, el factor que, cuantitativamente más influye sobre el consumo de oxígeno de los peces. Su influencia es por una parte, mucho más brusca que en el caso de la temperatura aunque a diferencia de aquella, es modulable, ya que el acuicultor tiene un control absoluto sobre la alimentación. Es vital el conocimiento del aumento del consumo de oxígeno que es debido a la alimentación, como varía este al variar la frecuencia alimentaria, que sucede en situaciones de ayuno que se dan en condiciones de cultivo productivo, y que variaciones del consumo de oxígeno se producen al variar el contenido energético de la dieta. El ayuno no es generalmente una práctica deseable en un engorde de peces, pero sobreviene a menudo tanto de forma voluntaria como involuntaria.

Dado que varios estudios han puesto de manifiesto la alta capacidad que la seriola japonesa *Seriola quinqueradiata*, tiene para usar los lípidos de la dieta como fuente de energía con un efecto de ahorro de proteína elevado, es de gran trascendencia económica el conocimiento del efecto que sobre el consumo de oxígeno tiene la energía ingerida por los peces.

El cultivo intensivo de peces conlleva su manipulación directa. Desde el punto de vista experimental y productivo, se deben realizar periódicamente tareas que producen estrés agudo en los individuos, fundamentalmente relacionadas con la observación directa de parámetros como peso, talla, estado sanitario, etc. bajo anestesia, o con labores de mantenimiento tales como sifonado de tanques, limpieza de las paredes, retirada de ejemplares muertos etc. Estas tareas productoras de estrés agudo pueden afectar en mayor o menor medida a su fisiología, traduciéndose en una reducción del crecimiento o en una inmunodepresión, siempre absolutamente indeseables, tanto desde el punto de vista experimental como del productivo.

Por último, una de las labores de uso para el correcto funcionamiento de un engorde de peces marinos, la constituyen los tratamientos profilácticos. Estos tratamientos pueden modificar el consumo de oxígeno y, por tanto, el conocimiento de este efecto es vital para su correcta administración.

Dado el desconocimiento que existe sobre los efectos de los factores más relevantes sobre el consumo de oxígeno de la seriola mediterránea en condiciones de cultivo productivo, se pretende que los resultados obtenidos en la presente tesis doctoral permitan el establecimiento de modelos predictivos que conlleven la mejora de las operaciones propias de su cultivo.

Para ello, los objetivos de esta tesis consisten en:

- Conocer la variación diaria de consumo de oxígeno de esta especie en condiciones normales de cultivo.
- Observar el efecto que la temperatura ejerce sobre la tasa de consumo de oxígeno en rutina, de juveniles de seriola.
- Averiguar cuál es la estrategia que exhibe esta especie frente a situaciones de hipoxia.
- Dilucidar cual es la variación del consumo de oxígeno tanto total como por unidad de biomasa, al variar del tamaño del pez.

- Ahondar en el conocimiento sobre las variaciones diarias del consumo de oxígeno de la seriola, en condiciones de cultivo, bajo algunas frecuencias de alimentación normalmente utilizadas en cultivos productivos y con alimentación automática
- Estudiar el efecto que sobre el consumo de oxígeno tiene una ingesta más o menos energética.
- Conocer los efectos de ciertos tipos de manipulaciones sobre el consumo de oxígeno y en que modo este consumo se ve afectado con el uso de la anestesia que es generalizado en las técnicas propias de la actividad.
- Determinar el efecto que ejerce el tratamiento con formol, como paradigma de los tratamientos profilácticos, sobre el consumo de oxígeno de la seriola.
- Tras la visión particular de cada uno de los efectos, se pretende realizar un análisis global de todos los datos obtenidos, a fin de desarrollar un modelo predictivo que permita la estimación del consumo de oxígeno dependiendo del tamaño de los individuos y de la temperatura del agua, de forma combinada.

3. MATERIAL Y MÉTODOS GENERALES

En este apartado se describen los materiales y los métodos que con carácter general se han empleado en todos los experimentos realizados. De forma particular, en cada uno de los experimentos se detallarán cuestiones específicas de cada uno de ellos.

3.1. Instalaciones

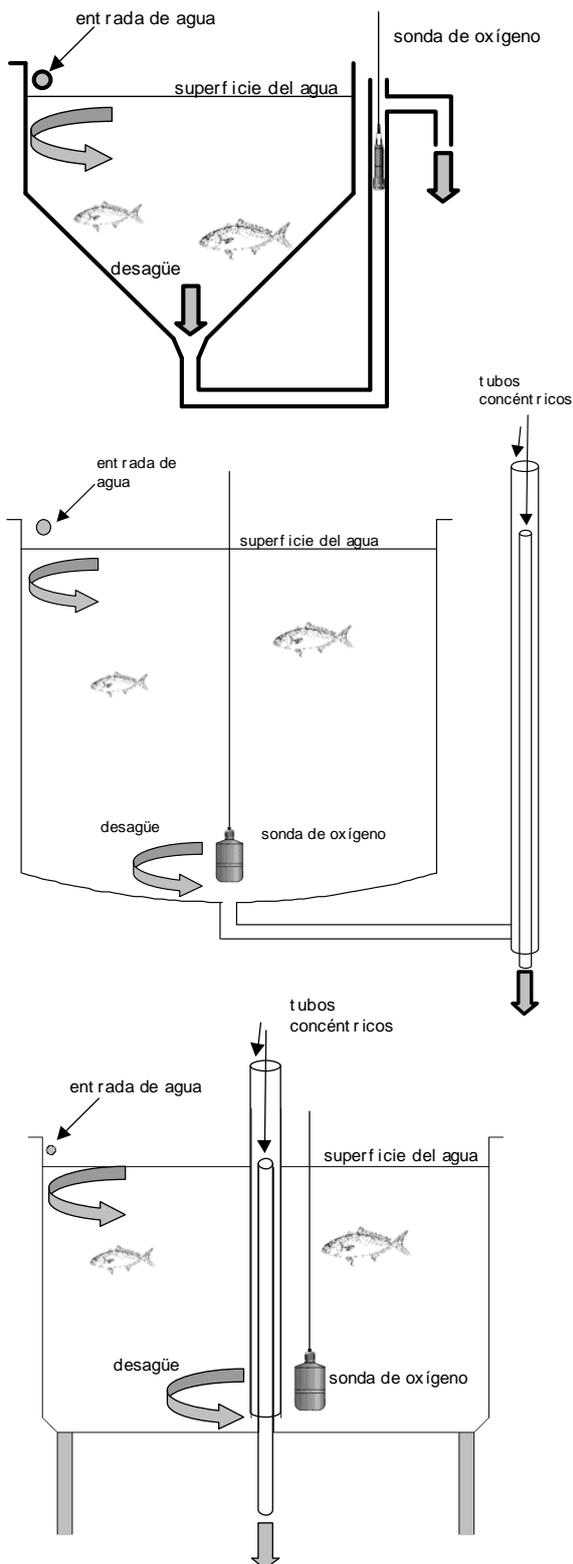
Todos los experimentos se han llevado a cabo en la Planta experimental de Cultivos Marinos del Centro Oceanográfico de Murcia dependiente del IEO (Instituto Español de Oceanografía), organismo autónomo de investigación perteneciente al Ministerio de Ciencia y Tecnología. Dicha Planta se encuentra ubicada en el término municipal de Mazarrón, sobre una parcela de unos 8 000 m², ocupa una superficie en planta de 2 300 m².

El aprovisionamiento de agua de mar se realiza a partir de una toma de agua constituida por dos tubos que, por gravedad, conducen el agua desde el mar hasta un tanque ubicado en tierra. A partir de él, tres bombas de 12,5 Kw (caudal 40-60 l/s) impulsan el agua hacia un tanque elevado en la segunda planta del edificio, desde donde se distribuye por gravedad a todos los tanques de cultivo.

En caso de corte de electricidad, un grupo electrógeno diesel de 222 Kw y 250 KVA de potencia eléctrica, garantiza el suministro de fluido eléctrico.

Los tanques utilizados en los experimentos se describen en la Figura 7. En cada experimento se citará de forma particular el tipo de tanque empleado.

La instalación posee así mismo un circuito cerrado con un filtro biológico que permite la recirculación de parte del agua y de una caldera de fuel para suministro de agua caliente. Este circuito cerrado, está provisto de tres bombas que generan un caudal de 15 l s⁻¹. El calentamiento del agua permite trabajar en los meses de invierno a temperatura constante.



TIPO A

Tanque cilindrocónico de fibra de vidrio, de 250 litros de volumen útil, con entrada tangencial de agua en superficie y desagüe inferior en el vértice del cono. Dimensiones: 1 m ϕ , 0,40 m (altura del cilindro), 0,60 m (altura del cono). El nivel se mantiene por tubos comunicantes. La sonda de oxígeno se dispone en el interior del tubo, como se indica en el esquema.

TIPO B

Tanque cilíndrico con el fondo abombado, de fibra de vidrio, de 1000 litros de capacidad útil, con entrada de agua tangencial y desagüe en la parte central inferior. Dimensiones: 1,40 m ϕ , 1,20 m (altura del cilindro). El nivel se mantiene por un sistema exterior de tubos comunicantes. La sonda de oxígeno se dispone justo encima del orificio de desagüe.

TIPO C

Tanque de sección cuadrada y esquinas redondeadas de fibra de vidrio, de 2000 litros de volumen útil, con entrada de agua tangencial en superficie y desagüe central por tubos concéntricos de distinta altura para mejorar la hidrodinámica del tanque. El agua sale por la parte inferior, sube entre los dos tubos concéntricos y vierte por dentro del tubo interior. El nivel, por tanto, se mantiene por la altura del tubo interior. Se favorece así la mezcla y se evita la formación de zonas anóxicas. Dimensiones: 1,50 m * 1,50 m * 1m. La sonda de oxígeno se dispone en un lugar cercano a la salida del agua como se indica en el esquema.

Figura 7. Esquemas y descripciones de los tipos de tanques utilizados en los experimentos. En el Material y Métodos particular de cada uno de los experimentos se hará referencia al tipo de tanque utilizado

Las variaciones anuales naturales de la temperatura del agua de mar en la zona, oscilan entre los 13°C en Enero/Febrero y los 27°C en Julio/Agosto. Esta variación puede observarse en la Figura 8 correspondiente al año 1998.

En algunos casos, que serán precisados en el Material y Métodos específico de cada prueba, se utilizó agua a temperatura constante, calentando la misma con ayuda de la caldera ya citada. En estos casos y para ahorrar energía, parte del agua se recirculó gracias al filtro biológico igualmente reseñado.

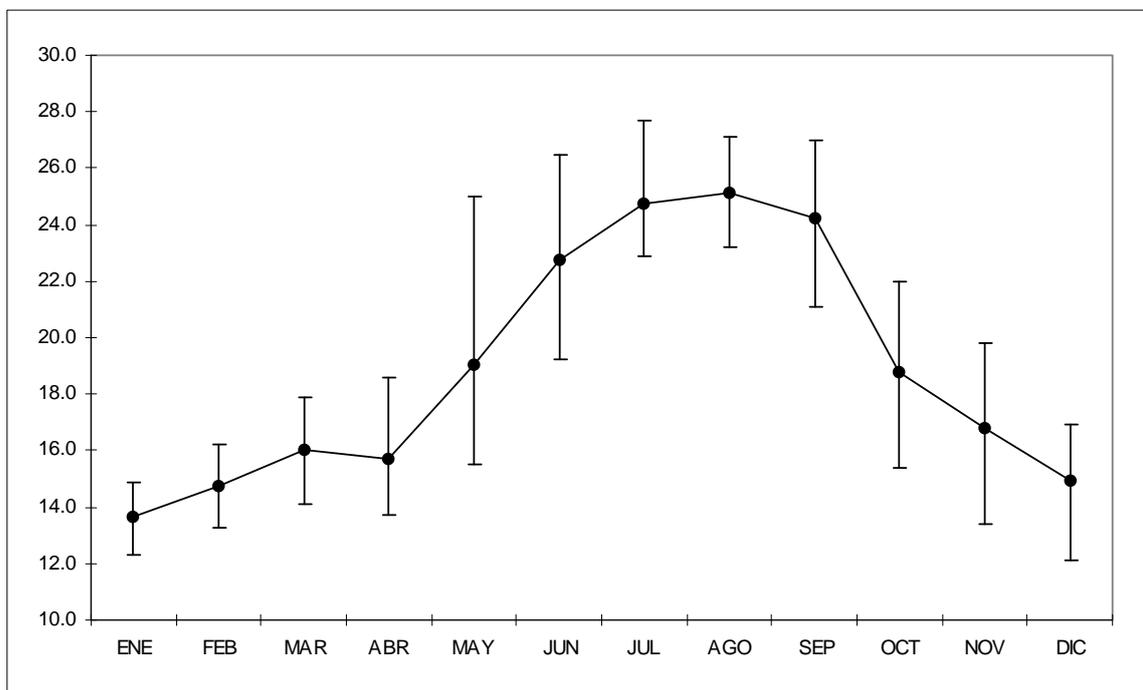


Figura 8. Gráfica que muestra las temperaturas medias mensuales durante el año 1998. Las barras verticales muestran el rango térmico absoluto (temperaturas máximas y mínimas mensuales).

3.2. Aparatos de medida del consumo de oxígeno

Los aparatos utilizados en la medida de consumo de oxígeno son:

3.2.1. Sonda OXYGUARD® HANDY MKIII (portátil)

Oxyguard® Handy es un medidor de oxígeno disuelto portátil. Mide tanto el porcentaje de saturación (sat%), como la concentración de oxígeno disuelto ($\text{mg O}_2 \text{ l}^{-1}$ o ppm) y la temperatura ($^{\circ}\text{C}$).

Como recomienda el fabricante, el aparato se calibra una vez al día. Antes de realizar la calibración, el electrodo debe estar en equilibrio con la temperatura ambiente, limpio y seco. La calibración se realiza al aire, ajustando el conmutador de la salinidad a la del agua de mar de la zona ($\sim 36\%$). Se pone el conmutador en %Sat y se espera a que la pantalla muestre un valor estable. Si es necesario se ajusta girando el tornillo de la esquina superior derecha del aparato hasta que marque 101. Una vez estabilizado, el oxímetro se encuentra listo para usar.

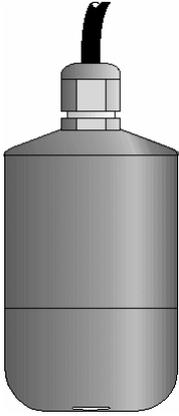


Cuando el aparato no es capaz de estabilizarse, es necesario proceder al cambio del electrolito y la membrana. Esta calibración del 101% está basada en una presión barométrica estándar de 760 mm Hg (1013 mbar). Oxyguard® Handy mide el oxígeno en un rango de porcentaje de saturación de entre 0 y 600 % de saturación, entre 0 y 50 mg/l (ppm) y la temperatura entre -5 y $45\text{ }^{\circ}\text{C}$. La compensación por salinidad puede establecerse entre 0 y 50 %.

La exactitud de la lectura en la medida de consumo de oxígeno está en torno a $\pm 1\%$ de saturación (aproximadamente $\pm 0,1$ ppm), mientras que en la temperatura es de $\pm 0,2\text{ }^{\circ}\text{C}$. El tiempo de respuesta es de 10 seg para el 90%. La velocidad mínima de agua en la membrana del oxímetro debe estar entre 5 y 10 cm/s.

3.2.2. Sonda OXYGUARD®Modelo 420 (permanente)

La sonda de oxígeno disuelto Oxyguard® 420 es la más simple de las sondas Oxyguard® y ha sido desarrollada para ser utilizada en piscifactorías, tratamiento de residuos y similares, pudiendo ser utilizada en el aire o en otros gases, aceites, vino etc tan bien como en el agua.



Este modelo está virtualmente libre de mantenimiento, requiriendo solamente limpiar la membrana de vez en cuando. Esta membrana es muy robusta y puede limpiarse con un trapo o un papel. El modelo 420 funciona correctamente con un caudal muy bajo, siendo en el agua de aproximadamente 1 cm s^{-1} a 7 ppm de oxígeno y $13 \text{ }^\circ\text{C}$.

La calibración consiste en colocar la sonda en un líquido o un gas con un contenido en oxígeno conocido, y ajustar el correspondiente valor de salida. Normalmente se utiliza el aire o el agua saturada en aire. La presión barométrica del aire y la temperatura afectan al resultado.

La sonda debe estar así mismo a la misma temperatura que el aire o el agua en donde se va a calibrar, lo que significa que antes de proceder a la calibración se debe proceder a equilibrar las temperaturas. La sonda puede tardar hasta una hora en igualarse con un cambio de temperatura de $10 \text{ }^\circ\text{C}$ en el aire, pero solo aproximadamente 10 minutos en el agua.

Para realizar la calibración se saca la sonda del agua, se seca la membrana, y se agita en el aire, lejos de la luz del sol directa. Cuando el valor de la medida se estabiliza, se puede calibrar ajustando los valores girando el tornillo que está en la parte superior, hasta que la medida sea la correcta ($\text{mg O}_2 \text{ l}^{-1}$ correspondientes al 100% de saturación). Este valor debe corresponder tanto al rango utilizado como a las condiciones de temperatura, presión y salinidad. El fabricante no recomienda la calibración con valores de kits de prueba. La calibración debe hacerse con un valor entre 5 y $40 \text{ mg O}_2 \text{ l}^{-1}$. Para una sensibilidad de $\pm 0,5 \text{ ppm}$ es suficiente una calibración al mes.

La sonda Oxiguard® 420 se conectó a un controlador digital de procesos E5CK de Omrom®, y éste a un PC provisto de un software para el almacenado de los datos (Omrom Multisys ver. 3.00 de Omrom Electronics S.A.). Este software permite ajustar la frecuencia de almacenado de datos con un mínimo de una medida por segundo, que es la medida mínima que suministra el controlador digital. La salida de datos se realiza en formato ASCII (fecha, hora y valor (mg O₂ l⁻¹)) que son manejados con programas realizados por el autor en Visual Basic© y con ayuda del programa Excel (© Microsoft Corporation).

3.3. Métodos de medida del consumo de oxígeno

Se han utilizado dos métodos de medida de consumo de oxígeno (MO₂), que a continuación se describen. En el caso del experimento III, dado que se procedió al cierre del flujo de agua, el método utilizado fue el del flujo de agua cerrado. En todos los otros casos el método empleado ha sido el de flujo de agua abierto, que a diferencia del anterior, permite la estimación del consumo de oxígeno en condiciones normales de cultivo.

3.3.1. Flujo de agua cerrado

Se detiene el aporte de agua, estimándose el consumo de oxígeno a partir de la velocidad instantánea de consumo, que es la derivada de la curva de descenso de la concentración de oxígeno en el tanque, a lo largo del tiempo, una vez que ha sido detenido dicho aporte (ALCARAZ, 1974a). Se ha empleado la ecuación citada en el apartado 1.4.1 (THETMEYER, 1997; SCHURMANN y STEFFENSEN, 1997; BROWN *et al.*, 1984):

$$MO_2 = a * V_{resp} * \alpha$$

donde MO₂ es el consumo de oxígeno (mg O₂ h⁻¹), *a* es la pendiente de la recta de regresión que ajusta los datos de la gráfica de variación de la concentración de oxígeno del tanque frente al tiempo, *V*_{resp} es el volumen del tanque menos el volumen de los peces y *α* es la concentración inicial de oxígeno en el agua (mg O₂ l⁻¹). En el término *V*_{resp} se ha despreciado el volumen de los peces, por lo que solo se ha considerado el volumen del tanque.

3.3.2. Flujo de agua abierto

El consumo de oxígeno, (MO_2), expresado como $mg\ O_2\ h^{-1}$, se calculó usando la ecuación:

$$MO_2 = (DOC - DOT) * Q$$

en donde DOT es la concentración de oxígeno en cada tanque experimental ($mg\ l^{-1}$), DOC es la concentración de oxígeno en un tanque control, idéntico a los tanques experimentales pero sin peces ($mg\ l^{-1}$) y Q es el caudal de agua ($l\ h^{-1}$). El caudal de agua se obtuvo por volumetría, cronometrando el tiempo en que tarda en llenarse un recipiente de 5 litros de capacidad.

Tanto en las medidas realizadas con el flujo cerrado como en el abierto, el consumo específico de oxígeno ($mg\ O_2\ kg^{-1}\ h^{-1}$) se obtuvo dividiendo el consumo de oxígeno (MO_2) entre la biomasa de peces, B (kg), estimada en cada tanque para el día en que se realizó la medida, usando la ecuación:

$$B = B_0 * [(0,01 * SGR) + 1]^d$$

en la que B_0 es la biomasa inicial de peces, d es el número de días transcurridos desde el muestreo anterior, y SGR es la tasa diaria específica de crecimiento, calculada mediante la ecuación:

$$SGR = [(B_f / B_0)^{1/t} - 1] * 100$$

en la que B_f es la biomasa de los peces en el siguiente muestreo, y t es el número de días transcurridos entre los dos muestreos. La técnica empleada en la realización de los mismos se detalla en el siguiente apartado.

3.4. Peces empleados

Los peces empleados en los experimentos, se capturaron en el mar entre los meses de agosto y octubre en las costas de Mazarrón y Águilas, entre los años 1997 y 2000. Las capturas se realizaron fundamentalmente con dos métodos: la moruna y la red de cerco con ramos.

La moruna es un arte de pesca pasivo y fijo formado por una red perpendicular a la costa, llamada travesía y dos paños de red llamados por su disposición caracoles, ya que se colocan al final de la travesía, de forma perpendicular a ella, y se giran en sus extremos en forma de espiral. Los peces que siguen la línea de la costa se encuentran con la travesía, la siguen y quedan sin saber salir del interior de los caracoles, acabando en un copo del que son extraídos. Su uso está ampliamente extendido por el Mediterráneo y especialmente en la Región de Murcia y en Baleares (ALARCON, 2001).

La captura con arte de cerco se basa en la tendencia que tienen los juveniles de la seriola, de guarecerse bajo objetos flotantes (DEUDERO *et al.*, 2000). Sobre el mar se disponen normalmente boyas de grandes dimensiones, bajo las cuales se guarecerán las seriolas y otros peces de semejante comportamiento, generalmente otros carángidos. Posteriormente son capturados gracias a una red de cerco. Se denomina “ramos” a los objetos flotantes, debido a que antiguamente consistían en ramas de árboles sujetas por sus troncos.

Tras ser capturados por cualquiera de los dos sistemas, los peces fueron ubicados en una jaula rígida de reducidas dimensiones y desplazados a la costa.

Una vez en tierra, los peces fueron conducidos a las instalaciones del IEO en Mazarrón en tanques de plástico transportados en una furgoneta. Un burbujeo de oxígeno puro en el interior del tanque aseguró el aprovisionamiento del mismo.

Ya en los tanques de cemento y tras aproximadamente una semana, se procedió a la separación de las seriolas, de las otras especies acompañantes (generalmente *Lichia amia*), con ayuda de anestesia. Posteriormente se realizó un tratamiento profiláctico consistente en uno o varios baños con 300 ppm de formol.

Previo al inicio de los experimentos, los peces fueron iniciados en la alimentación inerte con gránulos de alimento seco comercial para lubina (Proaqua) o rodaballo (Trouw España). La composición de dichos piensos aparece reseñada en la Tabla VI. La iniciación al alimento inerte con uno u otro pienso se realizó según la disponibilidad del mismo en las instalaciones, descartándose cualquier posible relación del uso de uno de ellos en el inicio de la alimentación, sobre los resultados de los experimentos. El alimento se introdujo de forma paulatina a partir de unos diez días tras su ubicación en las instalaciones, suministrándolo a mano. El tamaño de los gránulos fue de 3 mm en ambos casos.

Tabla VI.- Composición de los piensos utilizados para el inicio de la alimentación inerte de los peces procedentes del medio natural (suministrados por los fabricantes).

CONSTITUYENTE	PROAQUA MARINA 12	TROUVIT EUROPA 22
Proteína	45 %	53 %
Grasa	12 %	20 %
Carbohidratos	18,5 %	6 %
Fibra	3 %	1 % (celulosa)
Cenizas	11 %	11 %
Energía	19,27 Mj kg ⁻¹ (bruta)	20 Mj kg ⁻¹ (digestible)

Tras varios meses de adaptación, de este stock de peces se seleccionaron aquellos que iban a ser utilizados en los experimentos de alimentación citados en el apartado siguiente. Las particularidades de cada prueba se indican de forma específica en cada caso.

En lapsos de tiempo variables, generalmente no superiores a un mes, los peces fueron muestreados. Estos muestreos consistieron en la medida del peso y la talla de todos los peces. Para ello, fueron anestesiados con clorobutanol (420 ppm) o con aceite de clavo (40 ppm) y pesados y medidos individualmente. La suma de los pesos individuales muestra la biomasa presente el tanque, y la media de los pesos individuales representa la media paramétrica del lote ya que son pesados todos los individuos.

La presencia de alimento en el tracto digestivo es indeseable cuando se somete a los peces a anestesia debido a que pueden producirse vómitos o defecaciones, en una situación de agua estancada, con el consecuente riesgo. Para evitarlo, como norma general los peces se mantuvieron dos días en ayunas, antes de cada muestreo. Esta práctica es habitual en las manipulaciones de peces (BEAMISH 1964; FANTA *et al.*, 1990).

3.5. Diseño experimental

La mayoría de los experimentos se han realizado aprovechando los recursos de otros proyectos. Debido a esta circunstancia, en la mayoría de las ocasiones los diseños experimentales se han debido acoplar a los diseños generales de dichos proyectos, no habiendo sido posible la realización de un diseño específico para el objetivo perseguido. Si bien en muchos casos no ha sido posible evitar que factores ajenos como distinto tipo de alimentación o grupos de peces de tamaño diferente tuvieran influencia en los experimentos, este estudio se ha aprovechado de una mayor escala de trabajo, que hubiera sido difícil de conseguir desde el punto de vista del coste material de los diseños, solo con el objetivo del conocimiento del consumo de oxígeno de esta especie.

Los experimentos I, II y V se realizaron sobre el diseño general del proyecto CICYT MAR-96 1899 titulado “Estudio de las necesidades nutritivas de crecimiento de la seriola (*Seriola dumerilii*) utilizando piensos extrusionados”, en el que los peces, repartidos en tres grupos de tallas se alimentaron con cuatro piensos extrusionados, con dos niveles de proteína (45 y 50 % PB) y dos niveles de lípidos (12 y 15 % EE). Su composición aparece detallada en la Tabla VII. En todos los casos el análisis de los datos ha tenido en cuenta este aspecto, como aparece detallado en el Material y Métodos específico de cada una de las pruebas.

De igual forma, el experimento VIII se realizó aprovechando una prueba de alimentación de seriola de un proyecto conjunto entre la empresa Nutreco y el IEO.

Los resultados de los proyectos anteriormente citados, y que en ambos casos perseguían el conocimiento de los efectos que, sobre el crecimiento de la seriola tienen diferentes dietas, han

sido publicados en JOVER *et al.* (1997, 1999) y TALBOT *et al.* (2000) figurando el autor de la presente tesis como coautor en todos ellos.

Tabla VII. Composición de las dietas empleadas en los experimentos I, II y V.

INGREDIENTES g kg ⁻¹	PIENSOS			
	45/14/28	45/17/25	50/14/22	50/17/19
Harina de pescado	320	340	420	420
Harina de carne	160	160	150	175
Soja integral	210	185	200	160
Trigo (grano)	240	210	165	145
Aceite de pescado	20	55	15	50
Suplemento vitamínico	50	50	50	50
Proteína bruta	43,2	44,2	48,7	49,9
Extracto etéreo	14,3	16,7	14,2	16,7
Extracto libre de nitrógeno	28,3	25,0	22,5	18,9
Cenizas	12,0	12,1	12,5	12,7
Fibra bruta	2,23	2,04	2,09	1,84
Energía digerible (Mj kg ⁻¹)	17,3	17,8	17,2	17,8
Proteína / Energía (g kj ⁻¹)	24,9	24,8	28,3	28,1

3.6. Estadística

3.6.1. Tratamiento de datos

En ocasiones, para evitar el enmascaramiento de las posibles variaciones diarias debidas a factores ajenos, los valores de consumo de oxígeno disuelto se restaron de la media diaria y/o se dividieron por su desviación típica (normalización). En cada caso particular se detalla el tratamiento realizado.

3.6.2. Estadísticos

En la estadística descriptiva se han utilizado los siguientes estadísticos obtenidos con ayuda de los programas informáticos Excel (© Microsoft Corporation) y STATISTICA® (© StatSoft, Inc.):

- Media de la muestra (M) o de la población (μ): $\sum x / n$
- Varianza de la muestra o de la población: Se han calculado mediante las siguientes ecuaciones: $(n \sum x^2 - (\sum x)^2) / n(n-1)$ ó $(n \sum x^2 - (\sum x)^2) / n^2$
- Desviación estándar de la de la muestra (s) o de la población (SD): Raíz cuadrada de la varianza respectiva
- Coeficiente de variación (CV%): $(SD / M) * 100$
- Error estándar de la media (EE): $s / \sqrt{(n-1)}$
- Intervalo de confianza: $M \pm t * EE$ siendo t la t de Student. Siempre se ha calculado para un nivel de confianza del 95%.

3.6.3. Test estadísticos

Para el contraste de hipótesis (ZAR, 1996), se ha utilizado el Análisis de la Varianza de un factor (ANOVA) o el Análisis de la Covarianza (ANCOVA), con ayuda del programa informático STATISTICA® (© StatSoft, Inc.).

Las medias se han comparado mediante un test de rango basado en el intervalo de confianza del 95%.

Para poner de manifiesto la relación entre variables, se han realizado análisis de regresión y correlación simple y múltiple, con ayuda del programa informático STATISTICA® (© StatSoft, Inc.). En cada caso particular se indica el análisis realizado.

Para detectar ritmos diarios se ha utilizado el método del cosinor (*cosine best-fit analysis*, HALBERG *et al.*, 1967):

$$y(t) = M + A \cos(\omega t + \phi)$$

donde M es el *mesor* o valor medio diario, A es la *amplitud* o la diferencia entre el valor máximo y el valor medio, a lo largo del día, y ϕ es la *acrofase* o momento del ciclo diario, en el que el consumo de oxígeno es máximo.

Los cálculos se han realizado con ayuda del programa informático *COSINOR* (© Panlab, Barcelona), que proporciona tanto los parámetros de la ecuación mencionada arriba como la significación estadística del ajuste.

Los parámetros del análisis pueden mostrarse de forma gráfica mediante un reloj de 24 horas llamado *polar phase plot*. Una elipse de error ilustra gráficamente el área correspondiente al 95% de confianza de los parámetros de la ecuación. La amplitud A está representada por la distancia entre el centro del reloj y el centro de la elipse. La extensión de esta línea sobre la hora del día se corresponde con la acrofase ϕ . La proyección de la elipse sobre el anillo que marca las horas, muestra los límites de confianza de la acrofase. El método del Cosinor detecta un ritmo cuando la elipse de error no engloba el centro del reloj.

Para una explicación más detallada de este método, ampliamente utilizado en estudios de cronobiología, puede consultarse HALBERG *et al.* (1967).

4. PARTE EXPERIMENTAL

La mayoría de los resultados experimentales han sido publicados a medida que han sido obtenidos. A continuación se citan las referencias para cada uno de los experimentos:

Experimento I:

DE LA GANDARA, F.; JOVER, M.; RAJA, T. y GARCÍA-GOMEZ, A. (1997): Ritmos diarios de consumo de oxígeno en juveniles de *Seriola mediterránea* (*Seriola dumerili* Risso) bajo condiciones de cultivo. En *Actas del VI Congreso Nacional de Acuicultura*, Cartagena, DE COSTA, J., ABELLAN, E., GARCIA-GARCIA, B., ORTEGA, A., y ZAMORA, S. (eds.), Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid: 699-704.

Experimento II:

DE LA GANDARA, F.; JOVER, M. y GARCIA-GOMEZ, A. (1999): Algunas consideraciones sobre los efectos de la temperatura, el tamaño y la alimentación sobre la tasa metabólica de juveniles 0+ de *Seriola mediterránea* (*Seriola dumerili*). En: *Actas del VII Congreso Nacional de Acuicultura* y en *Monografías del Instituto Canario de Ciencias Marinas*. 4: 248 – 253.

Experimento III:

DE LA GANDARA, F.; JOVER, M. y GARCIA-GOMEZ, A. (2000). Is the mediterranean yellowtail, *Seriola dumerili* Risso, an oxyregulator?. En: *Proceedings of the Aqua 2000, responsible Aquaculture in the new millennium*. Niza, Francia, Mayo 2000.

Experimento V:

DE LA GANDARA, F.; GARCIA-GOMEZ, A. y JOVER, M. (2002). Effect of feeding frequency on the daily oxygen consumption rhythms in young Mediterranean yellowtails (*Seriola dumerili*). *Aquacultural Engineering* 26 (1): 27 – 39.

Experimento VI

DE LA GANDARA, F.; JOVER, M. y GARCIA-GOMEZ, A. (2002). Effect of continuous food supply on the oxygen consumption of young Mediterranean yellowtail (*Seriola dumerili* Risso, 1810). En: *European Aquaculture Society Special Publication 32*: 202 – 203.

Experimento VII

DE LA GANDARA, F.; JOVER, M. y GARCIA-GOMEZ, A. (1999). Modificación del ritmo diario de consumo de oxígeno en situación de ayuno de *Seriola dumerili*, Risso, 1810 en condiciones de cultivo. En: *II Congreso de la Asociación Ibérica de Endocrinología Comparada*, Murcia, GARCIA-AYALA, A., GARCIA-HERNANDEZ, M. P., y LOZANO, M. T. (eds.), Universidad de Murcia: 125 - 126. ISBN: 84-699-1266-6

Experimento VIII

DE LA GANDARA F.; JOVER M.; GARCIA-GOMEZ, A. y TALBOT, C. (2002). Effect of the energy level in diet on the oxygen consumption of juvenile Mediterranean yellowtail (*Seriola dumerili*). *Proc. 10th Int. Sym. on Nutrition and Feeding in Fish*. Rodas, Grecia, Junio 2002.

Experimento IX:

DE LA GANDARA, F.; JOVER, M. y GARCIA-GOMEZ, A. (2001). Efecto de la manipulación y las tareas de limpieza de los tanques, sobre el consumo de oxígeno de juveniles de *Seriola dumerili*. *Actas del VIII Congreso Nacional de Acuicultura*. Santander, Mayo 2001.

Experimento X

DE LA GANDARA, F.; JOVER, M. y GARCIA-GOMEZ, A. (2001). Efecto del tratamiento con formol sobre el consumo de oxígeno de juveniles de *Seriola dumerili*. En: *Actas del VIII Congreso Nacional de Acuicultura*. Santander, Mayo 2001.

4.1. Experimento I : OBSERVACIÓN DE LA VARIACIÓN DIARIA DE CONSUMO DE OXÍGENO EN CONDICIONES DE CULTIVO

4.1.1. Introducción

En el apartado 1.3 ha sido puesto de manifiesto que el consumo de oxígeno de los peces sufre variaciones temporales debidas a múltiples factores. De forma típica, a lo largo de 24 horas, el consumo de oxígeno de un lote de peces en cultivo sufre un aumento importante debido al efecto de la alimentación, para reducirse posteriormente hasta los niveles previos a la misma. El conocimiento de esta variación tipo, resulta de gran interés, ya que sirve para estimar los requerimientos hídricos de la especie, aspecto éste de gran importancia económica en una explotación de engorde industrial.

Este experimento se ha realizado como primera aproximación al conocimiento del perfil de variación del consumo de oxígeno a lo largo del día, en un lote de seriolas en condiciones normales de cultivo.

4.1.2. Material y Métodos

El experimento se realizó en el mes de Julio de 1997. Se utilizaron 13 tanques tipo C (véase Figura 7), 12 de ellos con peces y uno sin peces. La medida de oxígeno en este último se interpretó como la concentración de oxígeno a la entrada, como se ha detallado en el apartado 3.3.2. Al objeto de no alterar la distribución del oxígeno ni la hidrodinámica de los tanques, no se colocó ningún dispositivo de aireación en el interior de los mismos.

Para que el porcentaje de saturación de oxígeno en los tanques siempre estuviera por encima del 70 %, sin provocar efectos adversos sobre la alimentación (JOBILING, 1982a; FURUKAWA *et al.*, 1992; GARCIA-GARCIA, 1994), los caudales de agua se ajustaron por volumetría dos veces al día, inmediatamente después de realizarse las medidas de oxígeno; de modo que no afectara al comportamiento de los peces.

El fotoperiodo y la iluminación fueron naturales, aunque por las noches se mantuvo artificialmente una intensidad luminosa de aproximadamente 1 lux sobre la superficie del agua para permitir la inspección de los tanques. El agua de cultivo se recirculó a través de un filtro biológico. La temperatura se mantuvo a $20 \pm 1^\circ\text{C}$ por medio de una caldera. La salinidad fue la natural en la zona, alrededor de 36 ‰.

El contenido en oxígeno disuelto fue medido tal y como se describe en el apartado 3.2.1., con el oxímetro de mano OXIGUARD Mk III. La estimación del consumo específico de oxígeno de cada uno de los lotes se realizó según el método del flujo de agua abierto descrito en el apartado 3.3.2.

Los peces utilizados, procedentes del medio natural y adaptados a las condiciones de cultivo tras más de cuatro meses en cautividad, se encontraban dispuestos en cuatro lotes de tres tamaños diferentes: 255 g (CV%=29), 319 g (CV%=21) y 399 g (CV%=20). Estuvieron alimentados a saciedad durante las horas de luz, en tres tomas con cuatro piensos extrusionados isocalóricos con dos niveles de proteína (45 y 50 % PB) y dos niveles de lípidos (12 y 15 % XE) según el protocolo del proyecto de alimentación citado en el apartado 3.5 (JOVER *et al.*, 1999). El pienso fue distribuido hasta observar que dejaba de ser consumido y empezaba a acumularse en el fondo (alimentación a saciedad).

El perfil de variación del consumo de oxígeno se determinó realizando mediciones de oxígeno cada hora en cada uno de los tanques, durante 24 horas, colocando la sonda del oxímetro manual en el desagüe inferior central del tanque tipo C (véase apartado 3.1, Figura 7). Se realizó un solo perfil por tanque y día. Para evitar que el acercamiento de la persona encargada de realizar la lectura afectara a la actividad de los peces, el lector del oxímetro se dispuso lo más lejano posible al tanque.

Para cuantificar los valores de consumo diario antes y después de la alimentación, se realizaron medidas de concentración de oxígeno disuelto en cada uno de los tanques, antes del suministro de la primera toma (09:00 horas), y una hora después de la última toma (17:00 horas). Este proceso se realizó en 12 ocasiones, una en cada uno de los tanques.

Para eliminar los posibles efectos del caudal, del contenido en oxígeno disuelto en el agua de entrada y de la biomasa presente en el tanque (supuestos todos constantes a lo largo de las 24 h) y poner de manifiesto únicamente el perfil de variación del consumo de oxígeno debido a los peces en cada uno de los tanques, los valores de concentración de oxígeno disuelto se normalizaron (se restaron de su media y se dividieron por su desviación típica). Posteriormente se les cambió de signo para que expresaran tendencias directamente proporcionales a las tasas de consumo.

Para valorar la existencia de diferencias en el consumo específico de oxígeno debidas al factor talla o al factor composición de la dieta, dado que, por las razones expuestas anteriormente, no se pudo disponer de lotes homogéneos, se realizó un análisis de la varianza con los datos de consumo antes y después de la alimentación.

4.1.3. Resultados

En la Figura 9 aparecen representados los perfiles de las tendencias de consumo de oxígeno (datos normalizados) en los diferentes tanques durante 24 h. Se realizó así mismo el seguimiento en el tanque control, observándose que la oscilación diaria de la concentración de oxígeno disuelto fue inferior a 0,1 ppm, alrededor del valor de saturación.

Los resultados de los consumos de oxígeno antes y después de la alimentación, observados en cada uno de los tanques, aparecen en la Tabla VIII. El análisis de la varianza de los resultados no detectó diferencias significativas debidas a la dieta o al tamaño de los peces.

El incremento calórico debido a la Acción Dinámica Específica (SDA), se estima por la diferencia entre el consumo de oxígeno del pez alimentado y en ayunas (RUEDA *et al.*, 1995). En el presente estudio, las diferencias existentes entre los consumos antes y después de la alimentación ($192,5 \pm 1,4$ y $314,7 \pm 6,2$; medias globales \pm EE) son, *a priori*, imputables únicamente a esta SDA; ya que la actividad natatoria de los peces fue semejante en ambos casos, siendo este incremento medio del consumo de oxígeno debido a la alimentación, del 63,5 %.

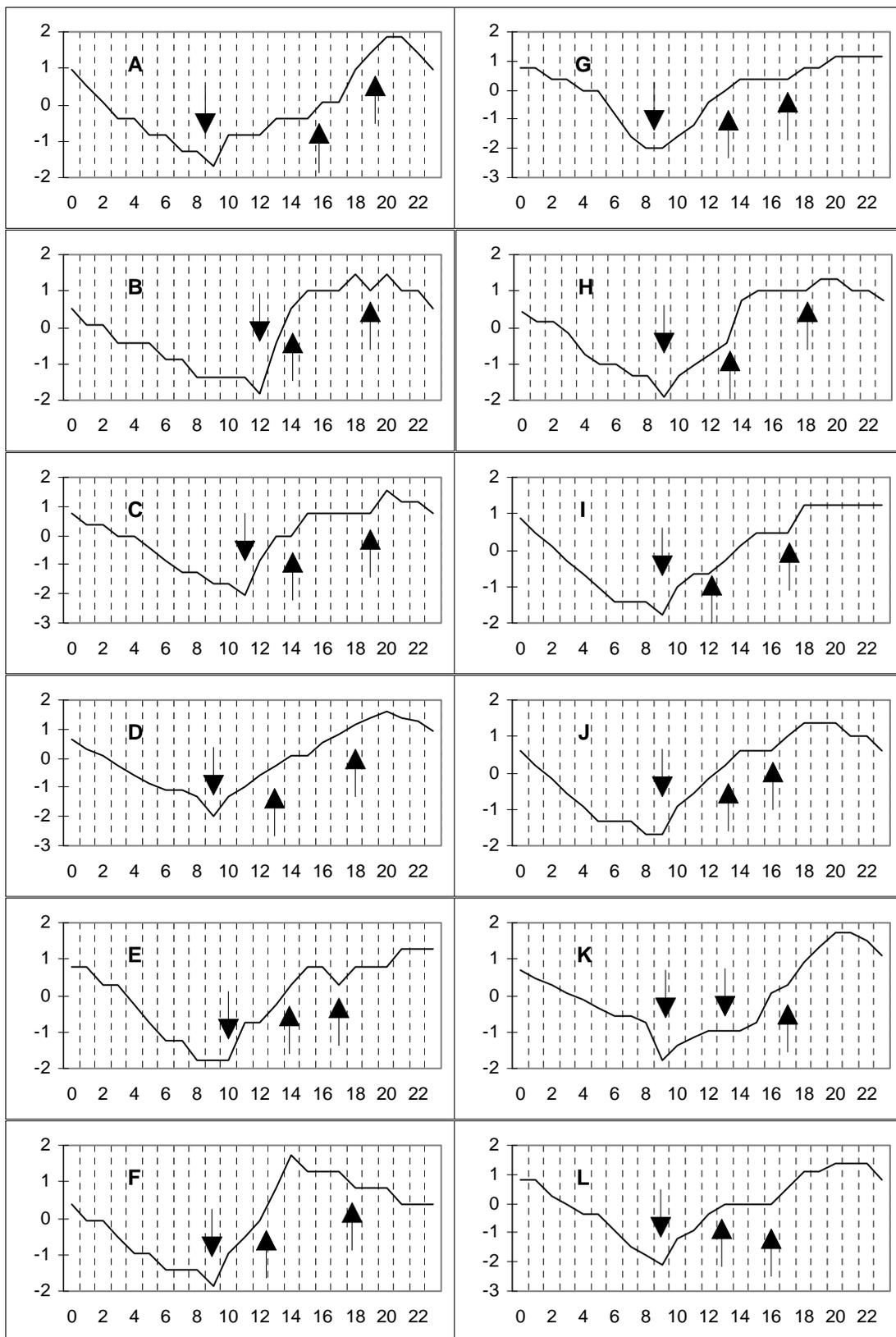


Figura 9. Evolución diaria de las tendencias de consumo de oxígeno. Las flechas indican los momentos en los que se distribuyó el alimento.

Tabla VIII. Datos sobre la constitución de los stocks y tasas específicas medias de consumo de oxígeno. TAN: Tanque. B_i : Biomasa inicial (gr). n_i : número de peces inicial. B_f : Biomasa final (g). n_f : número de peces final. VO_2 : Consumo antes de la alimentación ($mg\ O_2\ kg^{-1}h^{-1}$). VO_{2SDA} : Consumo después de la alimentación ($mg\ O_2\ kg^{-1}h^{-1}$). SDA: Incremento de consumo en porcentaje.

TAN	B_i	n_i	B_f	n_f	VO_2	VO_{2SDA}	SDA
A	5902	24	8059	23	189,7	291,1	53,5
B	7110	17	9142	17	169,8	293,0	73,4
C	7222	27	9993	26	180,0	303,0	68,4
D	6075	16	7798	16	189,2	292,8	54,8
E	6829	21	9251	21	203,7	318,7	56,4
F	6326	17	7814	17	182,5	274,9	50,6
G	5919	20	7925	20	213,8	394,7	63,6
H	6987	28	9338	26	207,4	343,2	65,5
I	6547	21	8978	21	196,2	319,5	62,8
J	6387	25	8514	24	202,4	321,6	58,9
K	6438	15	8186	15	190,0	342,1	80,0
L	7185	21	8762	20	185,8	327,3	76,2
MEDIAS					192,5	314,7	63,5

4.1.4. Discusión

La cinética que se observa en los perfiles de consumo de oxígeno, coincide con la descrita de forma general por JOBLING (1981). Indefectiblemente, la menor tasa de consumo, aparece justo antes de la primera de las tomas, representadas en las figuras por flechas; incluso cuando, por razones ajenas al experimento, la primera toma se retrasó (tanques B y C). A partir de este momento, se observa un brusco incremento en las tasas de consumo, debido probablemente a que los animales consumían más de la mitad de la ingesta total diaria en la

primera de las ingestas; siendo mucho más reducido en las otras. En cualquier caso, el incremento se mantiene varias horas tras la última toma, incluso en situación de oscuridad en la que el gasto energético debido a la actividad física es mínimo.

Resulta complicado comparar tasas de consumo de oxígeno de otras especies de peces, por las diferentes condiciones en que se realizan los experimentos, fundamentalmente de temperatura. Aún así, las presentadas en este estudio, tanto en reposo como tras la alimentación, son del mismo orden que las observadas por otros autores en otras especies de peces de metabolismo *a priori* similar. Así, TSUKAMOTO y CHIBA (1981) sugieren la misma tasa de consumo de oxígeno ($200 \text{ mg O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$) en juveniles de seriola japonesa (*Seriola quinqueradiata*), en reposo. Sin embargo, tanto dichos autores como SAKAGUCHI y YANAGI (1990) obtienen tasas 3 y 4 veces superiores en animales obligados a nadar de forma muy activa; caso diferente al de esta experiencia, en la que la actividad física de los individuos fue similar, independientemente de su estado alimenticio. Así mismo, GARCIA-GARCIA (1994) obtiene tasas de consumo de oxígeno en doradas (*Sparus aurata*), de pesos semejantes a los utilizados en este estudio, de alrededor de $200 \text{ mg O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (reposo), y cercanas a 300 (individuos alimentados). Resultados similares obtienen GUINEA y FERNANDEZ (1991) en *Mugil saliens* y MC LEAN *et al.* (1993) en el salmón del Pacífico *Oncorhynchus* spp.

Algunos autores como GARCIA-GARCIA (1994) y RUEDA *et al.* (1995), apuntan la existencia de un aumento de las tasas respiratorias unas horas antes de la primera toma de alimento, como si los biorritmos internos prepararan al animal para la alimentación. Este hecho no ha sido observado por nosotros en ningún caso. En cualquier caso, esta existencia de ritmos endógenos de consumo de oxígeno se encuentra profusamente citada en la bibliografía, en la naturaleza en general, y particularmente en el caso de los peces (BRETT y ZALA 1975; MARAIS, 1978; SMART, 1981; ROSS y MC KINNEY, 1988; SAINT-PAUL, 1988; MAXIME *et al.*, 1989; STEFFENS, 1989; FANTA *et al.*, 1990; SIMS *et al.*, 1993; SMATRESK, 1994; FERNANDEZ-BORRAS *et al.*, 1995; STEINARSSON y MOKSNESS, 1996; AISSAOUI *et al.*, 1997; BRIGHTMAN *et al.*, 1997; KIM *et al.*, 1997; THETMEYER, 1997; KIM *et al.*, 1998). Este aspecto, de indudable importancia en el devenir del consumo de oxígeno de un lote de peces en cultivo, a lo largo del día, será analizado en profundidad, en experimentos posteriores.

4.2. Factores que afectan al consumo de oxígeno

4.2.1. Abióticos

4.2.1.1. Experimento II : TEMPERATURA

4.2.1.1.1. Introducción

El conocimiento del consumo de oxígeno es uno de los prerrequisitos para el desarrollo de sistemas de cultivo de peces, junto a otras consideraciones como producción de amonio y anhídrido carbónico, como base para determinar las necesidades de caudal de agua para el mantenimiento de un cierto stock. Este consumo se encuentra influenciado por numerosos factores entre los que cabe destacar la temperatura.

Generalmente, en las instalaciones de engorde de peces marinos, la temperatura de cultivo es la natural del agua de mar, ya que el control de la temperatura de grandes masas de agua requiere de un gasto energético que difícilmente rentabilizaría el producto. Es debido a esto por lo que la temperatura constituye un factor muy a tener en cuenta en la acuicultura productiva ya que, como se ha puesto de manifiesto, condiciona directa o indirectamente, la práctica totalidad de los parámetros propios de cultivo.

Como se ha puesto de manifiesto en el apartado 1.3.1.1., en el intervalo comprendido entre los límites tolerables por los organismos, la temperatura ejerce un efecto acelerador de las reacciones aumentando el consumo de oxígeno de los seres vivos. El aumento de la temperatura agudiza los problemas del transporte de oxígeno en los peces reduciendo la solubilidad del oxígeno en el agua y la afinidad hemoglobina-oxígeno, haciendo más difícil la transferencia de oxígeno entre el agua y la sangre. Además, las necesidades de oxígeno en los tejidos aumentan como resultado del incremento en la temperatura. Un descenso de la temperatura, por su parte conlleva la ralentización de las funciones vitales, lo que se traduce en una reducción de la capacidad metabólica para moverse, alimentarse, crecer, reproducirse, etc.

El presente experimento pretende observar el efecto que este factor ejerce sobre la tasa de consumo de oxígeno, de juveniles de seriola 0⁺.

4.2.1.1.2. Material y Métodos

Este experimento se realizó durante el periodo comprendido entre los meses de mayo y julio de 1997. Se utilizaron 4 tanques cilindrocónicos tipo A (véase apartado 3.1, Figura 7).

Durante el periodo en que se desarrolló el experimento se produjo un incremento en la temperatura del agua del mar, de forma natural, desde 18 a 27 °C. Además, dado que la toma de agua se realiza en una zona somera con influencia de la insolación, las temperaturas registradas por la tarde fueron superiores a las observadas en la mañana (Figura 10). La salinidad fue la natural en la zona, alrededor de 36 ‰. La iluminación fue artificial y se mantuvo el fotoperiodo constante (12L:12O) a lo largo de todo el periodo experimental.

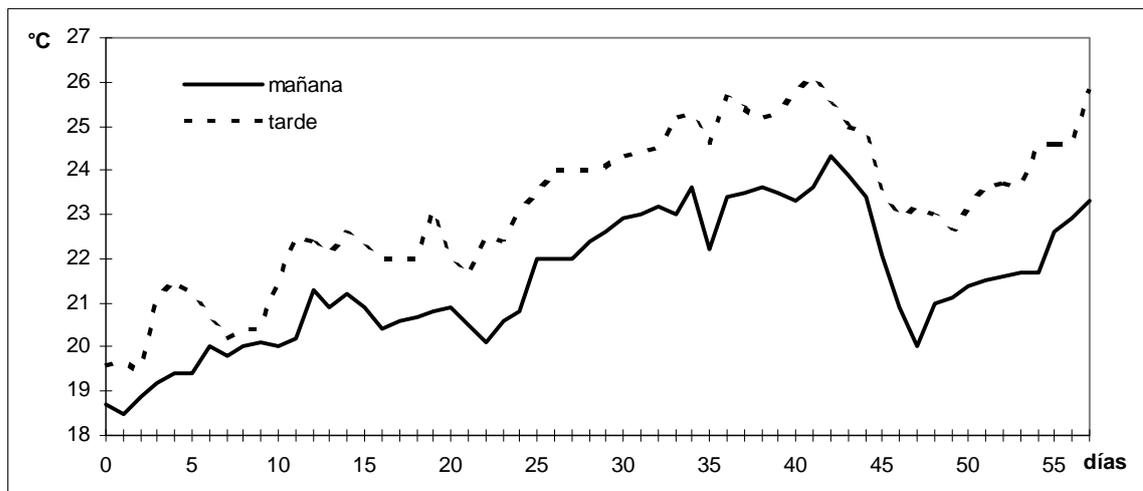


Figura 10. Evolución de las temperaturas del agua durante el experimento.

Los peces utilizados, capturados del medio natural, estuvieron durante más de 5 meses sometidos a un régimen térmico estable ($18 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$). Se encontraban repartidos en 4 grupos de 5 peces, para la realización de una prueba de digestibilidad perteneciente al proyecto de alimentación de seriola citado en el apartado 3.5.

Para la realización de este proyecto, los peces eran alimentados con cuatro piensos extrusionados, con dos niveles de proteína (45 y 50 % PB) y dos niveles de lípidos (12 y 15 % XE) y cuya composición puede encontrarse en la Tabla VII (apartado 3.5). El alimento suministrado diariamente en cantidad fija, se distribuía manualmente en tres tomas (09:00, 13:00 y 17:00 horas). Cada tanque recibió un tipo distinto de pienso durante 14 días (dos semanas), de forma que al final de los 56 días (8 semanas), cada uno de los cuatro lotes de peces fue alimentado sucesivamente con los cuatro tipos de pienso.

Para la observación del efecto de la temperatura sobre el consumo de oxígeno, se realizaron diariamente, a lo largo de los 56 días, dos medidas de la concentración de oxígeno disuelto en cada tanque, una inmediatamente antes de la primera distribución del alimento y otra, una hora después de la segunda toma. Las medidas se realizaron con el oxímetro de mano OXIGUARD Mk III (ver apartado 3.2.1.), sin que la presencia del observador fuera detectada por los peces. Al mismo tiempo se obtuvo el valor de la temperatura.

La concentración de oxígeno inicial se obtuvo de un tanque de iguales características pero sin peces. El caudal de agua se midió por volumetría, dos veces al día, justo después de cada medición de oxígeno. La estimación del consumo específico de oxígeno se realizó mediante el método de flujo abierto, según la metodología descrita en el apartado 3.3.2.

Para establecer el posible efecto debido al tamaño de los peces sobre el consumo de oxígeno y diferenciarlo del efecto de la temperatura, objetivo de este experimento, se realizó un análisis de regresión múltiple (apartado 3.6.3).

De la misma forma, para establecer el posible efecto diferencial de las distintas dietas sobre el consumo de oxígeno se ha realizado un análisis de comparación de pendientes de las rectas de regresión de los pares de datos de consumo de oxígeno y temperatura, para cada una de las cuatro dietas (ZAR, 1996).

4.2.1.1.3. Resultados

En la Tabla IX se muestran los datos zootécnicos a lo largo del experimento.

Tabla IX. Datos zootécnicos

TANQUE	1	2	3	4
Peso medio inicial (g)	490,0	475,8	505,4	478,8
Desviación típica	72,14	33,30	74,63	53,46
Biomasa inicial (g)	2450	2379	2527	2394
Peso medio final (g)	720,0	773,8	769,8	765,4
Desviación típica	131,74	63,12	76,64	50,72
Biomasa final (g)	3600	3869	3849	3827
Incremento de biomasa (g)	1150	1490	1322	1433
Tasa diaria de crecimiento	0,61	0,77	0,67	0,74
Pienso consumido (g)	2405	2496	2449	2430
Tasa de conversión alimentaria	2,09	1,68	1,85	1,70

El análisis de regresión múltiple muestra una relación altamente significativa ($p < 0,01$) de la tasa metabólica específica con respecto a la temperatura y al peso, conjuntamente. El modelo obtenido es el siguiente:

$$VO_2 = - 357,92 - 0,266 * PM + 34,497 * T$$

siendo VO_2 la tasa metabólica específica de rutina antes de la alimentación ($mg O_2 kg^{-1} h^{-1}$), PM es peso medio de los peces (g) y T, la temperatura en °C. El coeficiente de determinación r^2 del modelo explica el 66% de la variabilidad observada en VO_2 . La Q10 de este proceso fue de 3,91. Sin embargo, el análisis parcial del efecto del peso de los individuos sobre la tasa metabólica muestra una correlación no significativa ($p > 0.05$) y que es la temperatura la que marca las diferencias.

La representación de los datos de VO_2 frente a la temperatura muestra en prealimentación (Figura 11a) un comportamiento relativamente independiente hasta los 22 °C, por encima de los

cuales, se aprecia un incremento considerable, con un valor de Q_{10} para este segundo tramo de temperaturas de 6,47. En la distribución de los datos después de la alimentación (Figura 11 b) no se observa dicha particularidad.

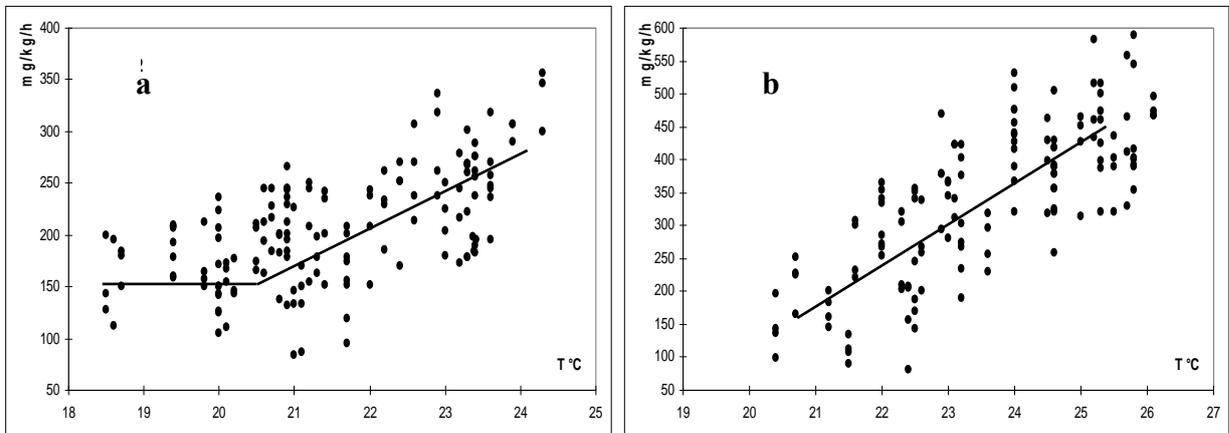


Figura 11. Representación de los datos de consumo específico de oxígeno frente a la temperatura, justo antes de la primera toma de alimento (a) y una hora después de la última (b). Sobre los datos se han dibujado las rectas de regresión lineal.

En la Figura 12 se ha representado la variación de VO_{2SDA} con la temperatura, para cada tipo de pienso. En todos los casos existe una correlación altamente significativa ($p < 0,01$); sin embargo el análisis de comparación de las rectas de regresión (ZAR, 1996) indica que no se aprecian diferencias significativas debidas al tipo de alimentación. Comparando ambas gráficas, puede observarse que el incremento debido a la alimentación aumenta con la temperatura, pasando de alrededor del 25% a 20 °C a cerca del 40% a 25 °C.

La aparente independencia entre el consumo de oxígeno y la temperatura que, por debajo de los 22 °C se observa antes de la alimentación, no se aprecia en la representación de los datos obtenidos una hora después de la alimentación (Figura 12). En este caso, al igual que en el anterior, el análisis de regresión múltiple muestra una relación altamente significativa ($p < 0,01$) de la tasa metabólica específica de rutina tras la alimentación, VO_{2SDA} , con respecto al peso medio estimado y la temperatura.

$$VO_{2SDA} = - 966,728 - 0,041 * PM + 57,229 * T$$

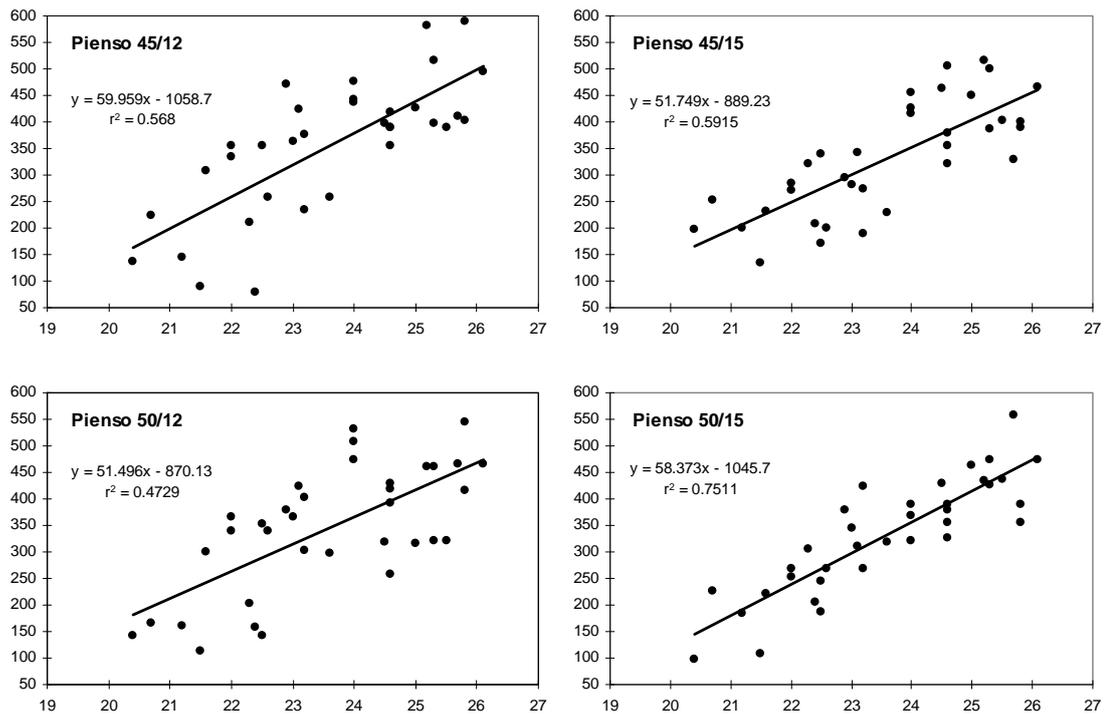


Figura 12. Evolución del consumo específico de oxígeno ($\text{mg O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$) frente a la temperatura ($^{\circ}\text{C}$) según el régimen alimenticio.

Como en el caso anterior, el análisis parcial también denota que el efecto del peso es estadísticamente no significativo ($p > 0.05$). La Q_{10} del proceso es de 5,83.

4.2.1.1.4. Discusión

El hecho de no apreciar diferencias significativas entre los valores de la tasa metabólica específica con respecto al peso medio de los individuos se achaca fundamentalmente tanto al estrecho rango de pesos considerado como a la variabilidad de los pesos individuales. Lo mismo puede decirse de las diferencias en el porcentaje proteico y lipídico de las dietas suministradas. Todo ello redundando en una baja potencia de la prueba que impide poner de manifiesto los efectos tanto del peso de los individuos como del porcentaje de proteína de la dieta. Se sabe que la contribución de las proteínas al incremento calórico es importante siempre y cuando los niveles se encuentren por debajo de los requerimientos mínimos (CHO, 1987), aunque en ocasiones diferentes combinaciones de proteínas y lípidos provocan tasas semejantes de consumo de oxígeno (CHO *et al.*, 1982).

De los resultados obtenidos, como cabría esperar, existe una clara influencia de la temperatura sobre la tasa metabólica específica en rutina, con valores de la Q_{10} tanto antes como después de la alimentación más altos que la mayoría de los observados en otras especies (véase apartado 1.3.1.1.2. y Tabla II) aunque dentro del rango general. Es de destacar que la gran parte de los estudios realizados sobre el tema se han hecho con animales en reposo, por lo que los datos de metabolismo se corresponden al metabolismo estándar. Los valores de la Q_{10} observados en peces que muestran un nivel de actividad de rutina son sensiblemente mayores ya que existe una relación positiva entre la temperatura y la actividad (BRYAN *et al.*, 1990), como se muestra en el apartado 1.3.1.1.4. Incluso algunos autores como LEONARD *et al.* (2000) utilizan el término Q_{10} en actividad. En el presente trabajo el metabolismo estimado es el de rutina por lo que no puede descartarse un posible efecto de la temperatura sobre el nivel de actividad de los individuos, como ha sido observado por BERSCHICK *et al.* (1987) en *Gobius cobitis*. Sin embargo, de la observación de los peces a lo largo del presente experimento, no parece que haya habido cambios significativos de actividad, aunque este hecho es muy difícil de valorar, a partir de la mera observación.

En cuanto al efecto de la alimentación sobre la Q_{10} , este parámetro es mayor en los animales alimentados, contrariamente a los observado por algunos autores (ANDREWS y MATSUDA, 1975). Sin embargo, si se tiene en cuenta solamente el rango térmico en el que claramente existe un efecto de la temperatura sobre el metabolismo, el valor de la Q_{10} es ligeramente superior en prealimentación. Se descarta el aumento de la ingesta al aumentar la temperatura ya que en el presente experimento la cantidad de alimento suministrada fue fija, consumiéndose siempre en su totalidad.

La correlación más evidente de los datos de consumo de oxígeno antes de la primera toma de alimento frente a la temperatura, a partir de los 22 °C podría suponer que los juveniles de *seriola* muestran un comportamiento de regulación térmica del metabolismo en rutina por debajo de esa temperatura. Este efecto podría estar motivado por la previa aclimatación, durante un largo periodo de tiempo (5 meses) a $18 \pm 0,5$ °C. La aclimatación térmica es una capacidad que poseen numerosas especies de peces y que ha sido profusamente citada en la bibliografía (véase apartado 1.3.1.1.3.) Normalmente se presenta muy desarrollado en aquellas especies sometidas frecuentemente a cambios bruscos de temperatura (BARRIONUEVO y

FERNANDES, 1995) en lapsos de tiempo estrechos, por ejemplo desde 12,5 °C hasta 25 °C en un periodo de 2 a 8 horas (TRUCHOT y DUHAMEL-JOUVE, 1980). Este es el caso del góbido *Gobius cobitis* que vive en charcas intermareales (BERSCHICK *et al.*, 1987).

FRY y HOCHACHKA (1970) describen tasas metabólicas relativamente constantes dentro de un cierto rango de temperaturas, relacionadas con cambios sistemáticos en la actividad espontánea. Así mismo MARAIS (1978) pone de manifiesto que *Liza richardsoni* no aumenta su consumo de oxígeno al aumentar la temperatura de 23 a 28 °C. Según este autor, esto puede haberse debido a la combinación de varios factores, como el decrecimiento general de la actividad espontánea de este mugílido a 28 °C. Como se ha puesto de manifiesto, de la observación de los animales en el presente estudio se desprende que la actividad no parece haber jugado un papel importante, siendo fundamentalmente achacable este comportamiento a una aclimatación térmica resultado de una compensación fisiológica. Este efecto compensador no se observa en los datos obtenidos tras la alimentación, muy probablemente debido a la importancia que, sobre la tasa metabólica tiene la acción dinámica específica (SDA). De la comparación de los datos obtenidos antes y después de la alimentación, podría postularse que el efecto de la SDA se ve potenciado por la temperatura, en concordancia con lo observado por GUINEA y FERNANDEZ (1997) en *Sparus aurata*.

La capacidad de una especie de pez sometida a un cultivo productivo de aclimatarse térmicamente en cierta medida es, sin duda, una gran ventaja desde el punto de vista de gestión de los cultivos. Esta capacidad lleva consigo que la tasa metabólica se vea tamponada frente a cambios térmicos agudos, gracias a que mejora la captación de oxígeno por las branquias (ALBERS *et al.*, 1983), sobre todo si, como afirman MOFFITT y CRAWSHAW (1983), las respuestas metabólicas a los cambios agudos de temperatura son en parte consecuencia del estrés. En ciertos cultivos en aguas continentales, los cambios térmicos agudos pueden ser muy importantes, por lo que la capacidad de aclimatación térmica de las especies que allí se cultivan puede ser vital (BARRIONUEVO y FERNANDES, 1995). Sin embargo, en cultivo de peces marinos, estos cambios térmicos agudos no son muy frecuentes en las instalaciones situadas en mar abierto, aunque si pueden serlo algo más en aquellas situadas en tierra y que se abastecen de agua, de lugares próximos a la costa.

4.2.1.2. Experimento III: CONCENTRACIÓN DE OXÍGENO

4.2.1.2.1. Introducción

Como ha quedado expuesto en el apartado 1.3.1.2., muchas especies de animales acuáticos son capaces de mantener su consumo de oxígeno en reposo a pesar de amplias variaciones de las concentraciones de oxígeno en el agua. Estas especies se denominan oxirreguladoras. El mantenimiento del consumo de oxígeno falla, sin embargo cuando la tensión de oxígeno del agua cae por debajo de un cierto valor denominado tensión crítica de oxígeno.

Los animales que muestran una tensión crítica de oxígeno alta se denominan oxiconformistas. En la región bajo esta tensión crítica, el metabolismo depende de la concentración de oxígeno y se reduce lineal o exponencialmente al decrecer ésta, debido a que el sistema de intercambio gaseoso no puede abastecer la demanda de oxígeno. En esto caso, el gasto energético de los tejidos debe reducirse en mayor o menor medida, o ser cubierto mediante el metabolismo anaerobio, al precio de la denominada deuda metabólica, que debe ser satisfecha al retornar a las condiciones de normoxia.

Desde el punto de vista del cultivo de una especie, es de gran relevancia el conocimiento de la estrategia que a este respecto exhibe la especie en cuestión ya que de ella depende no solo la supervivencia de los individuos sino el nivel de mantenimiento de sus funciones vitales. Este estudio pretende aumentar el conocimiento sobre el comportamiento de los juveniles de *Seriola dumerili* mediterránea, *Seriola dumerili*, frente a una situación de hipoxia gradual, en condiciones de cultivo.

4.2.1.2.2. Material y Métodos

El experimento se realizó con 5 lotes de entre 20 y 25 de juveniles 0⁺ de *S. dumerili* de alrededor de 350 g de peso medio (CV% = 25%), ubicados en 5 tanques tipo C (Figura 7), nombrados con las letras de la A a la E y provistos de entrada y salida de agua, simulando las condiciones de un cultivo en tanques en tierra.

Los peces, que habían sido capturados del medio natural, se encontraban aclimatados a esta situación por un periodo superior a los tres meses (véase apartado 3.4)

El experimento se realizó en situación de oscuridad total y con los peces en ayunas. La temperatura del agua fue la natural del agua de mar en la época (Abril) y estuvo en torno a 18 °C. Para estimar la tasa de consumo de oxígeno de los peces frente a la declinación gradual del contenido de oxígeno del agua, se detuvo el aporte de agua durante 4 horas, estimándose el consumo de oxígeno a partir de la velocidad instantánea de consumo, que es la derivada de la curva de descenso de la concentración de oxígeno en el tanque, a lo largo del tiempo, una vez que ha sido detenido dicho aporte, según el método de medida denominado “Flujo de agua cerrado”, descrito en el apartado 3.3.1. Para la estimación de la concentración de oxígeno disuelto, se dispuso una sonda de medida OXYGUARD® 420 en cada uno de los tanques (véase apartado 3.2.2.). El sistema se conectó a un ordenador, almacenando los datos cada 5 minutos.

4.2.1.2.3. Resultados

En la Figura 13 se muestran los valores de las concentraciones de oxígeno de cada tanque frente al tiempo, una vez que se detuvo el aporte de agua. Puede observarse que en todos los casos la declinación de dicha concentración sigue un patrón lineal altamente significativo ($p < 0,01$), tal y como expresan las rectas de regresión superpuestas. En todos los casos, las pendientes de las curvas de depleción se mantuvieron constantes a lo largo de toda la situación de hipoxia hasta la aparición de las primeras mortalidades y el reestablecimiento de la normalidad, sin que se aprecie ningún efecto que permita afirmar que a una determinada concentración, los juveniles de *S. dumerili* reducen su tasa de consumo de oxígeno.

En la Tabla X aparecen resumidos los datos sobre las concentraciones de oxígeno iniciales y finales, las pendientes de las rectas de regresión y las tasas específicas de consumo de oxígeno (VO_2) de cada tanque. También se muestran los datos de las mortalidades observadas al finalizar el experimento. Es de destacar que uno de los cinco lotes testados (el que mostró la mayor velocidad de consumo) se produjo una mortalidad del 96% de la biomasa cuando la concentración de oxígeno fue inferior a 1 ppm mientras que en el resto de los tanques, en donde los valores se aproximaron, pero sin rebasar 1 ppm, la supervivencia media fue superior al 90%.

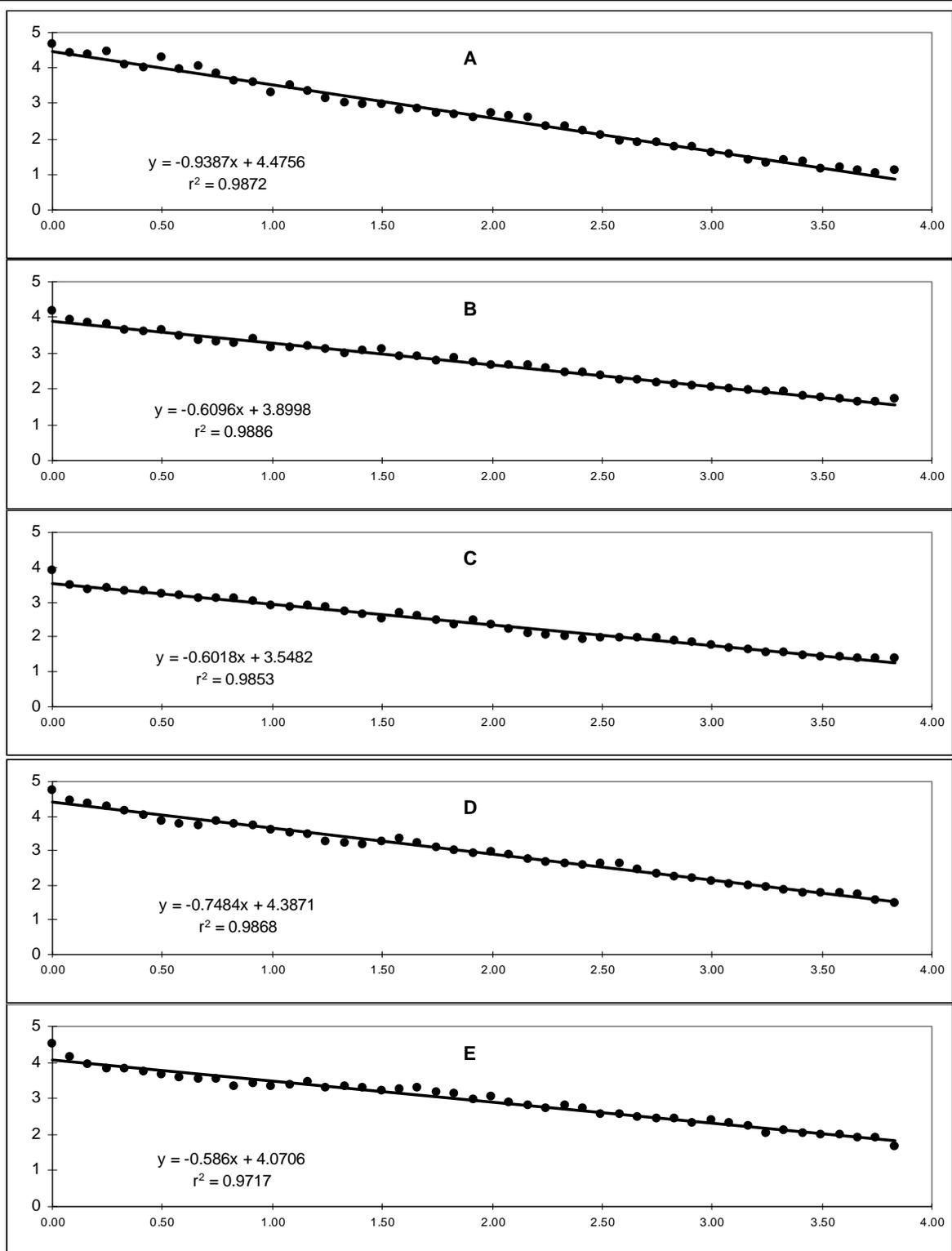


Figura 13. Representación gráfica de la depleción del contenido de oxígeno (ppm) en los tanques (A – E) frente al tiempo (en horas). Sobre la depleción se ha superpuesto la línea de regresión, cuyos parámetros se indican abajo.

Tabla X. Resumen de las condiciones experimentales y resultados. n = número de peces, B = biomasa estimada en el tanque (g), PM = peso medio (g), CV% = coeficiente de variación, M = mortalidad (número de peces), BMT = mortalidad en biomasa (g), %BMT = porcentaje de mortalidad en biomasa, m = pendiente de la regresión, $[O_2]_i$ = concentración de oxígeno (ppm) en el momento del corte de agua, $[O_2]_f$ = concentración de oxígeno final (ppm), % sat = porcentaje de saturación de oxígeno, VO_2 = tasa de consumo específico de oxígeno ($mg O_2 kg^{-1} h^{-1}$).

T	n	B	PM	CV%	M	BMT	%BMT	m	$[O_2]_i$	%sat	$[O_2]_f$	%sat	VO_2
A	25	8641	346	22	24	8302	96,08	-0,94	4,67	88,78	0,92	18,74	217
B	20	7685	384	23	1	245	3,19	-0,61	4,16	79,09	1,29	26,27	159
C	22	7803	355	27	2	451	5,78	-0,60	3,90	74,14	1,20	24,44	154
D	25	8810	352	28	5	1182	13,42	-0,75	4,74	90,11	1,21	24,64	170
E	23	7342	319	26	3	645	8,79	-0,59	4,53	86,12	1,19	24,24	160

4.2.1.2.4. Discusión

Los resultados del presente estudio sugieren que los juveniles de seriola se comportan como oxirreguladores frente a un descenso gradual de la concentración de oxígeno en el medio.

Ecológicamente, los peces que habitan ambientes pobres en oxígeno muestran a menudo tensiones críticas de oxígeno altas (RANTIN *et al.*, 1992). CALDERER y CASTELLO (1995) mostraron en la dorada *Sparus aurata*, que por debajo de $5,5 mg l^{-1}$ de oxígeno disuelto (68% de saturación), el consumo de oxígeno disminuye de forma exponencial negativa respecto a la concentración de oxígeno disuelto, revelando un típico comportamiento oxiconforme. Este tipo de respuesta metabólica caracterizado por una depresión del metabolismo se ajusta al concepto de “alcance para la supervivencia” descrito por HOCHACHKA (1990), y que plantea en este caso una disyuntiva entre el crecimiento y la supervivencia. La ventaja de tal reducción del gasto energético es esencialmente una ralentización del tiempo biológico, posibilitando la supervivencia a pesar del factor estresante (hipoxia) impuesto de forma temporal.

Por el contrario, las tensiones críticas bajas suelen presentarse en especies que viven en aguas bien oxigenadas, tanto en ríos, como en ambientes pelágicos de mar abierto. La cinética de reducción de la concentración de oxígeno observada por LUTNESKY y SZYPER (1990) al cerrar el aporte de agua, en juveniles de llampuga, *Coryphaena hippurus*, una especie con un hábitat semejante al de *Seriola dumerili*, coincide con la observada aquí. Según estos autores, el comportamiento oxirregulador de *Coryphaena hippurus* se debe a que vive en ambientes pelágicos superficiales en los que la concentración de oxígeno varía muy poco y se encuentra siempre muy cerca de la saturación.

Parece claro que el mantenimiento de la tasa metabólica en un ambiente hipóxico puede resultar muy eficaz en aquellos peces que viven en áreas abiertas y que por tanto este mantenimiento no redundaría en una mayor velocidad de reducción de oxígeno en el ambiente. En contraposición, el mantenimiento del consumo de oxígeno en un lugar cerrado, como por ejemplo una poza de marea, conllevaría un aumento de la retirada de oxígeno del medio y la aparición de la mortalidad más rápidamente.

Un aspecto a no descartar en el análisis del comportamiento de determinadas especies frente a la hipoxia lo constituye la posibilidad de una cierta aclimatación de los individuos en condiciones de cultivo, en las que la concentración ambiental de oxígeno siempre es inferior al 100% de saturación frente a individuos de la misma especie, pero en estado salvaje. Así RANTIN y JOHANSEN (1984) observaron que individuos de *Hoplias malabaricus* aclimatados a la hipoxia mostraban una VO_2 significativamente mayor en hipoxia severa que los individuos no aclimatados.

Una posibilidad de enfrentarse a la hipoxia la constituye la estrategia exhibida por ciertas especies que viven cerca de la superficie. Estas son capaces de utilizar el gradiente de la interfase aire/agua, cuando la masa de agua en la que se desenvuelve es hipóxica, un comportamiento denominado respiración acuática en superficie (KRAMER y MEHEGAN, 1981; KRAMER y MC CLURE, 1982; WEBER y KRAMER, 1983; KRAMER, 1983). Este comportamiento no ha sido observado en *Seriola dumerili*.

Una posible explicación de cómo *Seriola dumerili* es capaz de mantener su tasa metabólica en una situación de hipoxia severa pudiera estar relacionada con la posible capacidad de esta especie (puesta de manifiesto en *Seriola quinqueradiata*) para aumentar significativamente su hematocrito. En la Introducción General, al hablar de los conocimientos existentes sobre el consumo de oxígeno de *Seriola* sp. (apartado 1.1.9.) se han citado varios trabajos (YAMAMOTO *et al.*, 1981a,b, 1983, 1985; HISHIDA *et al.*, 1998) que muestran la gran capacidad de la seriola japonesa para reclutar eritrocitos desde el bazo, al producirse un aumento de la demanda de oxígeno o una situación de hipoxia.

A parte de la puesta en marcha de mecanismos fisiológicos complejos, cuya valoración excede los objetivos propuestos en la presente tesis, otra explicación del mantenimiento de la tasa metabólica pudiera encontrarse en el aumento del volumen ventilado como consecuencia de un aumento de la frecuencia ventilatoria, hecho este puesto de manifiesto en varias especies por RANDALL (1982). Este hecho no ha podido ser constatado, por realizarse los experimentos en tanques opacos y de considerable tamaño lo que hace muy difícil la medida de dicha frecuencia ventilatoria.

En otro orden de cosas, los resultados muestran que la mortalidad por asfixia aparece en torno a una concentración de oxígeno en el agua de 1 ppm lo que coincide con lo observado por HARADA (1965) en *Seriola quinqueradiata*.

Los resultados obtenidos suponen una aproximación al estudio del comportamiento respiratorio de la seriola mediterránea frente a bajos niveles de oxígeno. De confirmarse estos resultados se podría concluir que los juveniles de *Seriola dumerili*, se comportan frente a una hipoxia gradual como oxirreguladores, a lo largo de todo el rango vital de concentraciones ambientales de oxígeno. Si bien este comportamiento reduciría la supervivencia frente a una situación de hipoxia severa, el mantenimiento de la tasa metabólica conllevaría el sostenimiento de las funciones vitales, pudiendo considerarse este hecho como favorable en el cultivo de esta especie.

4.2.2. Bióticos

4.2.2.1. Experimento IV: PESO

4.2.2.1.1. Introducción

Los peces mayores consumen generalmente más oxígeno que los peces más pequeños, pero por unidad de peso los peces pequeños consumen más oxígeno que los peces mayores. Esta relación alométrica puede describirse mediante la siguiente ecuación:

$$MO_2 = a W^b$$

en la que MO_2 es la tasa de consumo de oxígeno ($mg O_2 h^{-1}$), W es el peso corporal (kg), y “a” y “b” son constantes. Existen varios cientos de estudios en la bibliografía que muestran el efecto del tamaño de los peces sobre el consumo específico de oxígeno, y la mayoría de las estimaciones, el exponente “b” se sitúa en un rango entre 0,65 y 0,9 (véase apartado 1.3.2.1., Tabla IV).

La reducción del consumo de oxígeno por unidad de peso que acompaña al aumento del peso corporal, ha sido atribuida, en parte, a los cambios ontogénicos en el tamaño relativo de los diferentes órganos del cuerpo. Por ejemplo, al crecer los peces, el tamaño de los tejidos con un metabolismo mayor, como los del tracto digestivo o los del hígado, supone una menor proporción del peso corporal, mientras que tiende a aumentar el tamaño relativo de otros como la musculatura blanca. Además de estos cambios ontogénicos del tamaño de los órganos, parece que la intensidad metabólica general de todos los tejidos tiende a reducirse al aumentar el tamaño del individuo y/o su edad.

Los valores citados de los parámetros “a” y “b” son, sin embargo, suficientemente diversos como para afirmar la existencia de diferencias interespecíficas. Así mismo existen evidencias de la existencia de diferencias intraespecíficas dependiendo de las condiciones de medida, como la temperatura del agua y la estación en la que se llevan a cabo los experimentos.

En el apartado 1.3.2.1. ha sido explicado profusamente el efecto que el peso corporal tiene sobre el consumo de oxígeno, tanto de forma absoluta (toda la biomasa del pez) como relativa (por unidad de biomasa).

Desde el punto de vista de la acuicultura productiva, la estimación del consumo de oxígeno de un lote de peces no solo puede hacerse, por tanto, a partir de la estimación de la biomasa total del lote, sino que es necesario el conocimiento del peso medio de sus individuos.

El siguiente experimento persigue, a partir de un gran número de pares de datos de pesos medios y consumos específicos de oxígeno (VO_2), obtener los parámetros de la ecuación $MO_2 = a W^b$ (véase apartado 1.3.2.1.) que permite la corrección del consumo específico de oxígeno según el peso medio de los individuos, cuando otros factores, como la temperatura, la alimentación y la actividad, se mantienen constantes.

4.2.2.1.2. Material y Métodos

La relación entre el peso individual y el consumo de oxígeno se ha obtenido a partir de los datos medidos durante 3 años en individuos de la misma edad (0^+), en un rango comprendido entre 200 y 600 g. Para evitar el efecto que ejerce la temperatura sobre el metabolismo (véase experimento II, apartado 4.2.2.1.), solo se han considerado los datos correspondientes a aquellos lotes cultivados con agua procedente de la caldera, a una temperatura regulada a 19 ± 1 °C.

Se han considerado así mismo solo los lotes alimentados a saciedad, tres veces al día y en condiciones normales de cultivo: no sometidos a tratamientos especiales, carentes de estrés, sin problemas patológicos y que mostraban un comportamiento y una ingesta alimenticia normal.

Para evitar el efecto de la alimentación solo se han considerado los datos de consumo previos a la primera toma de alimento. Para ello, se han promediado los datos de consumo de oxígeno obtenidos cada 5 minutos, de una hora antes de dicha toma, mediante el método de flujo de agua abierto, descrito en el apartado 3.3.2. El total de datos analizados ha sido de 459. Dado que el ponderador “a” de la ecuación que relaciona el peso con el consumo de oxígeno depende de las unidades empleadas (véase apartado 1.3.2.1) y que la mayoría de los autores emplea el

gramo como unidad de peso, para que este parámetro sea comparable se ha realizado el ajuste con dicha unidad.

4.2.2.1.3. Resultados

En la Figura 14 aparecen representados los 459 datos de consumo de oxígeno VO_2 ($mg\ O_2\ h^{-1}$) con respecto al peso W (g) sobre los que se ha representado la línea de ajuste potencial.

Este ajuste de la forma $MO_2 = a W^b$ muestra un valor “a” de $2,10 \pm 0,25$ y un exponente “b” de $0,59 \pm 0,02$, con un coeficiente de determinación r^2 , de 0,70. El exponente (b-1) que pone de manifiesto la reducción de la tasa metabólica específica (VO_2) con respecto al peso, es por tanto de $-0,41 \pm 0,02$.

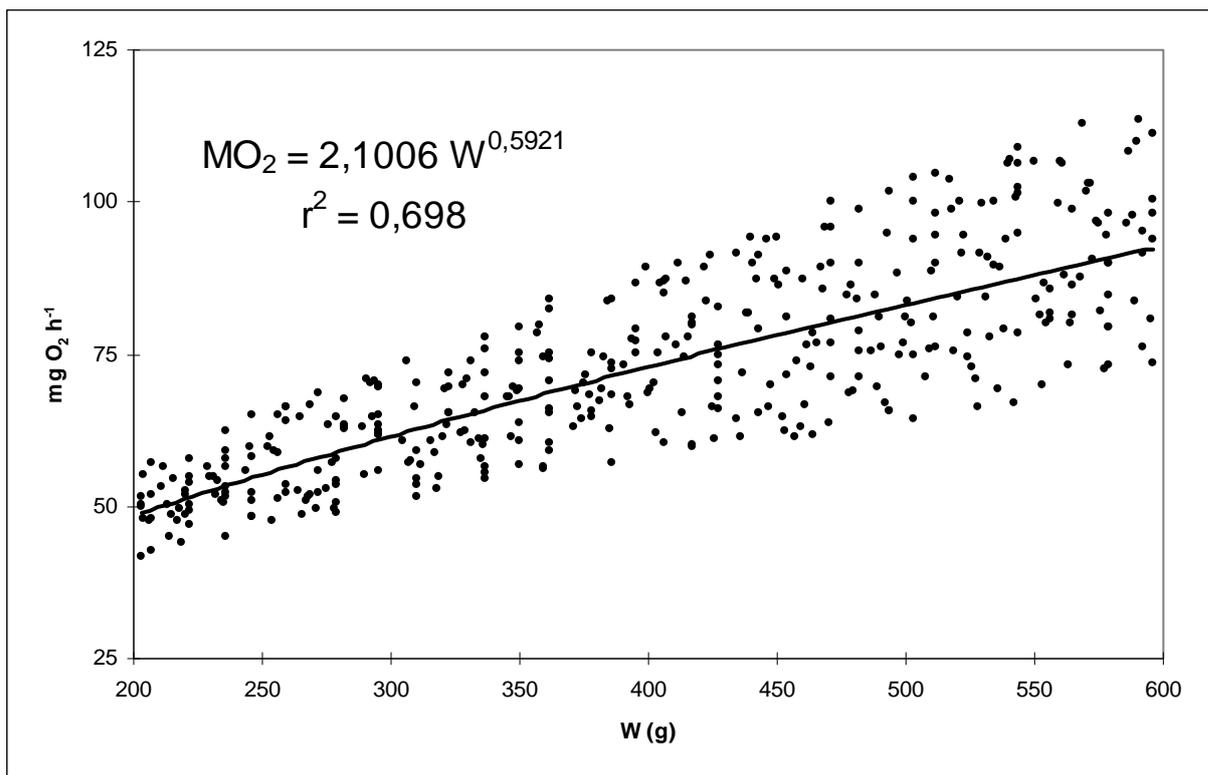


Figura 14. Representación gráfica de los datos de consumo de oxígeno ($mg\ O_2\ h^{-1}$) con respecto al peso W (g) sobre los que se ha representado la línea de ajuste potencial cuya ecuación se indica.

El análisis de los residuos (diferencia en valor absoluto de los valores estimados menos los valores observados), mostró una distribución uniforme alrededor de cero (los datos mostraron homocedasticidad) indicando una estimación bastante ajustada de la relación existente entre el consumo de oxígeno y el peso corporal (ZAR, 1996).

4.2.2.1.4. Discusión

Los valores obtenidos de los parámetros a y b, se encuentran dentro del rango general en peces (véase apartado 1.3.2.1. y Tablas III y IV).

El valor obtenido para el ponderador “a” de 2,1 está por encima de la generalidad de los valores obtenidos en otras especies, siendo la mayoría de ellos inferiores a la unidad (véase Tabla III). Sin embargo, puede observarse que las especies con un hábitat más pelágico, como los escómbridos, tienen valores del ponderador “a” más altos. Cabe destacar que GARCIA-GARCIA *et al.* (1993) obtuvieron un valor de 5,3 en *Seriola dumerili* en reposo (ayunas), aunque no indican cual fue el periodo de ayuno, que quizás pudiera explicar la diferencia. Así mismo la temperatura experimental empleada por estos autores (entre 21 y 26 °C) fue superior a la considerada en el presente experimento. Como se ha puesto de manifiesto en el apartado 1.3.2.1., el ponderador “a” depende del estado metabólico y de la actividad motriz del pez (FRY, 1957; BRETT, 1964; EDWARDS *et al.*, 1971; LUCAS y PRIEDE, 1992; VAN DER LINGEN, 1995) y de la temperatura (MARAIS, 1978; DEGANI *et al.*, 1989).

El bajo valor del coeficiente “b” (véase Tabla IV) de la ecuación $MO_2 = a W^b$ se encuentra sin embargo próximo al valor de 0,51 obtenido por GARCIA-GARCIA *et al.* (1993) en esta misma especie. Estos bajos valores pudieran deberse a que a lo largo del cultivo, la seriola va acumulando grasa, tanto en el músculo como alrededor de las vísceras (TALBOT *et al.*, 2000), que queda reflejada en su peso, pero que obviamente no respira. Así mismo, este bajo valor pudiera deberse a una diferente actividad según el tamaño de los individuos, es decir que las seriolas pequeñas mostrarían una mayor actividad espontánea que las grandes. Un comportamiento de este tipo ha sido puesto de manifiesto en otras especies como *Katsuwonus pelamis* cuya velocidad de natación en rutina es inversamente proporcional a su peso (GOODING *et al.*, 1981). Es de destacar que la mayoría de los estudios realizados sobre el

efecto del peso corporal sobre la tasa metabólica se han realizado en peces inmovilizados o con su capacidad de movimiento muy reducida (respirómetros de pequeño tamaño) por lo que el metabolismo se corresponde con el estándar, o a lo sumo, el considerado de baja rutina. En el presente estudio, si bien los peces se encontraban en estado post absoritivo, podían moverse libremente por el tanque, por lo que el consumo de oxígeno estimado se corresponde con el metabolismo de rutina, tal y como se ha contemplado en el apartado 1.2.6.1.

Hay que tener en cuenta que, cuando los peces se encuentran en reposo y a temperatura constante, el valor de la tasa metabólica es inversamente proporcional al peso individual. Sin embargo, cuando existe un determinado nivel de actividad, la tasa metabólica se torna independiente del peso individual y pasa a depender casi exclusivamente de dicho nivel de actividad (MC LEAN *et al.*, 1993).

BRETT y GROVES (1979) pusieron de manifiesto que es un error muy común en muchos modelos biológicos de producción relacionados con las necesidades energéticas, el incorporar el factor de escala para el peso observado en el caso de la tasa metabólica estándar, lo que es claramente falso en el caso de peces activos en fase de crecimiento.

Contrariamente a lo observado en el presente estudio, en el caso de los salmónidos, los estudios realizados por BRETT (1965) sobre los efectos del tamaño en *Oncorhynchus nerka*, muestran un aumento continuo en el exponente “b” al aumentar los niveles de actividad acercándose y en ocasiones rebasando la unidad (BRETT y GROVES, 1979; SCHMIDT-NIELSEN, 1997). Debido a que los grandes salmones tienen un mayor porcentaje de masa muscular la reducción esperada en la respiración de los tejidos al aumentar el tamaño, se encuentra grandemente compensada por el aumento relativo de los tejidos que trabajan. A diferencia del presente estudio, estos autores estiman el factor de escala sometiendo a peces de distintos tamaños al mismo nivel de actividad, que en ningún caso es espontánea.

A la luz de estos resultados y desde el punto de vista de la acuicultura productiva, *Seriola dumerili* muestra una reducción relativa importante del consumo específico de oxígeno al aumentar de tamaño que se traduce en un menor requerimiento de aporte de agua, en el caso de que sea éste quien provea las necesidades de oxígeno.

4.2.3. Dieta y alimentación

4.2.3.1. Experimento V: FRECUENCIA DE ALIMENTACIÓN

4.2.3.1.1. Introducción

Existe una relación evidente, puesta de manifiesto por numerosos autores (véase apartado 1.3.2.2.2.) entre la frecuencia de alimentación y el metabolismo. Esta relación puede deberse bien a que un aumento de la frecuencia de alimentación produzca un aumento de la ingesta o que, a igualdad de alimento ingerido, la ingestión en varias tomas conlleve un aprovechamiento de la alimentación más eficaz.

Así mismo, el número de tomas en que se distribuye el alimento repercute sobre el perfil diario de consumo de oxígeno, que se caracteriza por una amplitud y una duración que va a depender de un número de factores que incluyen entre otros la cantidad de alimento, su composición y la frecuencia con que se distribuye.

Si bien la alimentación tiene una influencia evidente sobre el perfil diario de consumo de oxígeno, éste no solo se encuentra afectado por este factor sino que varía según otros muchos factores externos que, como el fotoperiodo, la intensidad luminosa, las corrientes, la actividad de los acuicultores, etc.

En este orden de cosas, son numerosos los estudios que se han realizado sobre la existencia de ritmos biológicos que tienen un origen endógeno. Estos factores se ponen de manifiesto cuando se elimina la influencia del factor externo que presuntamente promueve el ritmo.

El presente experimento y los dos que le suceden, pretenden ahondar en el conocimiento sobre las variaciones diarias del consumo de oxígeno de la seriola mediterránea en condiciones de cultivo, con diferentes frecuencias de alimentación.

4.2.3.1.2. Material y Métodos

El presente estudio se realizó a lo largo de los meses de enero a marzo de 1997, sobre la base del diseño general del proyecto CICYT MAR-96: “Estudio de las necesidades nutritivas y de crecimiento de la seriola (*Seriola dumerilii*) utilizando piensos extrusionados”, como se ha descrito en el apartado 3.5.

Las seriolas se capturaron a finales del verano precedente, en una zona cercana y se adaptaron a las condiciones de laboratorio durante un periodo de unos cinco meses previos al comienzo del experimento. Se utilizaron 5 lotes de juveniles de seriola de un peso medio de 308 g (CV% = 19 %) que se ubicaron en tanques tipo C (Figura 7). La biomasa inicial presente en cada tanque fue de alrededor de 4 kilos.

El caudal de agua en los tanques, se reguló de forma manual dos veces al día, justo tras la distribución del alimento, para así alterar lo menos posible el normal comportamiento de los peces. La saturación de oxígeno en los tanques se mantuvo siempre por encima del 70% para que no ejerciera ningún efecto negativo sobre la alimentación (JOBILING 1982a; FURUKAWA *et al.*, 1992; GARCIA-GARCIA, 1994). Al objeto de no alterar la distribución del oxígeno ni la hidrodinámica de los tanques, no se colocó ningún dispositivo de aireación en el interior de los mismos. La temperatura se mantuvo a 19 ± 1 °C por medio de una caldera y a fin de aprovechar las calorías suministradas, parte del agua de cultivo se recirculó a través de un filtro biológico (véase apartado 3.1). La salinidad fue la natural en la zona, alrededor de 36 ‰. El fotoperiodo fue natural (12:12 LO), aunque durante las horas de oscuridad se mantuvo una intensidad luminosa próxima a 1 lux sobre la superficie del agua para permitir la inspección de los tanques.

Según las directrices del citado proyecto, los peces eran alimentados a saciedad tres veces al día (09:00, 13:00 y 17:00 h), alrededor del 1,3 % de la biomasa, con piensos extrusionados experimentales con dos niveles de proteína (45 y 50 % PB) y dos niveles de lípidos (14 y 17 % XE). La composición específica de dichas dietas aparece citada en la Tabla VII, apartado 3.5. Por requerimientos de personal, los fines de semana el suministro de pienso se redujo a dos tomas (09:00, 13:00 h) y los peces se mantuvieron en ayunas los dos días precedentes a los muestreos. Éstos consistieron en medidas mensuales de talla y peso de todos los peces de cada

grupo, como se detalla en el apartado 3.4. Excepto en los momentos en que se distribuyó el alimento y se ajustaron los caudales, la presencia de personal alrededor de los tanques fue mínima, y en cualquier caso, momentánea y aleatoria, por lo que el impacto sobre el experimento no fue significativo.

Se han analizado las variaciones diarias en el consumo de oxígeno de las siguientes frecuencias alimentarias:

- STD : tres tomas diarias (09:00, 13:00 y 17:00 horas) de lunes a viernes
- SAT : dos tomas diarias (09:00 y 13:00) los sábados
- SUN : dos tomas diarias (09:00 y 13:00) los domingos
- FS1 : primer día de ayuno previo a muestreo
- FS2 : segundo día de ayuno previo a muestreo

La diferencia entre el sábado y el domingo radica en el hecho de que la primera alimentación del sábado se produce tras 16 horas de no alimentación (desde las 17:00 horas del viernes) mientras que la primera alimentación del domingo se produce tras 20 horas de no alimentación (desde las 13:00 horas del sábado).

El consumo específico de oxígeno en $\text{mg O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$ se calculó mediante el método de flujo de agua abierto, descrito en el apartado 3.3.2.

Los datos de consumo de oxígeno de cada tanque y día (registro diario) fueron agrupados en periodos de 30 minutos (datos reales). Así mismo, para evitar un enmascaramiento de las posibles variaciones diarias debido a la cantidad y calidad de lo ingerido, los valores de consumo de oxígeno disuelto se restaron de la media diaria (datos transformados). Aquellos registros diarios calificados como erróneos por problemas de variación de caudal o mal funcionamiento del sistema fueron eliminados. Posteriormente se agruparon por tipo de frecuencia alimentaria.

Al objeto de detectar ritmos diarios se ha utilizado el método del Cosinor descrito en el apartado 3.6.3.

4.2.3.1.3. Resultados

Los valores medios de consumo de oxígeno no se vieron significativamente afectados por las frecuencias de alimentación (Tabla XI), aunque se puede observar una tendencia a la reducción en el primer día de ayuno, que se mantiene durante el segundo día. Las diferencias estadísticas se ponen de manifiesto al realizar un análisis de la varianza, agrupando los datos de los lotes alimentados y no alimentados (STD-SAT-SUN versus FS1-FS2), siendo los valores medios de consumo de oxígeno de ambas agrupaciones: 215 ± 74 y 146 ± 39 mg O₂ kg⁻¹ h⁻¹, respectivamente.

La Figura 15 muestra los valores medios diarios del consumo específico de oxígeno (mg O₂ kg⁻¹ h⁻¹) (datos reales) a lo largo del tiempo (en horas), mientras que las variaciones relativas del VO₂ (restadas de sus medias diarias) para las diferentes frecuencias de alimentación (datos transformados), aparecen representados en la Figura 16.

Se observa un aumento del consumo de oxígeno tras la primera alimentación, que en los casos SAT y SUN parece más pronunciado, aunque el test de diferencia de medias (t de Student) no indica que este aumento sea significativo ($p > 0,05$). Las barras de error muy amplias pueden deberse fundamentalmente a una mayor variabilidad del suceso y así mismo a que el número de registros disponible fue sensiblemente inferior al esquema de alimentación durante la semana.

Tras alcanzar un pico máximo, la VO₂ desciende gradualmente hasta alcanzar el nivel de prealimentación. En situación de primer día de ayuno se observa un descenso significativo del consumo de oxígeno hasta alcanzarse un equilibrio que se mantiene en el segundo día de ayuno. En ningún caso se observa un efecto que pueda calificarse como de anticipación al suministro de alimento.

En la Tabla XI y en la Figura 17 aparecen representados los resultados de la aplicación del método del Cosinor (los detalles de este método se encuentran en el apartado 3.6.3.).

La amplitud del consumo de oxígeno fue mayor en los peces alimentados tres veces al día y menor en los peces en ayunas. Puede observarse que las acrofases de cada una de los

grupos son significativamente diferentes excepto en el caso de FS1 y FS2 en que se produce el solapamiento de las áreas de confianza (Figura 17). Tanto en FS1 como en FS2, el método denota la existencia de un ritmo diario significativo aunque el porcentaje de la varianza explicada es mucho menor que en los otros casos (Tabla XI).

Cabe destacar que la duración del efecto de la alimentación se ve claramente influenciada por el momento en que se suministra la última toma. En el caso STD, el pico de máximo consumo se produce alrededor de las 00:00 horas, 7 horas después de la última toma (suministrada a las 17:00 horas). En los casos SAT y SUN, alrededor de las 18:00 horas, 5 horas después de la última toma (suministrada a las 13:00 horas).

Tabla XI.- Tasas medias de consumo específico de oxígeno (VO_2) para las diferentes frecuencias de alimentación consideradas ($mg\ O_2\ kg^{-1}\ h^{-1} \pm EE$) y parámetros del método del Cosinor. STD: tres comidas diarias (09:00, 13:00 y 17:00 horas) de lunes a viernes. SAT: dos comidas al día (09:00 y 13:00 h) los sábados. SUN: dos comidas al día (09:00 y 13:00 h) los domingos. FS1: primer día de ayuno previo al muestreo. FS2: segundo día de ayuno previo al muestreo. n es el número de días promediados en cada frecuencia de alimentación. Los límites fiduciales de las amplitudes y de las acrofases son para un nivel de confianza del 95%.

	n	VO_2	Amplitud	Límites fiduciales		Acrofase	Límites fiduciales		%V
STD	58	219 ± 78	29,2	27,1	31,4	23:52	23:33	00:07	94,5
SAT	15	204 ± 66	23,1	19,9	26,3	17:24	16:50	17:56	82,3
SUN	14	213 ± 63	23,3	20,1	26,4	19:46	19:14	20:18	83,0
FS1	15	152 ± 36	10,8	6,0	15,5	10:31	08:28	12:33	31,9
FS2	10	137 ± 44	4,2	1,7	6,7	6:11	03:01	9:22	20,0

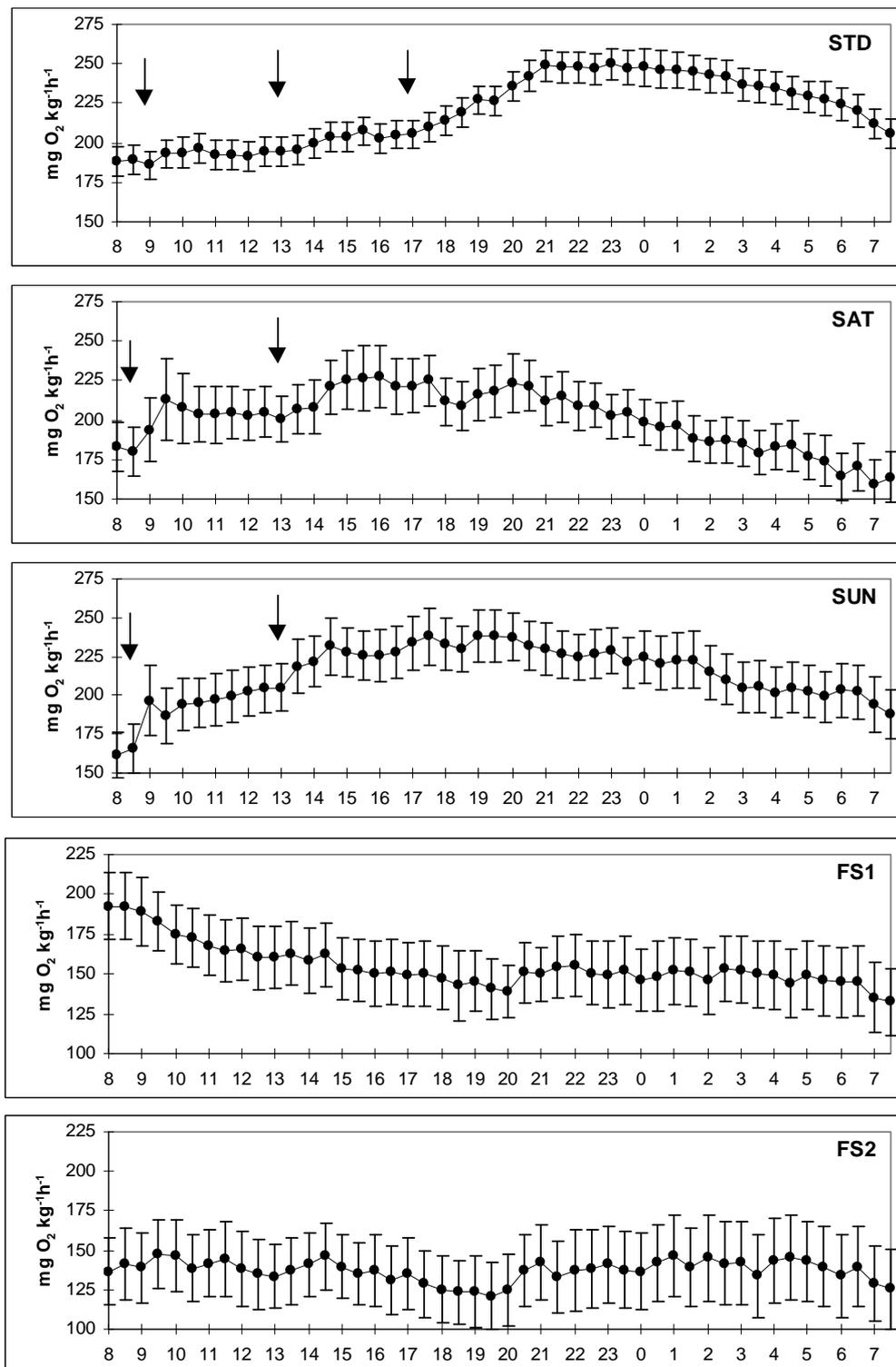


Figura 15. Variaciones diarias de la tasa específica de consumo de oxígeno, VO_2 ($\text{mg O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1} \pm \text{EE}$) de la seriola mediterránea por las diferentes frecuencias de alimentación (datos reales). Las flechas indican los momentos en los que se distribuyó el alimento.

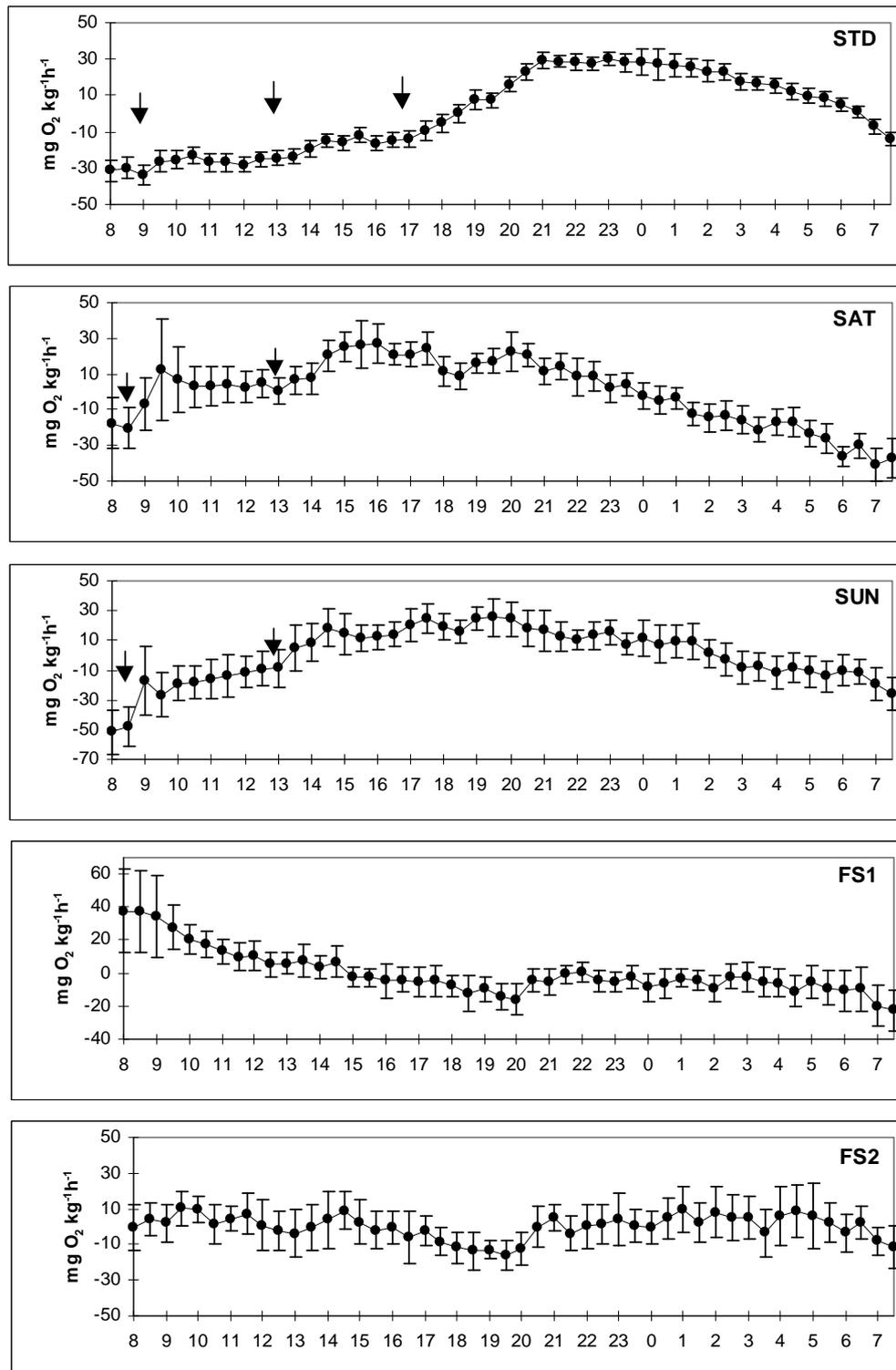


Figura 16. Variaciones diarias de la tasa específica de consumo de oxígeno, VO_2 ($\text{mg O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1} \pm \text{EE}$) con valores restados de la media diaria (datos transformados).

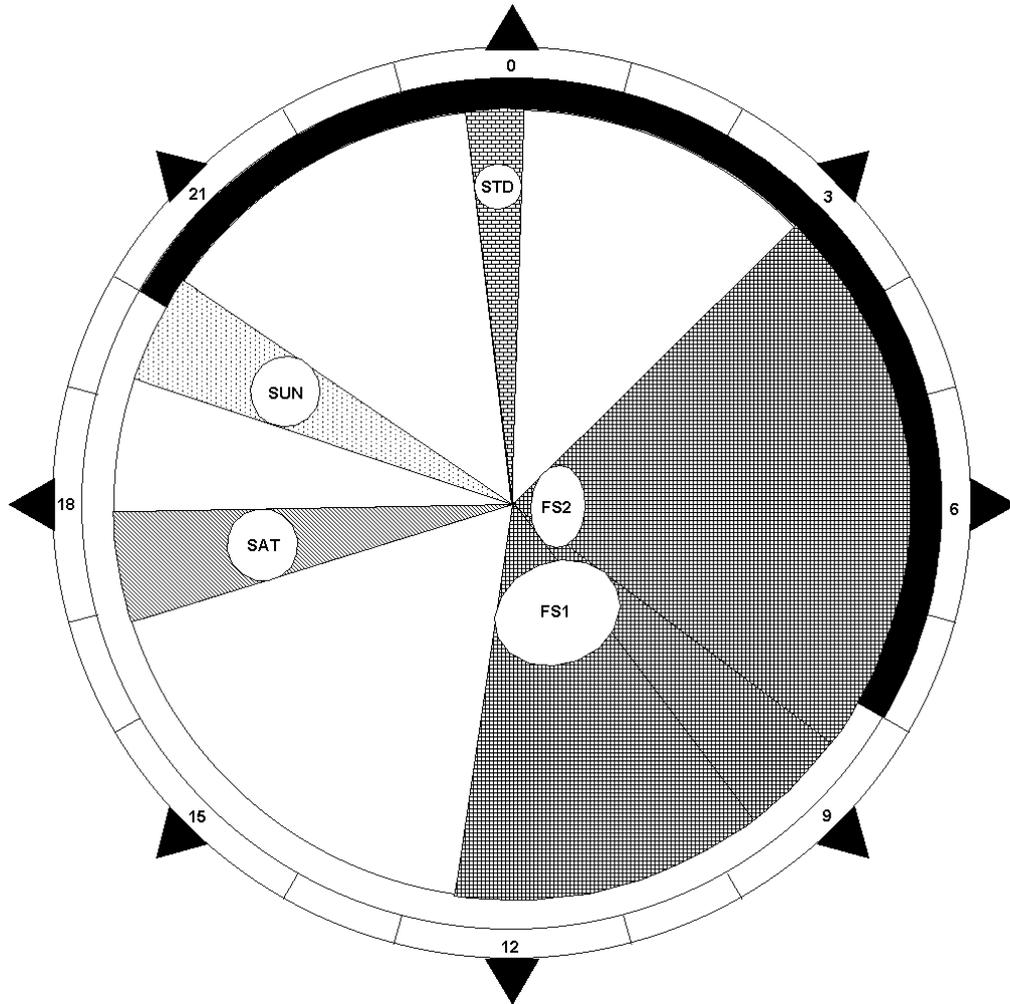


Figura 17. Representación de los parámetros del método del Cosinor del VO_2 , en las diferentes frecuencias de alimentación. El anillo concéntrico exterior indica el momento del día (24 horas). El anillo concéntrico interior muestra el fotoperiodo. Las elipses de error representan las áreas de confianza al 95% para cada frecuencia de alimentación. La distancia entre los centros del reloj y de cada elipse se corresponde con la amplitud. El intervalo de confianza (95%) de la acrofase viene representado por la proyección de cada elipse sobre el anillo concéntrico exterior. Dado que ninguna elipse contiene al centro del reloj, el método indica la presencia de ritmos significativos ($p < 0,05$) en todos los casos. Es importante poner de manifiesto que las proyecciones de las elipses de error de FS1 y FS2 sobre el anillo concéntrico exterior se solapan, por lo que sus acrofases no son significativamente diferentes ($p > 0,05$).

4.2.3.1.4. Discusión

Las variaciones diarias de consumo de oxígeno obtenidas en el presente experimento coinciden con los perfiles mencionados en otros estudios llevados a cabo en diferentes especies y que se caracterizan por uno o varios aumentos de consumo de oxígeno tras la alimentación (HAMADA y MAEDA, 1983; GUINEA y FERNANDEZ, 1991; LEMARIE *et al.*, 1992; FURUKAWA *et al.*, 1992; RUEDA *et al.*, 1995, 2001). Este efecto particular, la Acción Dinámica Específica, como ya se ha descrito es un fenómeno que se ha relacionado generalmente con el gasto energético debido a los procesos de digestión y absorción del alimento, a los mecanismos de retención y absorción, y en particular, a la actividad muscular del sistema digestivo, a la formación y liberación de enzimas digestivos, a la asimilación de los productos de la digestión (CARTER y BRAFIELD, 1992) y a los efectos post-absortivos (JOBLING 1983c).

En este experimento, el máximo VO_2 alcanzado, de alrededor de $250 \text{ mg O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$ en la frecuencia de alimentación STD supone un aumento de 1,3 veces (30 %) respecto del mínimo VO_2 de antes de la alimentación (alrededor de $190 \text{ mg O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$). Este resultado difiere de los valores obtenidos por SAKAGUCHI y YANAGI (1990) y FURUKAWA *et al.* (1992), que mostraron un aumento aproximado de tres veces. Esta diferencia puede explicarse por el hecho de las diferentes temperaturas empleadas en los experimentos, alrededor de $19 \text{ }^\circ\text{C}$ en este experimento frente a alrededor de $24 \text{ }^\circ\text{C}$ en los experimentos de SAKAGUCHI y YANAGI (1990) y FURUKAWA *et al.* (1992).

El número de comidas (dos o tres al día) no afectó significativamente al VO_2 , aunque existe una diferencia significativa entre las amplitudes de STD y SAT-SUN (29 y $23 \text{ mg O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$ respectivamente), lo que concuerda con lo observado por GUINEA y FERNANDEZ (1997) en su estudio con la dorada, *Sparus aurata*. Este resultado puede ser de gran ayuda para determinar un sistema de alimentación práctico en acuicultura.

De acuerdo con los datos obtenidos en el presente experimento, parece deducirse que existe una relación entre el momento en que se suministra la última toma de alimento y el momento en que se produce el pico máximo de consumo de oxígeno. Normalmente este pico se

presenta alrededor de la medianoche en los peces alimentados por última vez a las 17:00 h, o durante la tarde, en los peces alimentados por última vez a las 13:00 h. Sin embargo, el retorno hacia los niveles de antes de la alimentación comienza unas siete horas después de la alimentación, independientemente del número de tomas considerado, tres al día (STD) o dos al día (SAT y SUN). Esto concuerda con lo observado por FURUKAWA *et al.* (1992), que ponen de manifiesto que el VO_2 en la seriola japonesa comienza a reducirse entre 6 y 7 horas tras la alimentación.

En algunos estudios realizados con salmónidos, ciprínidos, y varias especies de peces marinos, se ha puesto de manifiesto la existencia de un efecto de anticipación del aumento del consumo de oxígeno frente a la alimentación (MUIR y NIIMI 1971; BRETT y ZALA 1975; HAMADA y MAEDA, 1983; MAXIME *et al.*, 1989; GUINEA y FERNANDEZ, 1991; KINDSCHI y KOPY, 1994; GARCIA-GARCIA, 1994; RUEDA *et al.*, 1995). En contraste, este efecto no ha sido observado en otros experimentos llevados a cabo con truchas arco iris, *Onchorhynchus mykiss*, en agua de mar (MOLLER y DAHL-MADSEN, 1986) en la seriola japonesa (FURUKAWA *et al.*, 1992), lo que concuerda con lo observado en el presente experimento.

La existencia de un ritmo diario significativo, que el análisis del Cosinor pone de manifiesto tanto en el primero (FS1) como en el segundo día de ayuno (FS2), pudiera apuntar la existencia de un ritmo circadiano en las tasas de consumo de oxígeno, que ya ha sido detectado en peces por diferentes autores como MARAIS (1978) y SHEKK (1986) en mújoles, aunque para obtener conclusiones a este respecto, los experimentos deben realizarse con ayunos más prolongados y en ausencia de variación de posibles encarriladores externos como la luz (SANCHEZ-VAZQUEZ *et al.*, 1997). En cualquier caso, este ritmo observado en situación de ayuno (FS1 y FS2), no concuerda en absoluto con el ritmo diario mostrado en situación de alimentación (STD, SAT y SUN), como puede observarse en la Figura 17, en desacuerdo con lo constatado por otros autores.

Según REQUENA *et al.* (1997) cuando las doradas ayunan durante dos días, aparece un aumento del consumo durante la fase luminosa semejante al día en que son alimentados, observándose el mismo perfil aunque con menores valores. El ritmo diario observado en

Anarhicas lupus no alimentados fue del mismo tipo pero con valores máximos menores (STEINARSSON y MOKSNESS, 1996). También los peces en ayunas muestran un ritmo típico diario de excreción amoniaca paralelo al de los peces alimentados, aunque la tasa de excreción es de sólo entre el 20 – 40 % de la tasa de alto nivel de alimentación (CLARK *et al.*, 1985).

De los resultados obtenidos parece desprenderse que el consumo de oxígeno diario de los juveniles de seriola es independiente de si el alimento se suministra en una o dos tomas, aunque es menor en los peces en ayunas, y el pico máximo de consumo se presenta en los peces alimentados tres veces al día.

La vuelta a los niveles de prealimentación se produce alrededor de siete horas después de la última toma de alimento. Así mismo se ha observado la existencia de un ritmo diario de consumo de oxígeno en los peces en ayunas, que será estudiado posteriormente.

4.2.3.1.5. Experimento VI: DISTRIBUCIÓN CONTINUA

4.2.3.1.5.1. Introducción

Varios son los autores (véase apartado 1.3.2.2.2. de la Introducción General) que han abordado el estudio de relación que existe entre la frecuencia de alimentación y ciertos parámetros de cultivo como la tasa de conversión alimentaria, el aprovechamiento de la proteína o el crecimiento. Esta relación puede deberse bien a que un aumento de la frecuencia de alimentación produzca un aumento en la ingesta, o que, a igualdad de alimento ingerido, la ingestión más o menos pausada conlleve un aprovechamiento distinto del mismo.

Así mismo, la frecuencia de alimentación ejerce un efecto sobre las relaciones sociales existentes en un grupo de peces confinados. En muchas especies existen comportamientos jerárquicos que regulan la toma de alimento. Por regla general, los individuos dominantes comen primero hasta la saciedad, no pudiendo alimentarse los dominados hasta ese momento. Los índices de eficiencia alimentaria aumentan con la automatización de la alimentación. Así mismo la variación de tallas disminuye cuando se usa la automatización ya que pueden utilizarse frecuencias de alimentación muy altas. Esto afecta a las jerarquías sociales de los peces dentro de un grupo.

Desde el punto de vista de la acuicultura productiva, la decisión sobre el número de tomas diarias de alimento que debe suministrarse a un lote de peces en cultivo debe tomarse a la luz de estos factores. Si el alimento se suministra a mano, el aumento de la frecuencia alimentaria lleva aparejado un aumento del gasto de la mano de obra. Si la distribución es automática, el aumento de la frecuencia puede necesitar de aparatos más sofisticados y por tanto más costosos tanto desde el punto de vista de su adquisición, como desde el punto de vista de la energía necesaria para su funcionamiento. Las ventajas de la automatización se asocian principalmente con un nuevo régimen alimentario y con una mayor y precisa determinación del consumo diario de energía en condiciones variables.

Este trabajo pretende observar la relación que, sobre el crecimiento y el consumo de oxígeno existe, entre una estrategia de alimentación continua, como paradigma de una elevada

frecuencia de distribución de alimento, y una distribución en dos tomas, como frecuencia mínima que garantice que la disponibilidad de alimento no constituya un factor limitante, que pudiera serlo en el caso de suministrar una sola toma.

4.2.3.1.5.2. Material y Métodos

El experimento se realizó en los meses de Abril y Mayo de 2001. Se utilizaron cuatro grupos de seis peces cada uno, con un peso medio de alrededor de 600 g ubicados en tanques tipo C (véase apartado 3.1, Figura 7).

Los peces fueron seleccionados al azar de entre un grupo de seriolas capturadas en el mar y habituadas a la cautividad durante los 5 meses previos al inicio del experimento. Una marca electrónica bajo la piel (Indexel®) permitió identificar a los peces de forma individual.

La temperatura se mantuvo en $20 \pm 1^\circ\text{C}$ por medio de una caldera. La salinidad permaneció en torno a 36 ‰. El fotoperiodo fue el natural del periodo experimental (14L:10O).

La alimentación consistió en piensos comerciales (Trouw Europa 22, 7 mm), cuya composición aparece reflejada en la Tabla VII. Dos de los tanques recibieron alimentación de forma continuada por medio de alimentadores automáticos de banda (ABF). Todos los días (a las 9 horas de la mañana), los alimentadores a banda se llenaron con 100 g de pienso, que fueron cayendo a los tanques durante las 12 horas siguientes. Estos 100 g supusieron un consenso entre el suministro de una cantidad de alimento en exceso, pero suficientemente baja para evitar que la acumulación de parte del alimento no ingerido alterara de forma significativa la calidad del agua de cultivo.

Los peces que ocupaban los otros dos tanques fueron alimentados a mano (HAND), dos veces al día (09:00 y 16:00), a saciedad. Así se garantizó que la disponibilidad de alimento no constituyera un factor limitante, que pudiera haberlo sido en el caso de suministrar una sola toma. Diariamente se cuantificó la ingesta aparente de los tanques alimentados a mano. La ingesta de los peces ubicados en los tanques alimentados automáticamente no pudo ser cuantificada.

Para la medida del consumo específico de oxígeno VO_2 se utilizó un tanque control, de similares características pero sin peces, según el método de medida de flujo de agua abierto, descrito en el apartado 3.3.2.

4.2.3.1.5.3. Resultados

En la Figura 18 aparece representado el crecimiento en peso de los peces (medias \pm SD), a lo largo del experimento. El análisis de la covarianza sobre los datos no muestra la existencia de diferencias significativas entre los tratamientos. La tasas de crecimiento específico (SGR) a lo largo del experimento fueron de $0,50 \pm 0,13$ y $0,53 \pm 0,13$ (medias \pm SD, $n = 6$, ABF y HAND respectivamente)

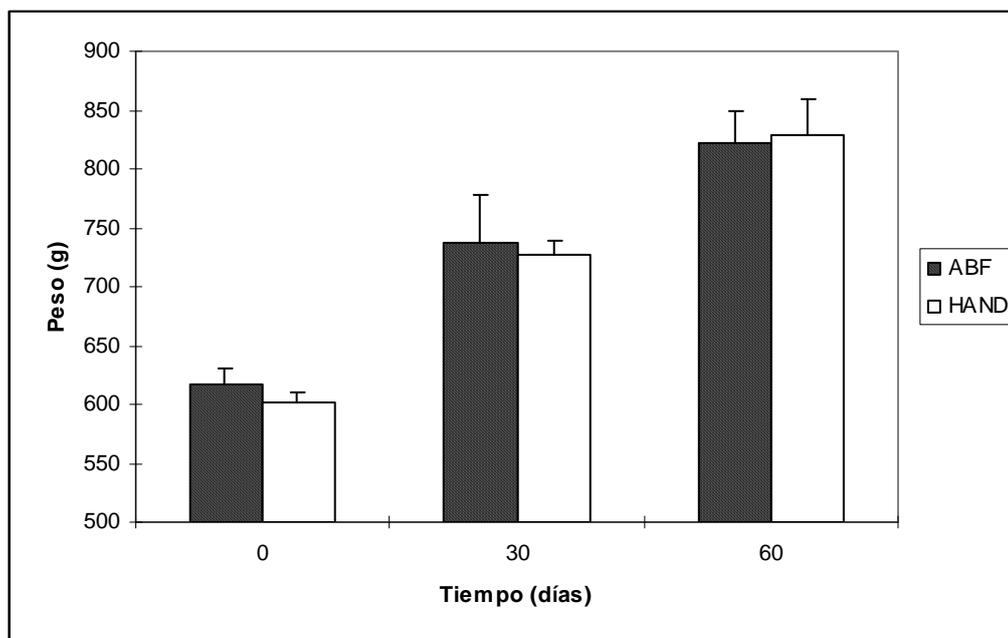


Figura 18. Evolución del crecimiento en peso a lo largo del experimento. Las barras de error representan la desviación estándar de las medias ($n = 2$).

La tasa media diaria de alimentación en los tanques alimentados a mano estuvo en torno al 1,6% de la biomasa con una tasa de conversión alimentaria de 2,86, La ingesta de los lotes alimentados automáticamente no pudo controlarse.

En la Figura 19 se han representado los perfiles de consumo medio de oxígeno diario para ambos tratamientos. Los puntos se corresponden con las medias diarias ($n = 58$) de los valores instantáneos de consumo de oxígeno agrupados en intervalos de 30 minutos, acotadas por su error estándar.

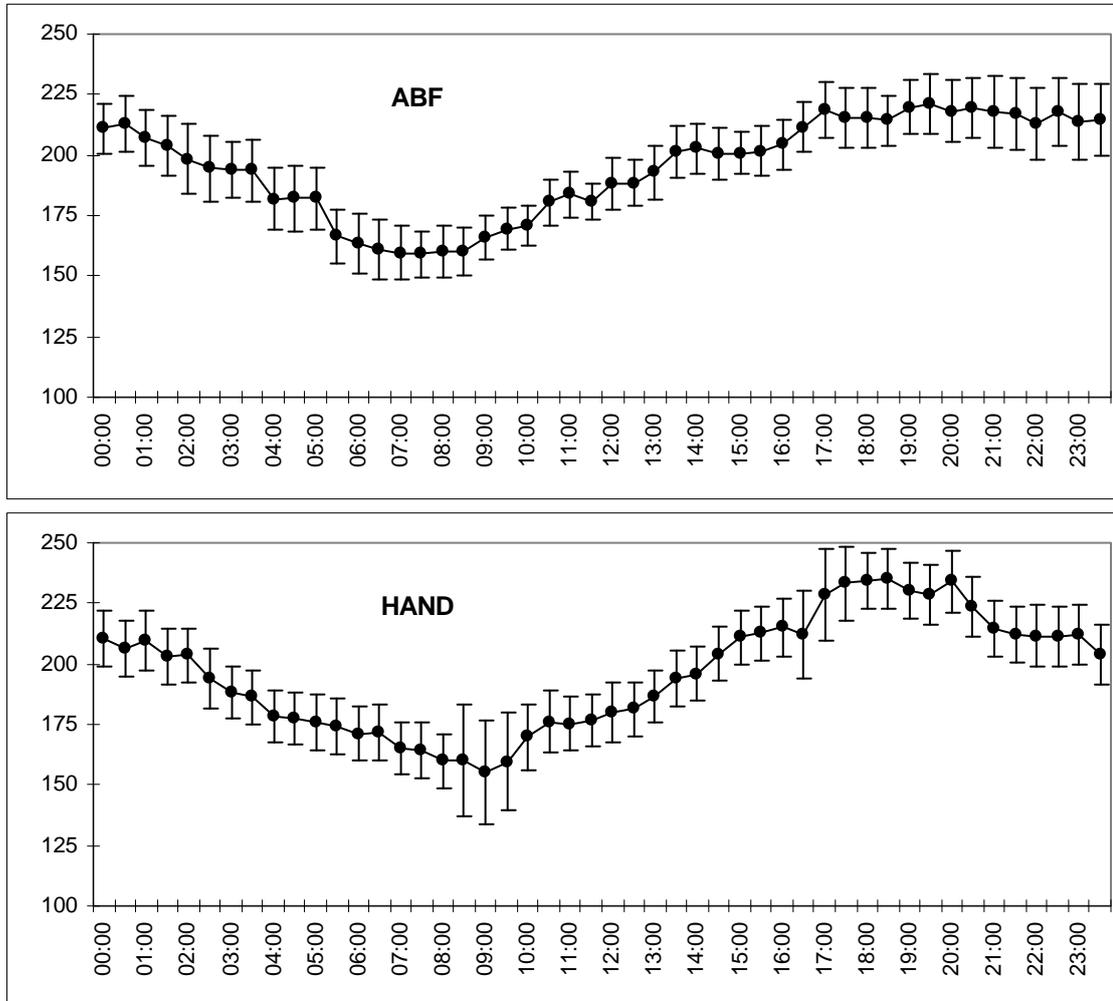


Figura 19. Perfiles de consumo medio de oxígeno diario ($\text{mg O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1} \pm \text{EE}$) para ambos tratamientos. Los puntos se corresponden con las medias diarias ($n = 58$) de los valores instantáneos de consumo de oxígeno agrupados en intervalos de 30 minutos

A simple vista se observa que el perfil correspondiente a la alimentación con alimentadores a banda (ABF) es más homogéneo que el correspondiente a la alimentación a mano (HAND), en donde puede observarse un incremento más brusco del consumo de oxígeno en el suministro de la primera alimentación (9 horas) y un segundo incremento, mucho menos

pronunciado tras el suministro de la segunda toma (a las 16 horas). Estas apreciaciones son puestas de manifiesto, de forma significativa por el análisis del Cosinor (HALBERG *et al.*, 1967), cuyos parámetros aparecen representados en la Tabla XII. Observando los límites fiduciales, se pone de manifiesto que tanto las amplitudes como las acrofases son significativamente diferentes ($p < 0,05$). Las tasas específicas medias de consumo de oxígeno (VO_2) en cada tratamiento fueron muy similares, 195 y 193 $mg\ O_2\ kg^{-1}\ h^{-1}$, pero la amplitud fue superior en los peces alimentados a mano.

Tabla XII.- Tasas medias de consumo de oxígeno (VO_2) para cada tratamiento ($mg\ O_2\ kg^{-1}\ h^{-1} \pm EE$) y parámetros del método del Cosinor (véase apartado 3.6.3.). n es el número de días promediado en cada tratamiento. Los límites fiduciales son para un nivel de confianza del 95%.

Frecuencia	n	VO_2 ($mg\ kg^{-1}\ h^{-1}$)	Amplitud ($mg\ kg^{-1}\ h^{-1}$)	Límites fiduciales ($mg\ kg^{-1}\ h^{-1}$)	Acrofase (horas:minutos)	Límites fiduciales (horas:minutos)	Variación Explicada (%)
ABF	58	195 \pm 12	27,5	25,2 – 29,7	19:59	19:41 – 20:19	93,1
HAND	58	193 \pm 13	34,3	32,2 – 36,4	19:16	19:02 – 19:31	96,1

4.2.3.1.5.4. Discusión

Los resultados de crecimiento obtenidos no muestran la existencia de diferencias significativas entre la alimentación con dos tomas al día (HAND), y la alimentación continua (ABF).

Varios autores han obtenidos resultados concordantes, siempre y cuando la frecuencia de distribución de alimento no haya supuesto un nivel de ingesta diferente. A este respecto TALBOT *et al.* (1999) ponen de manifiesto, a la luz de un buen número de estudios que han investigado el efecto de diferentes regímenes alimenticios sobre el crecimiento y la conversión alimentaria, que la cantidad de alimento ingerido es más importante en la producción de peces que el régimen alimenticio *per se*. Generalmente, un largo periodo con varias tomas durante el día, régimen característico de las modernas granjas de salmones, produce unos niveles relativamente constantes de metabolismo y excreción (BERGHEIM *et al.*, 1991).

GRAYTON y BEAMISH (1977) observaron en la trucha arco iris (*Oncorhynchus mykiss*) que ni la tasa específica de crecimiento ni los niveles de humedad, lípidos o proteínas se vieron afectados significativamente por las diferencias en la frecuencia alimentaria (desde una toma cada dos días hasta seis tomas diarias). Únicamente constatan que el mayor nivel de ingesta de los animales alimentados con mayor frecuencia se tradujo en un aumento de la grasa corporal. JUELL *et al.* (1994) no observaron diferencias en los pesos medios finales de salmones atlánticos alimentados con raciones iguales (restringidas) distribuidas en dos veces al día, o cada minuto, entre las 08:30 y las 15:00 h al igual que BERGHEIM *et al.* (1993) alimentando lotes de forma continua (170 a 250 tomas al día), siempre con raciones iguales. De la misma manera, THOMASSEN y FJAERA (1996) al aumentar la frecuencia de alimentación de post smolts de salmón atlántico hasta 80 veces al día, manteniendo fija la ración diaria, no observaron ninguna mejora de la tasa de crecimiento.

Como se ha citado, no sólo la frecuencia de distribución del alimento puede afectar a la cantidad ingerida por el conjunto de peces de un cierto lote, sino que la ingesta puede ser realizada de una forma discriminante, si en el lote existen relaciones sociales jerárquicas. Estas han sido puestas de manifiesto en la seriola japonesa por varios autores (SAKAKURA y TSUKAMOTO 1997, 1998a,b; TALBOT *et al.* 1999). Estas relaciones motivan normalmente el que los peces sumisos no pueden comer hasta que los dominantes se han saciado. Además, la sumisión produce un estrés que conlleva una desventaja metabólica (ABBOTT y DILL, 1989). La distribución a saciedad del alimento evita, en este caso de jerarquía, que exista una relación entre las relaciones sociales y la ingesta de alimento. JOBLING (1983a) muestra que los efectos de la jerarquía en un lote de *Salvelinus alpinus* se ven aumentados a medida que el acceso a la comida es más restringido reduciendo mucho la frecuencia de alimentación, pero que en esta especie, cuando se alimenta a saciedad esos efectos no pueden ser atribuidos a la competencia directa por el alimento. Dado que la posición jerárquica de cada pez se encuentra fuertemente influenciada por su tamaño inicial (PASPATIS y BOUJARD, 1996), éste fue muy similar en los peces utilizados en el presente estudio por lo que puede descartarse la existencia de relaciones sociales jerárquicas. El aumento del número de tomas, aunque permanezca constante la cantidad global de alimento, incrementa así mismo las posibilidades de los peces pequeños de hacerse con algo de comida. Sin embargo el hecho de que los peces pequeños vean mejorado su crecimiento puede no verse reflejado de forma global en el crecimiento medio de todos los peces.

A este respecto, RUOHONEN (1986) cita un aumento del crecimiento y una reducción en la variación de tallas en alevines de salmón atlántico al aumentar la frecuencia de alimentación hasta 60 veces al día. Por su parte, WATANABE *et al.* (1998, 1999, 2001) alimentaron a saciedad seriolas japonesas de alrededor de 500 g de peso, y doradas japonesas, 5, 3, 2 y 1 vez a la semana. Los mejores resultados los obtuvieron con 3 veces a la semana en ambas especies, aunque no fueron muy diferentes de los obtenidos con 5 y con 2. Es de destacar que hubo una relación directa del número de tomas semanales y la ingesta semanal, por lo que resulta muy difícil discernir si los efectos positivos se deben a la frecuencia alimentaria o son consecuencia del aumento de la ingesta alimentaria. En cualquier caso, estas frecuencias son claramente inferiores a las utilizadas en este experimento. Esto indicaría que, una vez que estas especies cubren sus necesidades alimentarias con una determinada ración, ésta puede distribuirse en cuantas tomas se desee, sin que el metabolismo se vea afectado. A este respecto BEAMISH y MC MAHON (1988) observaron en *Stizostedion vitreum*, que el consumo de oxígeno máximo fue independiente de la frecuencia de alimentación siempre y cuando, esta no afectara a la ingesta, ya que sí existía una correlación positiva entre el consumo máximo de oxígeno y la cantidad de alimento ingerido. Incluso en otro estudio llevado a cabo con el pez espinoso antártico *Harpagifer antarcticus*, BOYCE y CLARKE (1997) afirman que el coste energético absoluto de procesar una comida es claramente independiente del tamaño de comida.

En lo que respecta a la amplitud del efecto, GUINEA y FERNANDEZ (1997) no encontraron diferencias significativas entre doradas alimentadas una o dos veces al día con la misma ración diaria, en las tasas de consumo de oxígeno o para la proporción de la energía alimenticia consumida como SDA aparente. En nuestro estudio, la amplitud del efecto de la alimentación, es significativamente menor al alimentar de forma continua. Este resultado ha sido así mismo constatado por YAGER y SUMMERFELT (1993) en *Stizostedion vitreum*, en el que, como en nuestro caso, las tasas medias diarias de consumo de oxígeno no se vieron afectadas significativamente por la frecuencia de alimentación de 2, 3 y 15 veces al día. Sin embargo, la varianza del consumo de oxígeno se vio significativamente afectada por la frecuencia de alimentación siendo menor cuando se incrementa el número de tomas diarias de 2 a 15. Desde el punto de vista de la acuicultura productiva, la estrategia de la alimentación continua sería más recomendable desde el punto de vista de los requerimientos hídricos puntuales de una unidad de cultivo, cuando el oxígeno es aportado exclusivamente por el agua.

4.2.3.1.6. Experimento VII: AYUNO

4.2.3.1.6.1. Introducción

Como se ha citado en la Introducción General (apartado 1.3.2.2.3.), el ayuno no es una situación deseable en un cultivo productivo aunque no por ello resulta inevitable. La situación de ayuno prolongado puede producirse de forma voluntaria o involuntaria.

El alimento deja de suministrarse voluntariamente cuando va a realizarse algún tipo de manipulación sobre los peces, como en el caso de realizar muestreos o tratamientos profilácticos ya que la condición de ayuno reduce las necesidades de oxígeno y de renovación de agua.

El ayuno involuntario se produce cuando existen condiciones adversas que impiden la alimentación o recomiendan no distribuirla. En los cultivos en jaulas flotantes, sucede en ocasiones que las condiciones adversas del mar impiden el acceso a las instalaciones durante prolongados lapsos de tiempo, por lo que si la distribución del alimento no es automática, no se produce. De igual modo, la alimentación está desaconsejada en todas aquellas situaciones en las que se vea comprometido el normal desarrollo de los cultivos, como cuando la calidad del agua se ve alterada de forma accidental, con presencia de sólidos en suspensión, debidos por ejemplo, a aportes terrígenos, sustancias nocivas o en situaciones de hipoxia, como las que producen las mareas rojas.

El presente experimento pretende estudiar el consumo de oxígeno de juveniles de seriola mediterránea, en una situación de un ayuno moderado (9 días) que represente una situación como las anteriormente citadas.

4.2.3.1.6.2. Material y Métodos

El experimento se realizó durante el mes de agosto de 1999. La temperatura, la salinidad y el fotoperiodo fueron los naturales (entre 26,0 °C y 27,6 °C, alrededor de 36 ‰ y cerca de 14L/100, respectivamente). Se utilizaron 3 lotes de 12 seriolas (PM = 751 g; CV%= 18,9%)

ubicados en tanques tipo C (véase apartado 3.1, Figura 7) a los que accedía un caudal de agua regulado para mantener la concentración de oxígeno por encima del 70% de saturación.

Los peces se encontraban adaptados a la alimentación inerte, que era distribuida en 3 tomas diarias (09:00, 13:00 y 19:00 horas), a saciedad, según lo descrito en el apartado 3.4. La alimentación se detuvo y se mantuvo a los peces en ayunas durante 9 días, tras los cuales se retomó el protocolo de alimentación.

En cada uno de los tanques, se dispuso una sonda de medida de oxígeno disuelto OXYGUARD 420 como aparece descrito en los apartados 3.1. y 3.2. El sistema se conectó a un ordenador, almacenando los datos cada 5 minutos. El consumo específico de oxígeno se estimó mediante el método de flujo de agua abierto descrito en el apartado 3.3.2. Posteriormente se obtuvo la media diaria del consumo específico de oxígeno de cada uno de los tres lotes.

Al objeto de observar los ritmos diarios de consumo de oxígeno de forma independiente al caudal, al contenido en oxígeno disuelto en el agua de entrada y a la biomasa presente en el tanque (supuestos todos constantes a lo largo de 24 horas), las diferencias entre las concentraciones de oxígeno del tanque control y las de los tanques de prueba, se normalizaron (se restaron de su media y se dividieron por su desviación típica, en periodos de 24 horas). Posteriormente se promediaron los valores de los tres lotes.

4.2.3.1.6.3. Resultados

Las medias de consumo específico de oxígeno de los 3 tanques, acotadas por sus errores estándar ($n=3$), aparecen representadas en la Figura 20. Es de destacar la caída significativa del consumo al cesar la alimentación, y su recuperación inmediata al restablecerlo. Así mismo puede observarse que se alcanza una cierta estabilidad en el consumo alrededor de $250 \text{ mg O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$, a partir del quinto día de ayuno. El incremento desde este suelo de $250 \text{ mg O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$, hasta el consumo medio en condiciones de alimentación, en torno a los $400 \text{ mg O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$, achacable a la SDA, se sitúa en torno al 60%.

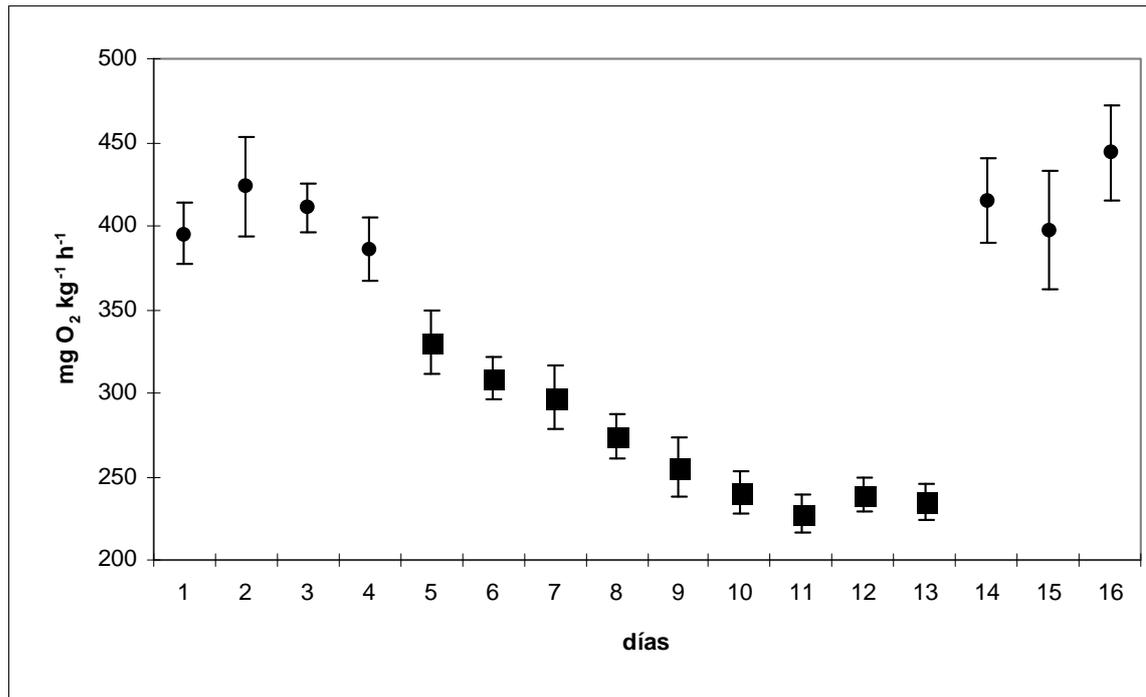


Figura 20. Representación gráfica de las medias diarias de consumo específico de oxígeno, acotadas por sus errores estándar ($n = 3$), a lo largo del experimento. Los puntos corresponden a los días en que se alimentó mientras que los cuadrados corresponden a los días en los que no se suministró alimento.

En la Figura 21 se han representado las acrofases de los ritmos diarios de consumo de oxígeno, en forma de actograma, acotadas por sus límites fiduciales ($p < 0,05$). Las barras lisas corresponden a los días en los que se alimentó, y las punteadas a los días de ayuno.

Los valores normalizados de consumo de oxígeno en situación de alimentación y ayuno, así como el ajuste a una función coseno (MADRID *et al.*, 1993), se presentan en la Figura 22, calculando los parámetros (véase apartado 3.6.3) con el método del Cosinor (HALBERG *et al.*, 1967) con ayuda del programa informático “COSINOR” (©Panlab, Barcelona).

4.2.3.1.6.4. Discusión

Son numerosos los trabajos que han puesto de manifiesto la reducción del consumo de oxígeno que se observa al cesar la alimentación en periodos de tiempo relativamente prolongados. BEAMISH (1964) puso de manifiesto que el consumo de oxígeno estándar de

Salvelinus fontinalis y *Catostomus commersoni*, decrece rápidamente hasta un mínimo en dos o tres días, tras los cuales permanece aproximadamente constante. Esto sugiere que la reducción en el consumo de oxígeno refleja una reducción en las necesidades de oxígeno debidas a la asimilación del alimento, mientras que la reducción continua a menudo citada en la bibliografía refleja adicionalmente, una reducción gradual de la actividad espontánea, parámetro éste que no ha sido valorado en el presente experimento. Esta disminución de la actividad se presenta claramente en grandes nadadores como *Katsuwonus pelamis*, *Euthynnus affinis* y *Tunnus albacares* en los que las pérdidas de energía son alrededor de dos veces mayores que en otros peces en ayunas, en condiciones equivalentes (BOGGS y KITCHELL, 1991), pero no parece ser el caso de la seriola, que muestra un nivel de actividad muy bajo en los tanques de cultivo.

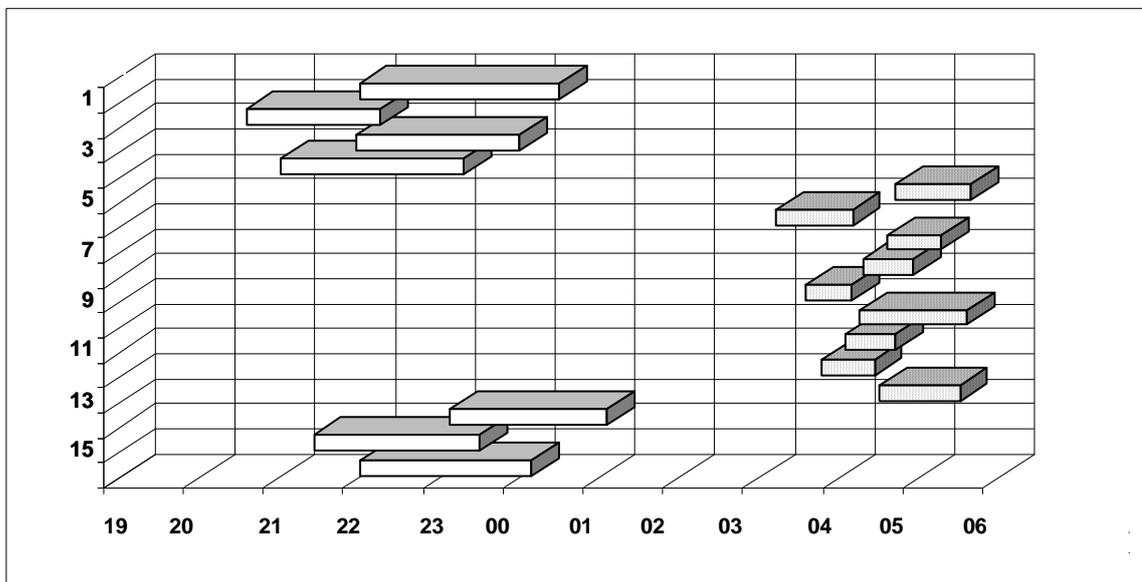


Figura 21. Actograma que representa las acrofases de los ritmos diarios de consumo de oxígeno, acotadas por sus límites fiduciales ($p < 0.05$). Las barras lisas se corresponden con los días en los que se alimentó, y las punteadas a los que no se distribuyó alimento.

Como contraposición al alcance de la estabilidad del metabolismo en dos o tres días, el consumo de oxígeno de rutina de *Pomadasys commersonni*, durante el ayuno, se estabilizó 5 días después de detener la alimentación (DU PREEZ *et al.*, 1986a). Así mismo HETTLER (1976) observó, en *Brevoortia tyrannus*, como descendía logarítmicamente su tasa metabólica a casi la mitad tras 8 días de ayuno. En *Gadus morhua*, las tasas metabólicas aumentaron tras la

alimentación, permaneciendo elevadas 1 ó 2 días, y descendieron gradualmente hasta la tasa de rutina en ayunas, el séptimo día (SAUNDERS, 1963).

Este mismo modelo de disminución del consumo de oxígeno en ayunas, se observó en las doradas, ahora bien, la depresión metabólica fue más acusada a temperatura elevada, tanto en valor absoluto como relativo: 36% en 24 horas y 44% en 48 horas (FERNANDEZ-BORRAS *et al.*, 1995). Este hecho podría ser la explicación de la gran depresión metabólica observada en el presente experimento.

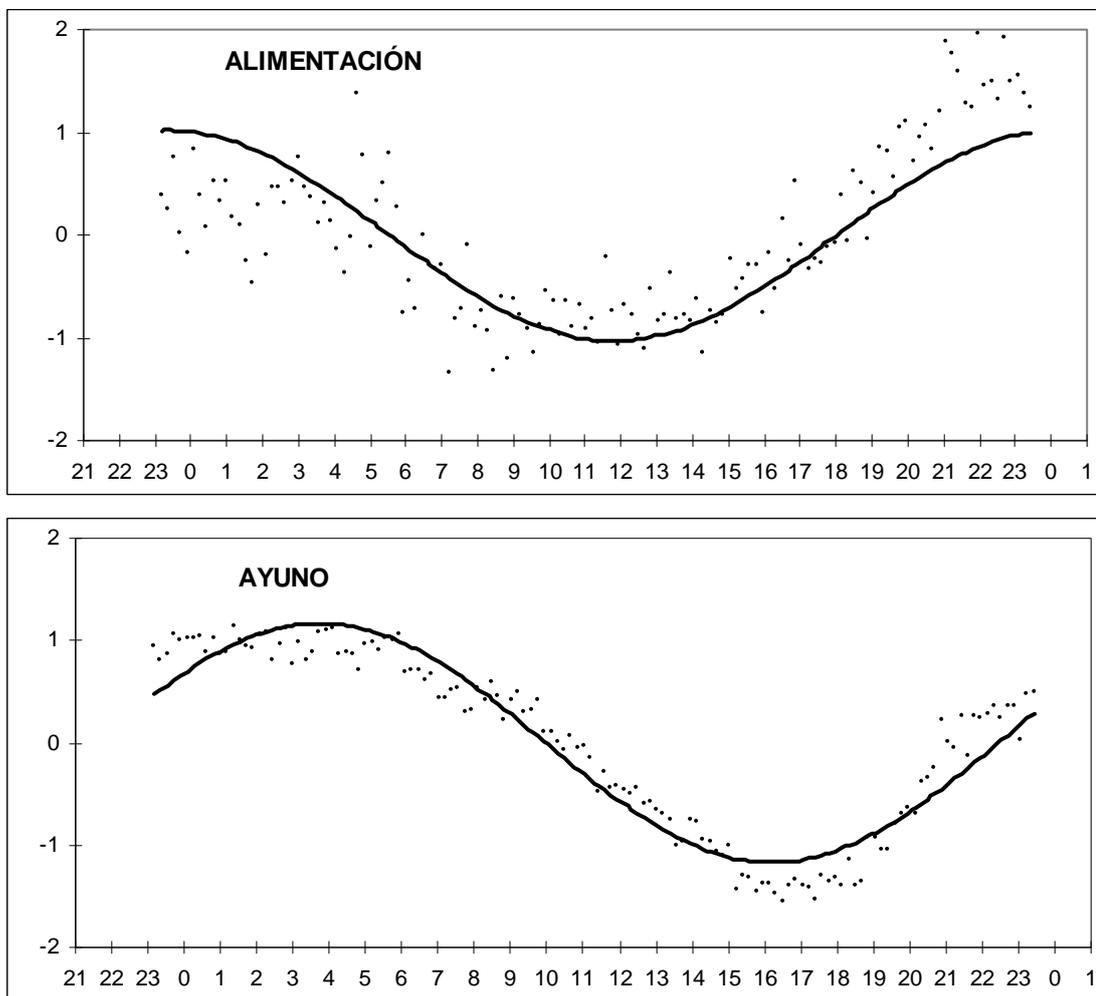


Figura 22. Valores normalizados de consumo específico de oxígeno en situación de alimentación y ayuno. Las líneas continuas corresponden al ajuste con la función coseno.

En cuanto al ritmo diario, de la observación de los datos puede concluirse que en situación de ayuno se produce una variación significativa del patrón rutinario del ritmo diario de consumo de oxígeno en juveniles de *Seriola dumerili*, sugiriendo la existencia de un ritmo endógeno que, a priori no parece estar modulado ni por el metabolismo alimentario ni por las variaciones térmicas, pudiendo corresponder a un posible aumento en la actividad nocturna, extremo éste que deberá ser confirmado.

Cabe destacar que la recuperación de la tasa metabólica se produce el día en que se reanuda la alimentación sin que se observe un incremento, como sucede en *Sparus aurata*, que tras dos días de ayuno, muestra una mayor tasa metabólica al reanudarse la alimentación, no recuperándose los valores anteriores al ayuno hasta pasados cinco días (FERNANDEZ-BORRAS *et al.*, 1995).

Desde el punto de vista de la acuicultura productiva, los resultados obtenidos permiten afirmar que la situación de ayuno prolongado considerada en el presente experimento, reduce sustancialmente la magnitud de la tasa metabólica, lo que supone un aumento del margen de seguridad en las situaciones ya citadas como condiciones meteorológicas adversas.

4.2.3.1.7. Experimento VIII: NIVEL ENERGÉTICO DE LA DIETA

4.2.3.1.7.1. Introducción

La estrategia de los productores de dietas comerciales en los últimos tiempos, especialmente para salmónidos se ha dirigido a la fabricación de piensos con niveles relativamente bajos de proteína (380 a 420 g kg⁻¹) y alta grasa (300 a 350 g kg⁻¹), con relaciones proteína/energía típicamente alrededor de 18 g PB/MJ y niveles de energía de alrededor de 25 MJ kg⁻¹. Esta composición busca el efecto denominado “protein sparing” (ahorro proteico) de las dietas con alta energía que, junto al efecto anabólico *per se* de la ingesta con mayor energía, se traduce en bajas tasas de conversión y altas tasas de crecimiento. Este ahorro proteico se traduce en un ahorro económico importante ya que la proteína es el macronutriente más costoso de la dieta, y en un menor impacto ambiental de las instalaciones acuícolas al reducirse la excreción nitrogenada

El nivel de grasa tiene un ligero pero significativo efecto sobre la tasa de crecimiento y la conversión del alimento. Sin embargo, no siempre un aumento energético de la dieta se traduce en un mayor crecimiento o en un ahorro energético. Varios autores han puesto de manifiesto que la proporción de lípidos en la dieta, no afecta al crecimiento y solo se traduce en un aumento de los almacenes de grasa, desplazando al contenido en agua. Desde el punto de vista productivo, el exceso del contenido graso corporal tiende a evitarse ya que suele reducir el valor comercial de muchas especies de pescado, fundamentalmente cuando este se vende eviscerado.

El incremento del nivel graso en una dieta con bajo nivel proteico, provoca una reducción sustancial en el consumo de oxígeno, lo que constituye el efecto clásico de la grasa sobre el incremento calórico, mientras que tal incremento en una dieta de alto nivel proteico no tiene prácticamente efecto alguno sobre el consumo de oxígeno.

El hecho de que las dietas ricas en lípidos produzcan un bajo incremento calórico aparente puede explicarse porque estas grasas se depositan directamente en los tejidos y en los almacenes periviscerales sin necesidad de reacciones exotérmicas que son necesarias en el metabolismo de los carbohidratos y proteínas.

La seriola japonesa *Seriola quinqueradiata*, tiene una gran capacidad para usar los lípidos de la dieta como fuente de energía con un efecto de ahorro de proteína elevado. Sin embargo son inexistentes los estudios sobre el efecto que sobre la tasa metabólica de *S. dumerili* tiene una ingesta altamente energética. El presente experimento pretende aportar un mayor conocimiento sobre este respecto.

4.2.3.1.7.2. Material y Métodos

El experimento se realizó durante los meses de octubre de 1999 y febrero de 2000. Se utilizaron tanques tipo B (véase apartado 3.1, Figura 7).

Los juveniles de seriola utilizados en el presente experimento se capturaron en Septiembre en la Región de Murcia por pescadores comerciales usando redes de cerco. Los peces fueron ubicados en tanques durante varias semanas antes de comenzar la prueba. Durante este periodo los peces fueron habituados progresivamente a consumir pienso comercial extruído (Trouw, España S.A.) con un contenido de 530 g kg⁻¹ de PB y 220 g kg⁻¹ de XE, con una energía bruta (EB) de 23,9 MJ kg⁻¹ (Tabla VI, apartado 3.4).

Se realizaron 12 lotes (4 triplicados) de 25 juveniles de *Seriola dumerili* de un peso medio inicial de 96,0 g (25% CV) y se ubicaron en 12 tanques tipo B de 1000 litros de volumen útil. Los peces fueron alimentados tres veces al día (09:00 h, 13:00 h y 18:00 h) a saciedad, con pienso seco isonitrogenado (400 g PB kg⁻¹) con cuatro niveles de lípidos (180, 220, 260 y 300 g XE kg⁻¹). La composición de los mismos se presenta en la Tabla XIII (TALBOT *et al.*, 2000). Diariamente se estimó la ingesta aparente.

El experimento se realizó en dos subperiodos de 2 meses cada uno: en el primero (Fase I), de Octubre a Noviembre, la temperatura del agua varió de forma natural entre 20 y 15 °C (Figura 23); en el segundo periodo (Fase II), de Diciembre a Enero, la temperatura se mantuvo constante en 18 ± 0,5 °C por medio de una caldera. El fotoperiodo se mantuvo constante (12:12 LO) a lo largo de todo el periodo experimental.

Se utilizaron 5 sondas de medida de oxígeno en continuo según el método de medida de flujo de agua abierto descrito en el apartado 3.3.2. Cuatro de ellas se colocaron en tanques con distinto tratamiento y la quinta en un tanque idéntico pero sin peces que sirvió como control. A fin de aleatorizar los errores debidos al factor tanque y al factor sonda, éstas se fueron cambiando de tanque.

A lo largo de todo el periodo experimental se estimó el consumo específico de oxígeno (VO_2), a partir de la diferencia de concentraciones de oxígeno entre cada tanque con peces y el tanque control, y la estimación de la biomasa presente en cada momento, según la misma metodología descrita en el apartado 3.3.2.

Tabla XIII.- Composición de las dietas. Todos los valores están expresados en $g\ kg^{-1}$ de materia seca excepto la energía bruta ($kJ\ g^{-1}$)

INGREDIENTE	18% LÍPIDOS	22% LÍPIDOS	26% LÍPIDOS	30% LÍPIDOS
Harina de pescado	316	316	316	316
Harina de soja	200	200	200	200
Harina de gluten de maíz	115	126	134	142
Harina de trigo	251	199	148	97
Di-calcio fosfato	0,12	0,41	0,71	1,01
Lisina HCl	0	0	1,62	3,40
DL metionina	0	0	0,01	0,48
Vitamina/mineral premix	5	5	5	5
Proteína bruta (PB)	42,4	42,7	42,9	43,6
Lípidos crudos (XE)	18,4	22,2	25,7	29,3
Energía bruta (EB)	22,7	23,6	24,3	25,2
g PB/Mj EB	18,7	18,1	17,6	17,3

Las medidas de concentración de oxígeno disuelto en cada uno de los tanques experimentales y en el tanque sin peces se realizaron cada 5 minutos promediándose finalmente los valores obtenidos para los intervalos de 30 minutos, en cada tratamiento.

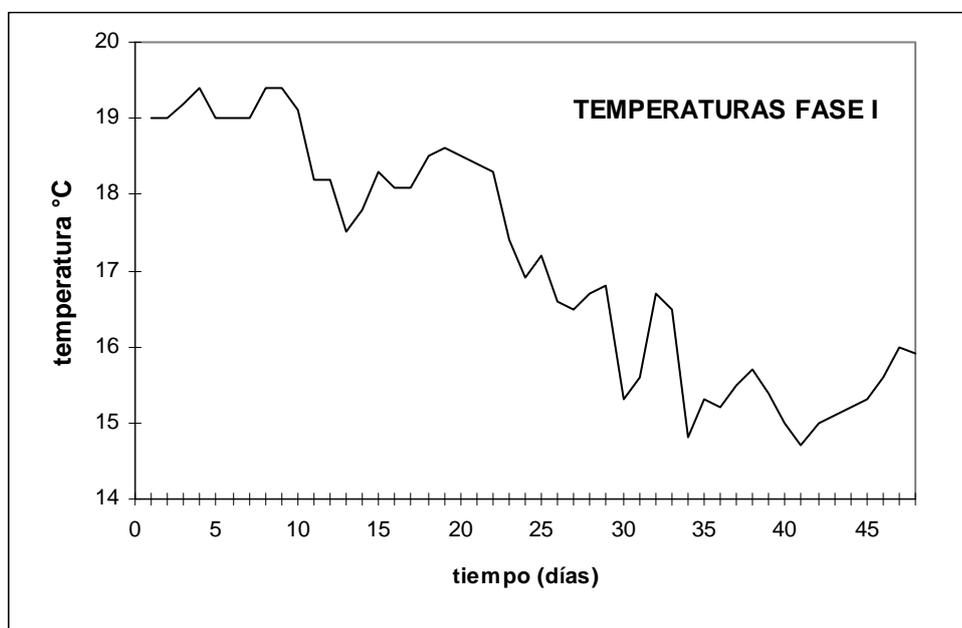


Figura 23. Variación natural de la temperatura durante la Fase I.

Al final de cada fase se midieron y pesaron todos los peces, usando clorobutanol como anestésico (420 ppm) según la metodología descrita en el apartado 3.4. Se estimaron los parámetros de crecimiento y de cultivo. Así mismo, al final del periodo experimental, se sacrificaron 2 peces de cada lote y se obtuvo el peso, la talla, el peso visceral, el peso hepático y la composición corporal.

4.2.3.1.7.3. Resultados

A lo largo del experimento se observó una mortalidad inferior al 5% y en ningún caso relacionada con los tratamientos.

No hubo ninguna diferencia significativa ($p > 0,05$) del crecimiento ni en peso (Figura 24), ni en talla, entre tratamientos en ninguna de las fases.

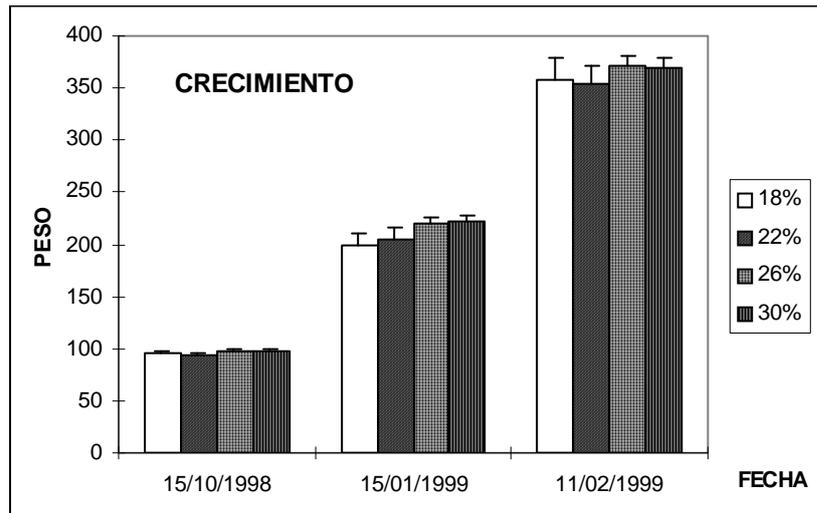


Figura 24. Crecimientos de las seriolas en cada tratamiento obtenidos en los controles (inicio y final de cada Fase) a lo largo del experimento (medias \pm EE)

En la Figura 25 se muestran los resultados de la ingesta aparente en cada uno de los lotes. Como puede observarse, todos los lotes mostraron una ingesta diaria media equivalente por lo que la ingesta energética fue proporcional al nivel lipídico de la dieta correspondiente. Dado que la distribución del alimento fue a saciedad, los valores de la tasa diaria de alimentación en cada tratamiento oscilaron muy poco de un día a otro, con una media global de $1,76\% \pm 0,07$ (media \pm EE)

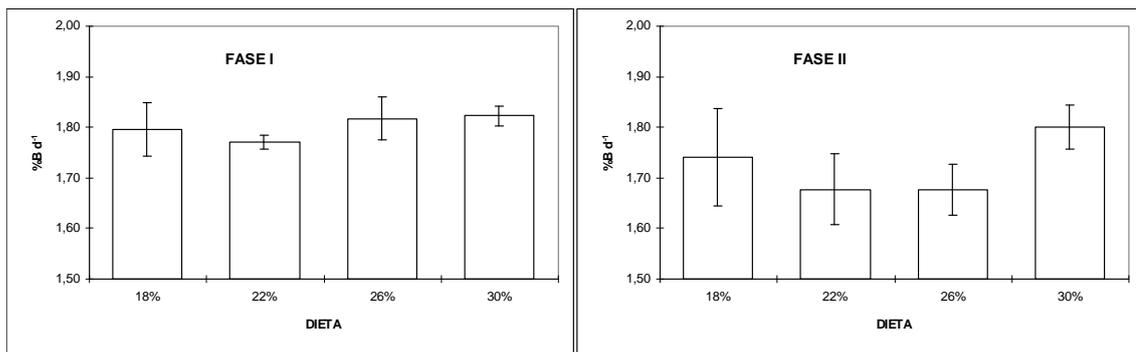


Figura 25. Graficas que muestran la ingesta aparente en cada tratamiento y en cada una de las Fases (medias \pm EE).

La Figura 26 muestra los perfiles del consumo medio específico de oxígeno en cada tratamiento. No se observan diferencias significativas debidas al tratamiento ni en la cinética diaria de consumo de oxígeno ni en los valores medios, máximos y mínimos.

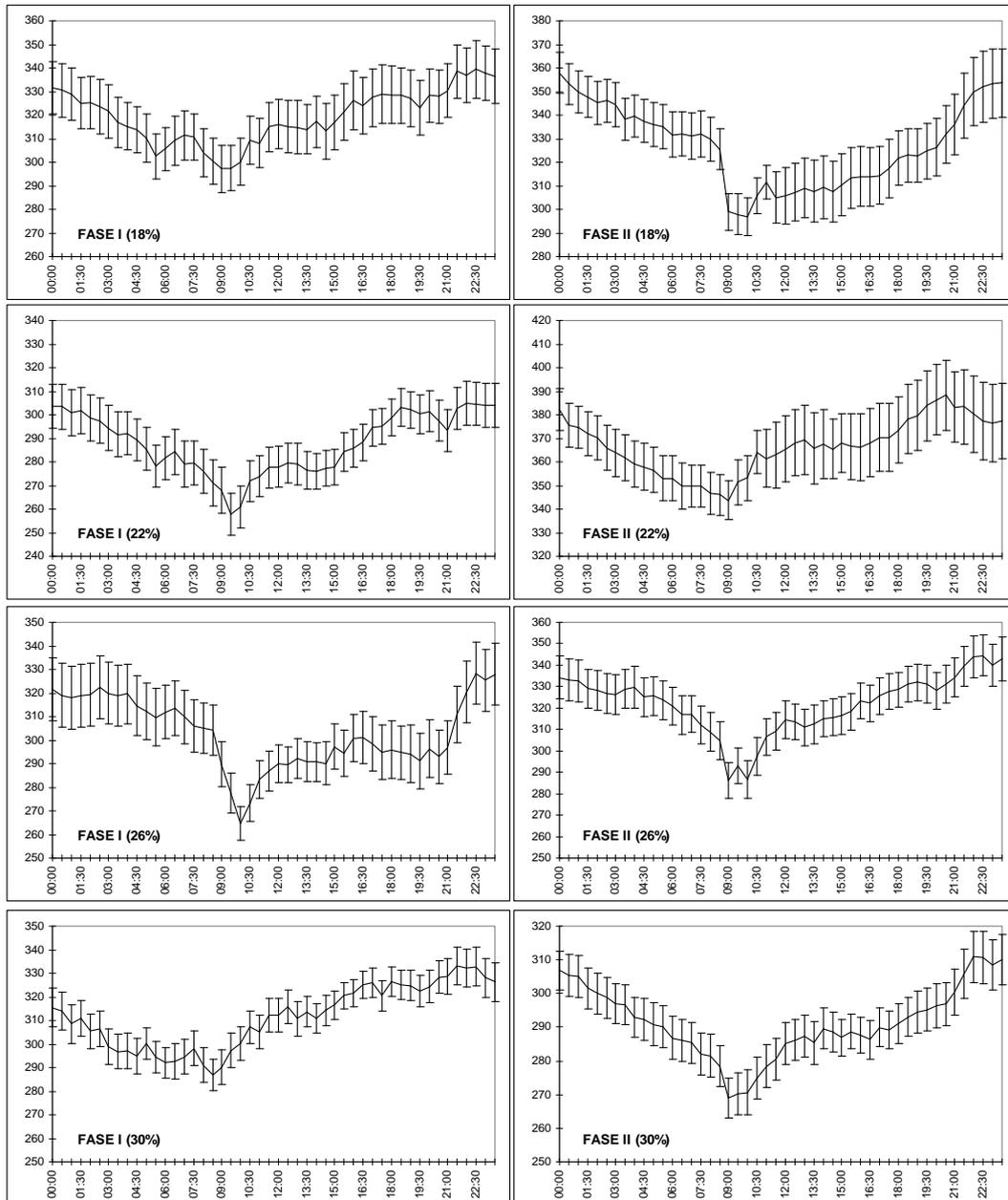


Figura 26. Perfiles de los consumos medios específicos de oxígeno ($\text{mg O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$) en ambas Fases y para cada nivel lipídico. Las barras de error se corresponden con los errores estándar de cada media ($n = 14$).

La estimación de la magnitud del consumo de oxígeno a lo largo de un ciclo diario puede obtenerse integrando el área bajo las curvas diarias y $y(t) = M + A \cos(\omega t + \phi)$ puestas de manifiesto por el método del Cosinor, en cada fase. En la Tabla XIV aparecen las tasas medias específicas de consumo de oxígeno para las distintas dietas y los parámetros del método del Cosinor. Si esta integración se realiza únicamente por encima del nivel de consumo mínimo, arroja el valor de consumo de oxígeno diario asociado con la ingesta del alimento (DO_{2SDA}). Por el contrario, la integración total muestra el consumo total a lo largo de un día DO_2 . Los datos aparecen representados en la Tabla XV. En el análisis de correlación entre la DO_{2SDA} y la ingesta energética diaria no se observa una correlación significativa ($p > 0,05$).

Tabla XIV.- Tasas medias específicas de consumo de oxígeno (VO_2) en las distintas dietas ($mg O_2 kg^{-1} h^{-1} \pm EE$) y parámetros del método del Cosinor. Los límites fiduciales de las amplitudes y las acrofases son para un nivel de confianza del 95%. Las medias seguidas por el mismo superíndice, no son significativamente diferentes ($p > 0,05$).

FASE I

Dieta	n	VO_2	Amplitud	Límites fiduciales	Acrofase	Límites fiduciales	Variación
		($mg kg^{-1} h^{-1}$)	($mg kg^{-1} h^{-1}$)	($mg kg^{-1} h^{-1}$)	(hora:minutos)	(hora:minutos)	Explicada %
18 %	12	319 ± 11 ^a	14,7 ^a	13,0 – 16,5	21:09 ^a	20:41 – 21:37	86,4
22 %	12	288 ± 9 ^a	16,8 ^a	15,1 – 18,6	22:19 ^b	21:56 – 22:43	89,6
26 %	12	303 ± 11 ^a	17,8 ^a	14,3 – 21,2	01:15 ^c	00:29 – 02:02	70,7
30 %	12	311 ± 7 ^a	17,7 ^a	15,8 – 19,5	19:12 ^d	18:47 – 19:37	88,8

FASE II

Dieta	n	VO_2	Amplitud	Límites fiduciales	Acrofase	Límites fiduciales	Variación
		($mg kg^{-1} h^{-1}$)	($mg kg^{-1} h^{-1}$)	($mg kg^{-1} h^{-1}$)	(hora:minutos)	(hora:minutos)	Explicada %
18 %	12	327 ± 11 ^{ab}	23,0 ^a	20,7 – 25,4	00:48 ^a	00:25 – 01:13	89,4
22 %	12	367 ± 12 ^a	14,8 ^b	12,9 – 16,7	20:20 ^b	19:50 – 20:49	84,9
26 %	12	322 ± 9 ^{ab}	17,4 ^b	14,9 – 19,8	22:27 ^c	21:54 – 23:01	81,8
30 %	12	291 ± 6 ^b	13,6 ^b	11,8 – 15,4	22:50 ^c	22:19 – 23:21	83,9

En la Figura 27 se han representado los valores obtenidos del porcentaje de grasa existente alrededor de las vísceras (grasa perivisceral) y en el músculo, así como del índice de condición en cada tratamiento.

Tabla XV. Parámetros que relacionan el consumo de oxígeno diario y la ingesta. DO₂ : consumo de oxígeno en mg O₂ por kg de pez en un día; DO_{2sda} : consumo de oxígeno en mg O₂ por kg de pez en un día, debido a la SDA; mgO₂/kj : oxígeno consumido en mg por kj de energía ingerida; SDA/kj : oxígeno consumido en mg debido a la SDA, por kj de energía ingerida; kj/ mg O₂ : relación entre la energía ingerida y el oxígeno consumido en un día, por kg de pez.

FASE I	18 %	22 %	26 %	30 %	TOTAL
DO ₂	7836 ± 408	6992 ± 384	7205 ± 499	7738 ± 355	7443 ± 205
DO _{2sda}	706 ± 168	806 ± 168	854 ± 331	850 ± 178	804 ± 105
mgO ₂ /kj	435 ± 19	395 ± 18	396 ± 27	425 ± 21	413 ± 10
SDA/kj	39 ± 6	46 ± 7	47 ± 7	47 ± 7	45 ± 4
kj/O ₂	52 ± 2	60 ± 2	61 ± 2	59 ± 2	58 ± 1

FASE II	18 %	22 %	26 %	30 %	TOTAL
DO ₂	8230 ± 544	8959 ± 571	7705 ± 609	7106 ± 330	8000 ± 256
DO _{2sda}	1104 ± 226	710 ± 182	835 ± 235	653 ± 173	826 ± 102
gO ₂ /kgp	473 ± 19	533 ± 18	459 ± 27	395 ± 21	465 ± 10
SDA/kj	63 ± 10	42 ± 6	50 ± 7	36 ± 5	48 ± 4
kj/O ₂	48 ± 2	44 ± 2	53 ± 2	64 ± 3	52 ± 1

4.2.3.1.7.4. Discusión

Los resultados del presente estudio, tanto de crecimiento como de consumo de oxígeno ponen de manifiesto que una mayor ingesta energética no se traduce en un aumento significativo de biomasa ni que el exceso lipídico sea desviado hacia el catabolismo, ya que no existe un aumento significativo del consumo de oxígeno.

El método del Cosinor pone de manifiesto la existencia de diferencias significativas entre los consumos medios de oxígeno, sus amplitudes y las acrofases de sus ritmos (Tabla XIV), pero éstas no se correlacionan con la energía ingerida. Este fenómeno puede deberse a que el exceso de energía se acumule directamente en los tejidos corporales, siempre y cuando el nivel de proteína en la dieta no sea limitante. El nivel proteico de los piensos utilizados en el presente estudio (próximo al 43%) es inferior al 50% propuesto por JOVER *et al.* (1999) para un crecimiento máximo, aunque en condiciones experimentales distintas.

Los análisis de composición corporal (Figura 27) indican que existe una relación directa entre la ingesta lipídica y el almacén de grasa corporal (hecho éste que se pone de manifiesto, así mismo, en el factor de condición), al menos en las partes analizadas (vísceras y músculo), aunque en otras partes se producen acúmulos que pueden ser aún de mayor importancia, como la cabeza y las branquias, como ha sido puesto de manifiesto por OKU y OGATA (2000). Estas grasas se depositan directamente en los tejidos y en los almacenes periviscerales sin necesidad de reacciones exotérmicas, por lo que no afectan al consumo de oxígeno de los peces. La explicación de la paradoja que supone que un mayor acúmulo de grasa no esté relacionado con un mayor aumento de peso, es que concomitantemente se produce una reducción del contenido de agua en el cuerpo del pez (ARZEL *et al.*, 1994). La seriola japonesa desarrolla un depósito muscular lipídico, especialmente en el músculo ventral (SHIMIZU *et al.*, 1973) y muestra una capacidad de deposición lipídica en las vísceras como respuesta a la ingesta lipídica. Estos mismos autores han puesto de manifiesto que el 40% de los lípidos restantes se localiza en la cabeza. Este hallazgo no supone nada novedoso ya que el cráneo (el neurocráneo en particular) contiene una, relativamente alta cantidad de lípidos como energía de reserva durante el ayuno y representa el mayor almacén lipídico en algunas especies de peces (PHLEGER, 1988). Por tanto la seriola debe tener una alta capacidad para depositar lípidos en su cabeza tanto como en su carcasa.

El valor medio obtenido en ambas fases, próximo a 900 mg O₂ por gramo de pienso y día se corresponde con el consumo total. FORSBERG (1997) cita en post smolts de *Salmo salar*, alimentados con la máxima tasa alimentaria, un consumo de oxígeno de alrededor de 500 mg de oxígeno por gramo de alimento suministrado, con una equivalencia de 36,8 kJ por gramo de O₂ consumido, ligeramente inferior al valor medio de 45 kJ g⁻¹ O₂ obtenido en el presente estudio, como ocurre con el valor propuesto por BRETT y GLASS (1973) de 14,32 kJ g⁻¹ O₂ aceptable para el salmón sockeye (*Oncorhynchus nerka*) y ligeramente inferior al de 50,24 kJ g⁻¹ O₂ propuesto por WILLOUGHBY (1968) en trucha. En cualquier caso, las diferencias no solo se deben a la especie considerada sino fundamentalmente a la temperatura (SPEECE, 1973).

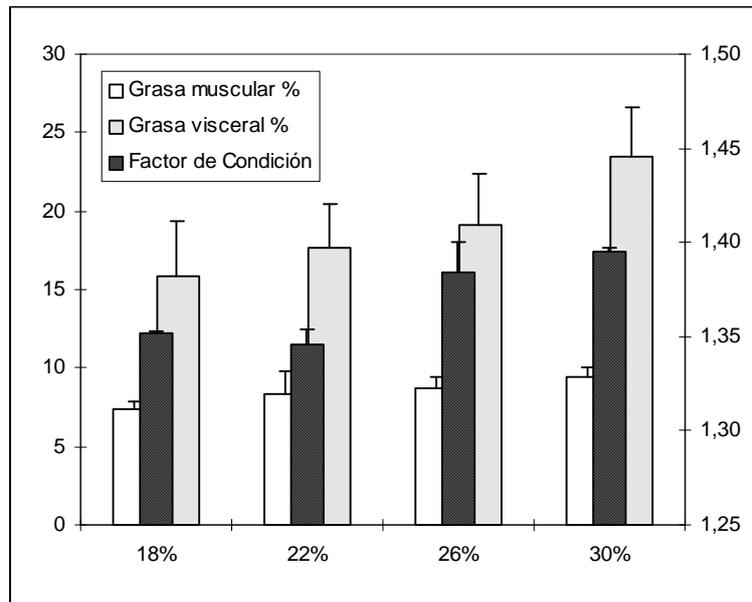


Figura 27. Valores medios por tratamiento de los porcentajes de grasa en músculo y vísceras. En la escala de la derecha se muestran los valores del índice de condición. Las barras de error se corresponden con los errores estándar de las medias.

La ingesta observada en el presente estudio ($400 - 450 \text{ kJ kg}^{-1} \text{ d}^{-1}$) se encuentra en el rango citado por MASUMOTO *et al.* (1997) para un crecimiento máximo de la seriola japonesa. Considerando los valores obtenidos en forma global, y un coeficiente oxicalórico medio de $13,84 \text{ kJ g}^{-1}$ de O_2 puede resumirse que de los $400 \text{ kJ kg}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ingeridos por los lotes alimentados con la dieta menos energética, el 30% sería consumido en la respiración, (un 10% de él, se debería a la SDA).

En las dietas con mayor contenido en grasas, el exceso energético se acumularía directamente en el cuerpo de los animales. Estos resultados se encuentran en el rango mostrado por BRETT y GROVES (1979) en balances generales de energía, aunque muestran una mayor eficacia en la utilización de la energía que la mayoría de los peces, en los que la energía retenida para el crecimiento es menor que la que se pierde en la respiración. En seriola japonesa, CHO y KAUSHIK (1985) observaron pérdidas energéticas próximas al 50%. En cuanto al porcentaje de energía debida a la SDA, el 10% observado en el presente estudio concuerda con lo observado por otros autores (JOBILING, 1981; YARZHOMBEK *et al.*, 1983; MEDLAND y BEAMISH, 1985; BEAMISH y MC MAHON, 1988; CUI y LIU, 1990).

4.3. Efecto de la manipulación

4.3.1. Experimento IX : EFECTO DE LAS TAREAS DE MANIPULACIÓN Y LIMPIEZA

4.3.1.1. Introducción

El cultivo intensivo de peces conlleva su manipulación directa. Desde el punto de vista experimental y productivo, se deben realizar periódicamente tareas que producen estrés agudo en los individuos, fundamentalmente relacionadas con la observación directa de parámetros (peso, talla, estado sanitario, etc.) o con labores de mantenimiento (sifonado de tanques, limpieza de las paredes, retirada de ejemplares muertos etc.). Estas tareas productoras de estrés agudo pueden afectar en mayor o menor medida a su fisiología, traduciéndose en una reducción del crecimiento o en una inmunodepresión.

Toda respuesta a un factor estresante lleva asociada un coste energético por lo que uno de los efectos inmediatos es el aumento del consumo de oxígeno. Por una parte, los movimientos frenéticos pueden activar el metabolismo anaerobio, generando una deuda de oxígeno, que debe satisfacerse posteriormente. Por otra, la liberación resultante de catecolaminas y cortisol, moviliza las reservas energéticas para hacer frente al aumento de la demanda metabólica asociada con el estrés. Así mismo, para determinar el coste energético total de la respuesta a un factor estresante se debe valorar el tiempo en que la tasa metabólica permanece elevada.

Para minimizar todos estos efectos indeseables se han desarrollado técnicas de anestesia en peces sin que su salud ni su valor comercial se vean afectados. En este sentido el aceite de clavo (eugenol) es una alternativa natural a otros anestésicos ya que a su bajo precio, une la ventaja de ser de uso alimentario, no siendo necesario respetar un tiempo de carencia para el consumo de los peces. Sin embargo los efectos de la anestesia sobre el estrés no están claros. En principio no hay que olvidar que la anestesia es *per se* un factor estresante. Por otra parte, varios estudios han demostrado que la anestesia reduce significativamente el estrés de la manipulación ya que evita la liberación de las catecolaminas y del cortisol.

Este experimento se ha realizado a fin de conocer los efectos de ciertos tipos de manipulaciones sobre el consumo de oxígeno de juveniles de *Seriola dumerili*. Dado el desconocimiento que existe sobre este tema en el cultivo de esta especie, se pretende que los resultados obtenidos, permitan la mejora de las operaciones propias de su cultivo.

4.3.1.2. Material y Métodos

Los experimentos se realizaron entre los meses de Febrero y Marzo de 2000. Los tanques empleados fueron tipo C (véase apartado 3.1, Figura 7).

A lo largo del periodo experimental, el fotoperiodo se mantuvo constante (12:12 LO) así como la temperatura ($20 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$). La salinidad fue la propia del agua de mar en la zona (36 ‰).

Se utilizaron 4 lotes de seriolas correspondientes a dos clases de edad: 0^{+} y 1^{+} (780 g \pm 11%, 1544 g \pm 8%, peso medio \pm CV% respectivamente), adaptadas a la cautividad (6 y 18 meses, respectivamente) y ubicadas en 4 tanques con entrada de agua tangencial en superficie, y salida inferior, según el mismo sistema descrito en el apartado 3.1. Las cargas estuvieron en torno a los 5 kg/m³. Los peces fueron alimentados con un pienso comercial (Europa 22 Trouw©) excepto uno o dos días antes de realizar los experimentos.

En todos los casos, para la estimación del consumo de oxígeno, se dispuso en cada uno de los tanques una sonda de medida de oxígeno disuelto OXYGUARD[®] 420 según el método de medida de flujo de agua abierto descrito en el apartado 3.3.2.

Para observar los efectos de la manipulación debida al muestreo (anestesia, permanencia fuera del agua, recuperación), se realizó un primer experimento: (A)nestesia. Los individuos (0^{+} y 1^{+}) fueron completamente anestesiados en el tanque de cultivo, y extraídos del agua de forma seriada, durante unos 30 segundos cada pez, para ser pesados y medidos. Tras esta maniobra fueron devueltos a un tanque con agua nueva para su recuperación. Se mantuvieron dos lotes (0^{+} y 1^{+}) sin anestesiar como controles. Como anestésico se utilizaron 40 ppm de aceite de clavo comercial (GUINAMA[®]) con un contenido en eugenol cercano al 87%, disueltos con ayuda de etanol en una proporción 1:1 (ANDERSON *et al.*, 1997).

Previamente se comprobó que la dosis de etanol utilizada, no producía por sí sola cambios en el consumo de oxígeno de los peces. El experimento se repitió en 4 ocasiones.

En el segundo experimento: (P)ersecución, se observaron los efectos debidos a las tareas de limpieza de los tanques. Para simular estas tareas, los peces fueron perseguidos vigorosamente con un salabre durante 3 minutos en el tanque de cultivo. Al igual que en el caso anterior, dos lotes semejantes se mantuvieron sin manipular, sirviendo como controles. Igualmente el experimento se repitió en 4 ocasiones. Esta estrategia de persecución ha sido utilizada por varios autores (NEILL *et al.*, 1976; YAMAMOTO *et al.*, 1985; PEARSON y STEVENS, 1991; REIDY *et al.*, 1995; PAPOUTSOGLOU *et al.*, 1999; HERNANDEZ, 1999).

Las manipulaciones estuvieron lo suficientemente separadas en el tiempo como para sostener la hipótesis de independencia entre las mismas, descartando la existencia del fenómeno conocido como entrenamiento (HERNANDEZ, 1999). En ningún caso se produjo mortalidad.

4.3.1.3. Resultados

La adición de la anestesia (experimento A) produjo, en todos los casos, una agitación frenética de los peces, quedando inmóviles alrededor de 3 minutos después. Los individuos fueron extraídos, pesados, medidos y devueltos a un tanque, en la fase III de la anestesia (IWAMA *et al.*, 1989) en la que no existen movimientos operculares. La Figura 28 muestra la cinética del consumo de oxígeno en toda la operación. La gráfica se ha construido uniendo los valores medios calculados en el primer tanque (al que se le añadió la anestesia) y en el segundo (recuperación), ambos idénticos. Se ha obviado, por no conocerse, el consumo producido durante los aproximadamente 30 segundos que permanecieron fuera del agua. Se ha efectuado así mismo la corrección oportuna de la biomasa presente en los tanques, durante el periodo de extracción e introducción de los peces, ya que se realizaron de forma seriada.

Se aprecia en la Figura 28 que tras la adición de la anestesia (minuto 0), se produce un aumento brusco del consumo de oxígeno, que pasa, en el grupo 0⁺, de $184 \pm 3,60$ (media \pm EE) a $382 \pm 33,55$ mg O₂ kg⁻¹ h⁻¹ (aumento del 108 %) y en el 1⁺, de $163 \pm 5,87$ a $311 \pm 21,19$ mg O₂ kg⁻¹ h⁻¹ (aumento del 91 %). Por el contrario, el consumo de oxígeno que mostraron los controles

permaneció estable. Es de destacar que en el caso del grupo 0⁺, no solo es superior el aumento máximo, sino que, como puede observarse en la gráfica, la recuperación se produce de forma mucho menos radical.

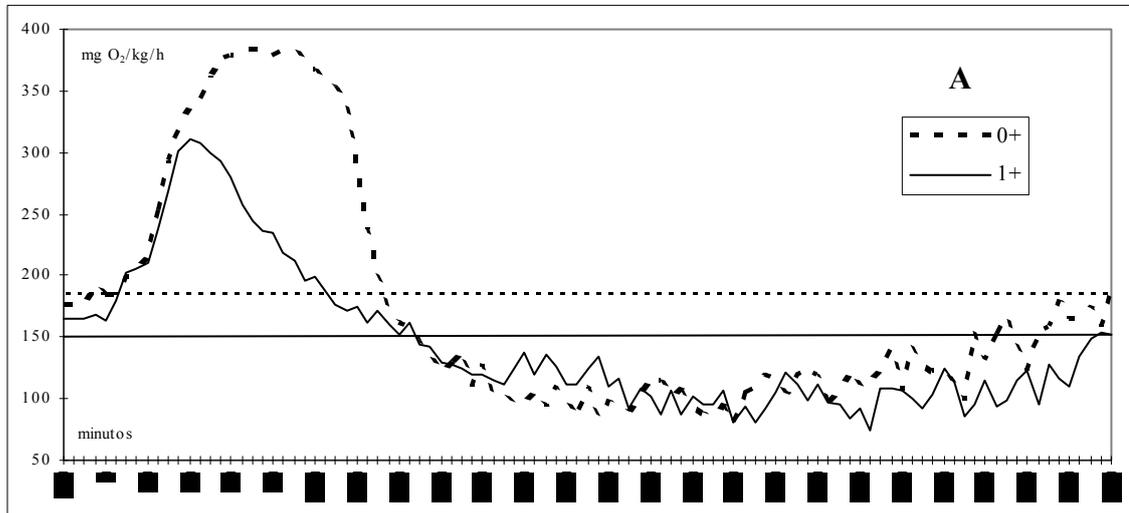


Figura 28. Efecto de la anestesia y la manipulación sobre el consumo específico de oxígeno de la seriola. La anestesia se añadió en el minuto 0. Las líneas horizontales indican los niveles previos a los tratamientos.

Por otra parte, se observa que tras la recuperación de los valores iniciales (2 horas y 20 minutos tras la anestesia), se produce una reducción del consumo de oxígeno, con unos valores medios de $103 \pm 7,32$ y de $113 \pm 8,69$ mg O₂ kg⁻¹ h⁻¹ para los grupos 0⁺ y 1⁺ respectivamente. Este descenso metabólico se extiende aproximadamente durante 5 horas 30 minutos, hasta 7 horas 50 minutos tras la anestesia, en ambos casos.

En la Figura 29 se ha representado el efecto de la persecución (experimento P) sobre el consumo de oxígeno. Tras la persecución (que tuvo lugar entre los minutos 0 y 3), se produjo un aumento brusco del consumo de oxígeno, que pasó, en el grupo 0⁺, de $179 \pm 3,19$ (media \pm EE) a $262 \pm 25,34$ mg O₂ kg⁻¹ h⁻¹ (aumento del 49 %) y en el 1⁺, de $147 \pm 7,25$ a $209 \pm 27,68$ mg O₂ kg⁻¹ h⁻¹ (aumento del 42 %). Como en el experimento anterior, el grupo 0⁺ mostró un aumento superior del consumo de oxígeno; por el contrario, el tiempo de recuperación fue mayor en el grupo 0⁺ que en el 1⁺ (sobre 7 y 5 horas respectivamente). Al igual que en el caso anterior, el

consumo de oxígeno de los controles permaneció relativamente estable a lo largo del experimento.

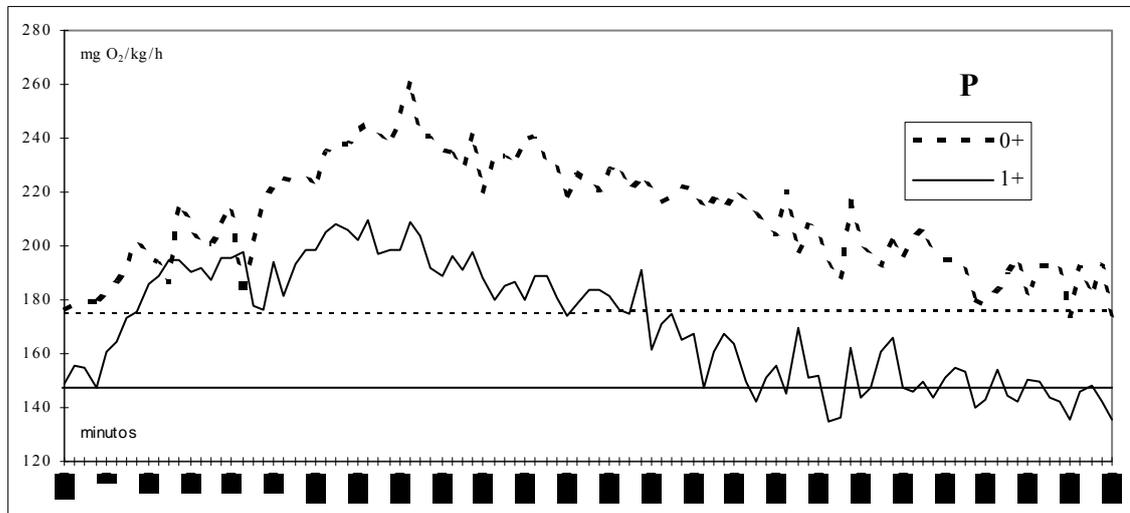


Figura 29. Efecto de la persecución sobre el consumo específico de oxígeno de la seriola. Las líneas horizontales indican los niveles previos a los tratamientos. La persecución se produjo entre los minutos 0 y 3.

4.3.1.4. Discusión

La comparación de los resultados obtenidos en la variación del consumo de oxígeno frente a situaciones de estrés, con los obtenidos en experimentos similares y que aparecen en la bibliografía es sumamente difícil. Como afirman REIDY *et al.* (1995), el consumo de oxígeno tras el agotamiento es específico del régimen de ejercicio empleado, por lo que los investigadores deben tener cuidado al combinar los resultados de diferentes protocolos de ejercicio y/o individuales.

BARTON y SCHRECK (1987) encontraron que la trucha arco iris *Oncorhynchus mykiss* muestra un aumento del 120% en el consumo de oxígeno tras ser manipulada, lo que supone aproximadamente la cuarta parte del alcance para la actividad. De forma parecida, el mujol *Rhinomugil corsula* cogido en una red, muestra un consumo de oxígeno entre 238 y 260% más elevado que los peces no molestados (MOHAMED, 1982).

En general, tras un ejercicio agotador, el consumo de oxígeno en peces permanece elevado por encima del nivel de rutina durante un cierto número de horas (HOCHACHKA, 1961; BRETT, 1964; WIESER *et al.*, 1985; MILLIGAN y MAC DONALD, 1988), para posteriormente reducirse de forma exponencial, como se pone de manifiesto en el presente estudio.

Es de destacar que, a diferencia de lo observado por nosotros, algunos autores (BRETT, 1964; TANG *et al.*, 1994), muestran que el consumo de oxígeno más elevado se produce durante el ejercicio, mientras que otros, y en concordancia con nuestras observaciones, (REIDY *et al.*, 1995; SCHURMANN y STEFFENSEN, 1997; PAPOUTSOGLOU *et al.*, 1999) citan que este mayor consumo se produce durante el periodo de recuperación. Parece ser que esta diferencia podría deberse a la proporción de metabolismo anaerobio que intervenga en el ejercicio. Si esta proporción es pequeña, el máximo consumo se produce durante el ejercicio mientras que si la proporción anaerobia es grande, el mayor consumo de oxígeno se produciría durante la recuperación. En cualquier caso y volviendo a la reflexión de REIDY *et al.* (1995) anteriormente citada, las discordancias pueden también deberse a las enormes diferencias entre los métodos empleados, fundamentalmente en cuanto a los tiempos en los que los peces estén sometidos a las situaciones estresantes y a la intensidad de estas.

La bibliografía pone de manifiesto la relación existente entre el estrés debido a la manipulación y el estrés hipóxico. Al fin y al cabo las manipulaciones producen fundamentalmente episodios de lucha con contracciones musculares intensas. Cuando la demanda de oxígeno supera la disponibilidad del mismo, se entra en una situación de hipoxia celular que solo puede subsanarse bien por la vía de la reducción metabólica o bien por la vía del metabolismo anaerobio (BOUTILIER *et al.*, 1988). HADJKACEM *et al.* (1986) muestran que la lubina de cultivo expuesta a una limpieza de los tanques por cepillado de las paredes durante 5 minutos presenta una respuesta de estrés de un tipo análogo al ocasionado por un ejercicio violento pero sin efecto hipóxico. Sin embargo, en nuestro estudio, el incremento significativo de la tasa metabólica que se produce una vez eliminada la fuente productora de estrés, puede deberse a dos fenómenos no excluyentes: la liberación de las catecolaminas y la activación del metabolismo anaerobio.

El estrés (tanto como respuesta a la presencia de anestésico como a la persecución) produce la liberación de catecolaminas. PERRY y WOOD (1989) han demostrado que es una hipoxemia, más que una acidosis de la sangre *per se*, el estímulo inmediato de la movilización de las catecolaminas en los periodos de estrés en los peces. Éstas, activan toda una serie de cambios fisiológicos para aumentar la eficacia de los mecanismos de respuesta al estrés. Estos cambios llevan asociado un mayor gasto de energía y por tanto un incremento en la tasa metabólica. Para que estas respuestas no produzcan indefectiblemente una hipoxia celular, las catecolaminas mejoran así mismo la eficacia en la captación de oxígeno aumentando la ventilación y la perfusión branquial, (FISHER *et al.*, 1969; RANDALL, 1982), aumentando el hematocrito mediante la liberación de eritrocitos del bazo (YAMAMOTO e ITAZAWA, 1989). Como aparece citado en BOUTILIER *et al.* (1988), la elevación de las catecolaminas del plasma durante la hipoxia en la trucha arco iris, debe jugar un papel importante en facilitar la captación de oxígeno por las branquias ya que se ha observado que la adrenalina aumenta la permeabilidad al agua de las branquias de los peces (ISAIA *et al.*, 1978) y, presumiblemente, la conductancia a la difusión de los gases respiratorios (WOOD y PERRY, 1985). Ciertos estudios han demostrado que la exposición al aire y su correspondiente estrés pueden producir así mismo un aumento en el consumo de oxígeno y de niveles de catecolaminas en el bacalao (SAUNDERS, 1963; WAHLQVIST y NILSSON, 1980) así como disturbios importantes del equilibrio ácido-base en otras especies de peces (FERGUSON y TUFTS, 1992).

Varios autores (MARGARIA *et al.*, 1933; SCARABELLO *et al.*, 1991; JOBLING, 1994) han puesto de manifiesto la existencia de dos procesos en la recuperación de la normalidad tras un ejercicio agotador o una situación de estrés agudo. La deuda de oxígeno está representada por un componente rápido no debido al lactato, seguido por un componente lento sí debido al lactato. El primero se atribuye clásicamente a la recuperación del ATP, la fosfocreatina y a los almacenes internos de oxígeno. Se cree que el segundo componente está relacionado con la recuperación de los almacenes de glucógeno. En nuestros datos el primer componente podría estar representado por el ascenso brusco del consumo de oxígeno hasta alcanzar el máximo valor, mientras que el segundo correspondería a la segunda parte de la gráfica, desde el valor máximo hasta la recuperación del consumo de oxígeno inicial. En cualquier caso, la comprobación de este punto solo es posible con medidas paralelas de los citados productos energéticos, como hicieron SCARABELLO *et al.* (1991) en la trucha arco iris.

En seriola japonesa (*Seriola quinqueradiata*), TSUKAMOTO (1981) observó que no existía producción de lactato a una velocidad inferior a 62 cm s^{-1} . En las condiciones del presente experimento, los peces no estresados mostraron velocidades de natación inferiores a 30 cm s^{-1} . Sin embargo no fue posible cuantificar el ejercicio realizado ni en la natación frenética como respuesta al anestésico, ni la velocidad de escape alcanzada en la persecución. La tasa metabólica de la seriola japonesa de alrededor de 750 g de peso, en actividad y a $15 \text{ }^\circ\text{C}$, se sitúa entre $600\text{-}800 \text{ mg O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (TSUKAMOTO y CHIBA, 1981).

La anestesia, por su parte se presenta frente al estrés, como un agente con efecto contrapuesto ya que, como se ha citado anteriormente, es un causante de estrés, pero actúa así mismo inhibiendo la liberación de catecolaminas, que se produce como consecuencia de la manipulación. IWAMA *et al.* (1989) han puesto de manifiesto que el aumento de los niveles de cortisol observados en los estudios de anestesia pueden estar debidos más a la captura y manipulación de los peces, que a la propia exposición a la anestesia. Así LIMSUWAN *et al.* (1983), observaron que *Ictalurus punctatus* anestesiado con etomidato (3 ppm) antes de manipularlo, no mostró ningún incremento significativo ni de corticosteroides, ni glucosa ni concentraciones proteicas que caracterizan una situación de estrés en individuos manipulados y no anestesiados. TEO y CHEN (1993) encontraron una reducción en el consumo de oxígeno en guppies expuestos a concentraciones de 2-fenoxietanol de 0,11 y 0,22 ml l^{-1} durante una corta exposición de 2,5 horas. Esta depresión metabólica en individuos no manipulados no es más que una consecuencia de la reducción de la actividad, producida por el anestésico. MILTON y DIXON (1980) observaron una cinética de consumo de oxígeno en *Blennius pholis* anestesiados con quinaldina, muy similar a la observada por nosotros, con un aumento del consumo de oxígeno y una posterior reducción por debajo de los niveles iniciales. Sin embargo YAMAMITSU e ITAZAWA (1988) no observaron ninguna depresión metabólica en la recuperación de la anestesia con 2-fenoxietanol en *Cyprinus carpio*.

En cuanto al tiempo de recuperación de la tasa metabólica, en esturiones de 3 años de edad anestesiados, estuvo entre 12 y 24 horas según los individuos (MAXIME *et al.*, 1998). La exposición a una manipulación estresante causó en los juveniles de salmón coho un aumento de su consumo de oxígeno. Aunque la elevación de la tasa metabólica tras la manipulación fue considerable, el efecto fue de corta duración. El consumo de oxígeno retornó a los niveles de

control en la primera hora tras el estrés y la recuperación fue completa en tres horas (DAVIS y SCHRECK, 1997). Cuando las doradas (*Sparus aurata*) no molestadas fueron pescadas con una red y transferidas, los niveles de cortisol, glucosa, osmolalidad, Cl^- y Na^+ aumentados inicialmente, exhibieron elevaciones máximas a los 40 minutos recuperándose a las dos horas. Sin embargo, durante la recuperación de la captura con red y la transferencia de los peces molestados por remoción seriada, los niveles de cortisol y glucosa plasmáticos se recuperaron tras 5 horas (PAPOUTSOGLOU *et al.*, 1999). En la especie antártica *Pogonophryne scotti*, SAINT-PAUL *et al.* (1988) citan que, para aclimatarse a las condiciones de manejo en orden a eliminar la influencia del estrés de la manipulación (no captura) sobre el consumo de oxígeno, esta especie necesita entre 8 y 10 horas. Por su parte BRETT (1964) observó que el tiempo de recuperación de la tasa metabólica de rutina (retorno a la actividad espontánea) del salmón sockeye (*Oncorhynchus nerka*) sometido diferentes niveles de fatiga y a diferentes temperaturas estuvo entorno a 3,2 horas, independientemente de la temperatura de aclimatación.

Parece que la velocidad con la que un pez se recupera de la exposición a un factor estresante pudiera tener un componente de aprendizaje. Este aprendizaje puede ser fruto del entrenamiento, como ha puesto de manifiesto HERNANDEZ (1999). SCARABELLO *et al.* (1992) produjeron un estrés por manipulación a truchas arco iris, en dos tandas diarias, observando que las respuestas eran menores a medida que los peces se iban acostumbrando. Estos autores quieren poner de manifiesto la hipótesis de que parte de la deuda de oxígeno parece ser no específica y refleja quizás un aspecto psicológico del estrés no debido al ejercicio (pánico) que ejerce una influencia sobre el intercambio respiratorio de gases y el metabolismo de los tejidos.

Los resultados obtenidos en el presente experimento sugieren que los juveniles de *Seriola dumerili* muestran un comportamiento frente a ciertas manipulaciones, que no difiere sustancialmente de los citados en la bibliografía para otras especies. Dado que la intensidad del incremento metabólico no es muy superior a la que se produce como consecuencia de la alimentación (véase experimento V), y que los tiempos de recuperación son inferiores a las 7 horas, se sugiere que las manipulaciones propias de un cultivo, en las condiciones del presente experimento, pueden ser realizadas sin que afecten severamente a los rendimientos de esta especie.

4.3.2. Experimento X : TRATAMIENTO CON FORMOL

4.3.2.1. Introducción

El formol (solución acuosa de formaldehído al 40%) es un producto ampliamente utilizado en acuicultura como profiláctico y terapéutico en el tratamiento de epizootias. Su uso generalizado se debe a dos razones fundamentales: su alta efectividad y su bajo coste. Además, su uso es legal en el tratamiento de peces destinados al consumo humano, respetando los periodos de carencia estipulados.

Este producto se ha utilizado fundamentalmente en el control de parásitos externos de peces. Sin embargo, cuando se utiliza a concentraciones terapéuticas, los peces corren el riesgo de sufrir daños debido a su potente toxicidad que en ocasiones ha sido descrita como errática.

En los trabajos existentes sobre administración de productos terapéuticos en baño, los autores recomiendan que éstos se realicen aportando oxígeno al agua, (aireación u oxígeno puro), lo que no siempre es posible y, en cualquier caso, supone un coste adicional.

El presente estudio pretende arrojar luz sobre la variación del consumo de oxígeno de juveniles de *Seriola dumerili* frente al tratamiento estandarizado de formol.

4.3.2.2. Material y Métodos

El experimento se realizó entre los meses de Enero y Agosto de 2000. Se utilizaron seriolas adaptadas a la cautividad y ubicadas en tanques cuadrangulares tipo C (ver Figura 7). Los peces fueron alimentados con un pienso comercial (Europa 22 Trouw©), cuya composición aparece detallada en la Tabla VI (apartado 3.4) excepto los días en que se realizaron los tratamientos, que permanecieron en ayunas.

El fotoperiodo fue de 12:12 LO entre los meses de Enero y Marzo, y el natural entre Abril y Agosto. Entre los meses de enero y mayo, la temperatura se mantuvo en $20 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$; el resto del periodo experimental fue la ambiental del agua de mar (entre 20 y 26 °C).

Para la medida del consumo de oxígeno, se utilizaron sondas tipo OXYGUARD© 420 (véase apartado 3.2.2.). El sistema de medida fue el de flujo de agua abierto, descrito en el apartado 3.3.2.

El tratamiento con formol consistió en la adición de 600 cc de formol comercial, repartiéndolo por la superficie del tanque para obtener una concentración teórica de partida de 300 ppm, que está por encima del rango terapéutico descrito en la bibliografía (SCOTT, 1993), garantizando así su efecto desparasitador. Así mismo se realizaron varias pruebas para comprobar el efecto del formol sobre la concentración de oxígeno del agua, en ausencia de peces.

Los tratamientos se administraron en circuito abierto. Este método consiste en añadir el producto al tanque de cultivo sin cortar el flujo de agua que lo atraviesa. Con este sistema, la circulación del agua y, por tanto el aporte de oxígeno, no se ven alterados, evitándose la colocación de aireadores, de uso necesario cuando el tratamiento se realiza en baño estático.

Según SALAS y HILLE (1977), tras añadir el producto (t_0) y supuesta una distribución perfecta, la concentración del mismo (p_0 en ppm) será igual a la cantidad añadida (C) dividida por el volumen del tanque (V). Dado que el agua circula a través del tanque con un caudal Q renovando su contenido, la concentración del producto se va reduciendo de forma exponencial. Así, en el instante t_i , la concentración del producto p_i vendrá dada por la ecuación:

$$p_i = \frac{p_0}{e^{\frac{t_i * Q}{V}}}$$

El caudal Q se ajustó en todos los casos al 100% h^{-1} , de forma que una hora después de la administración del producto, su concentración en el tanque fuera del 50%. En la Figura 30 se representa la evolución teórica de la concentración a lo largo del tiempo.

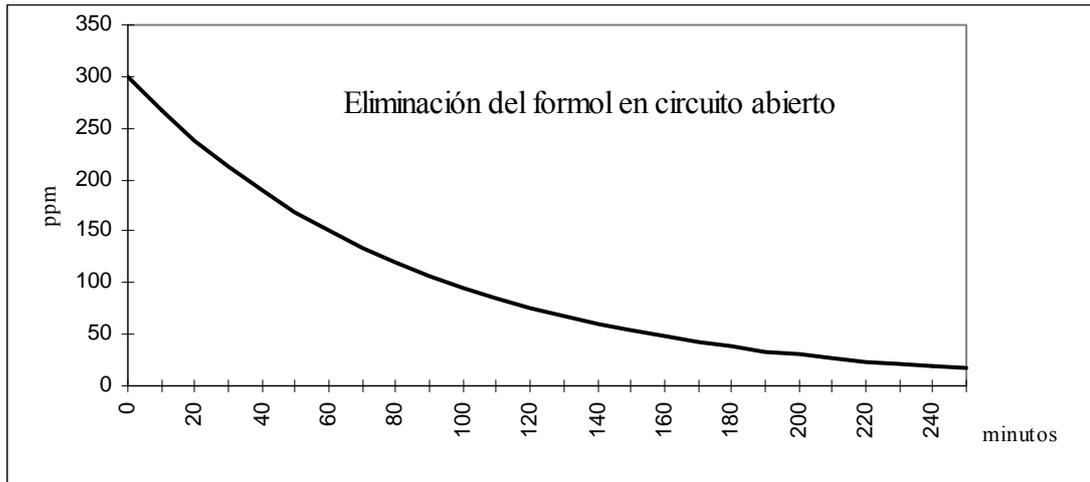


Figura 30. Curva teórica de eliminación del formol a lo largo del tiempo en las condiciones del experimento. Las ordenadas representan la concentración teórica de formol presente en el tanque de 2 m^3 tras la adición de 600 cc en el momento 0, cuando la renovación es del 100% hora.

Se utilizaron 3 tanques con peces y uno sin peces (control). Para cotejar el efecto de los tratamientos, estos se efectuaron en dos de los tanques (FA y AF) con peces, con un desfase de al menos una hora entre ellos; el tercer tanque (BB) permaneció sin tratar, y sirvió como blanco. Para eliminar el posible efecto estresante de la adición de un líquido sobre la superficie del tanque, cuando se añadió formol al tanque FA (Formol-Agua), se añadieron 600 cc de agua de mar al tanque AF (Agua-Formol) y viceversa. En la Tabla XVI se presentan los datos del diseño experimental. Los experimentos 2 y 3 se realizaron en días consecutivos mientras que el 4 se realizó dos días después del experimento 3 lo que se corresponde con una estrategia de baños alternos, frecuentemente utilizada. En este caso debe tenerse en cuenta que en el experimento 3 los peces se encontraban en su segundo día de ayuno, y que entre los experimentos 3 y 4 los peces fueron alimentados.

Se calcularon las variaciones sufridas por el consumo de oxígeno en la media hora que siguió a cada tratamiento, agrupando los datos en 3 clases: BLANCO, FORMOL y AGUA.

Así mismo, para observar el posible efecto del tratamiento sobre el consumo de oxígeno global, se calcularon las medias diarias, en aquellos experimentos en los que se dispuso de un

registro continuado de 24 horas. Posteriormente se realizó un análisis de la varianza de los datos de las medias diarias agrupadas en dos categorías: no tratados (BB) y tratados (FA y AF)

Tabla XVI.- Datos zootécnicos. Los pesos (medios) y las biomásas se expresan en gramos.

Exp	°C	BB			FA			AF				
		n	peso	biomasa	hora	n	peso	biomasa	hora	n	peso	biomasa
1	20,1				10:45	5	1899	9495				
2	20,3	6	1771	10626	11:19	5	1867	9335	12:15	6	1755	10530
3	20,2	6	1771	10626	10:00	5	1867	9335	11:50	6	1755	10530
4	20,3	6	1771	10626	10:24	5	1867	9335	12:36	7	1755	12285
5	19,7	8	1498	11984	10:10	8	1497	11976	12:05	8	1470	11760
6	20,4	8	1537	12296	10:00	8	1547	12376	11:45	8	1571	12568
7	19,8	8	1680	13440	10:10	8	1137	9096	11:00	8	1027	8216
8	24,1	8	1282	10256	10:35	8	1711	13688	11:50	8	1238	9904
9	25,4	8	1443	11544	10:00	8	1376	11008	12:28	8	1262	10096
10	25,8	9	1412	12708	9:40	7	1535	10745	12:20	8	1737	13896
11	24,2	7	1630	11411	10:15	9	1424	12815	12:00	8	1750	13996

4.3.2.3. Resultados

En ningún caso se observó que la adición de 300 ppm de formol en la forma descrita, sobre el tanque sin peces produjera una reducción de la concentración de oxígeno en el agua.

En la Figura 31 se presentan las gráficas de la variación del consumo específico de oxígeno ($\text{mg O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$) con respecto al tiempo, en el periodo en que se realizaron los tratamientos. Las líneas verticales indican el punto en que se procedió a la adición de formol (FA) o agua (AF). Debido a un fallo de las sondas, en el experimento 1 sólo se presenta el resultado del tanque con el tratamiento FA.

En la mayoría de los experimentos se observa una ligera tendencia a la reducción del consumo de oxígeno con el paso del tiempo. Esta tendencia se hace mucho más evidente cuando se observa la variación en el periodo de 24 horas (datos no representados) y que se corresponde con el comportamiento del consumo de oxígeno en el primero o en el segundo día de ayuno puesta de manifiesto en el Experimento V (apartado 4.2.3.1).

Aunque el análisis de la varianza realizado sobre los datos de las variaciones de consumo de oxígeno en la media hora después de los tratamientos (BLANCO, FORMOL y AGUA) no detecta diferencias significativas entre los mismos ($n = 20$, $p > 0,05$), en las gráficas pueden observarse aumentos de consumo de oxígeno debidos al estrés de la adición de un líquido sobre un tanque, independientemente de si se trata de formol o de agua. El consumo de oxígeno depende en gran manera de la actividad que desarrollen los peces y esta fluctúa de forma diferente a menudo como respuesta a estímulos similares.

El análisis de la varianza de los datos de las medias diarias de consumo de oxígeno agrupadas en dos categorías: no tratados (BB) y tratados (FA y AF) no muestra diferencias significativas ($n = 6$, $p > 0,05$), por lo que en ningún caso las diferencias unitarias pueden ser achacables a los tratamientos.

4.3.2.4. Discusión

La mayoría de los trabajos sobre el tema muestran un efecto muy claro del tratamiento con formol sobre los peces, aunque a veces los resultados son contradictorios. Así, mientras KAKUTA *et al.* (1991) citan, en carpas (*Cyprinus carpio*) expuestas a 280 ppm de formol, una reducción del consumo de oxígeno junto a síntomas de estrés agudo y comportamiento frenético, muriendo posteriormente, YAMAMOTO (1991a) observa que esta misma especie sometida a 200 ppm durante una hora, no varía su consumo de oxígeno. La causa de esta disparidad puede deberse a la diferencia de condiciones experimentales como las diferentes dosis y tiempos de exposición. Además KAKUTA *et al.* (1991) trabajan con ejemplares activos mientras que YAMAMOTO (1991) lo hace con individuos anestesiados. Ese comportamiento frenético seguido de una mortalidad aguda ha sido observado por nosotros en alguna ocasión aislada, aunque no en el presente trabajo, sin que pueda determinarse la causa. En cualquier caso, ésta no

puede achacarse a la secreción de gran cantidad de mucus en las branquias y en la superficie general del cuerpo como citan KAKUTA *et al.* (1991) en la carpa ya que esto no ha sido observado en las seriolas expuestas a formol (aunque sí en otras condiciones). Como manifiestan algunos autores (WEDEMEYER, 1971; PIPER y SMITH, 1973), la toxicidad del formol es a veces errática.

Son varios los trabajos que muestran que el tratamiento con formol produce una variación del consumo de oxígeno en peces. ROSS *et al.* (1985) citan un aumento del 250% de este consumo en la trucha arco iris *Oncorhynchus mykiss* tratada con 200 ppm de formol durante una hora, mientras que SMITH y PIPER (1972) y WILLIAMS y WOOTEN (1981) observaron un aumento significativo del hematocrito, que supone una respuesta típica a una situación de hipoxia. Por el contrario WEDEMEYER (1971), observó que al cabo de una hora de exposición a 200 ppm de formol, se producía una reducción progresiva del consumo de oxígeno en un 50% en *O. mykiss* y del 25% en *O. kisutch*.

Los resultados del presente trabajo muestran que, en las condiciones experimentales descritas, el tratamiento con formol parece no afectar al consumo de oxígeno de los juveniles de seriola. Esta conclusión concuerda con lo observado por SPEARE *et al.* (1996) en *Salvelinus fontinalis* en agua dulce, con dosis de formol de 200 y 400 ppm y por YAMAMOTO (1991a) en *Cyprinus carpio*. Este último autor concluye que el formol (200 ppm) reduce el intercambio gaseoso en esta especie, aunque en respuesta a esta reducción, la carpa mantiene constante su consumo de oxígeno aumentando su volumen ventilatorio. Este hecho no ha sido comprobado en el presente estudio en el que se intentó afectar lo menos posible el comportamiento de los peces. De todos modos, la observación de las medias diarias de consumo de oxígeno muestra que de haberse producido una deuda de oxígeno debida a la activación del metabolismo anaerobio, como KAKUTA *et al.* (1991) observan en la carpa debidas a deficiencias en el intercambio gaseoso, esta no es apreciable. Otros autores, aunque no midieron la respiración, no apreciaron efectos de los tratamientos de formol sobre parámetros indirectamente relacionados con ella. POWELL *et al.* (1996) mostraron tratamientos de hasta 250 ppm durante 90 minutos, una vez cada semana alternadamente, parecen ser inocuos para los juveniles del salmón atlántico a lo largo del periodo de esmoltificación primaveral.

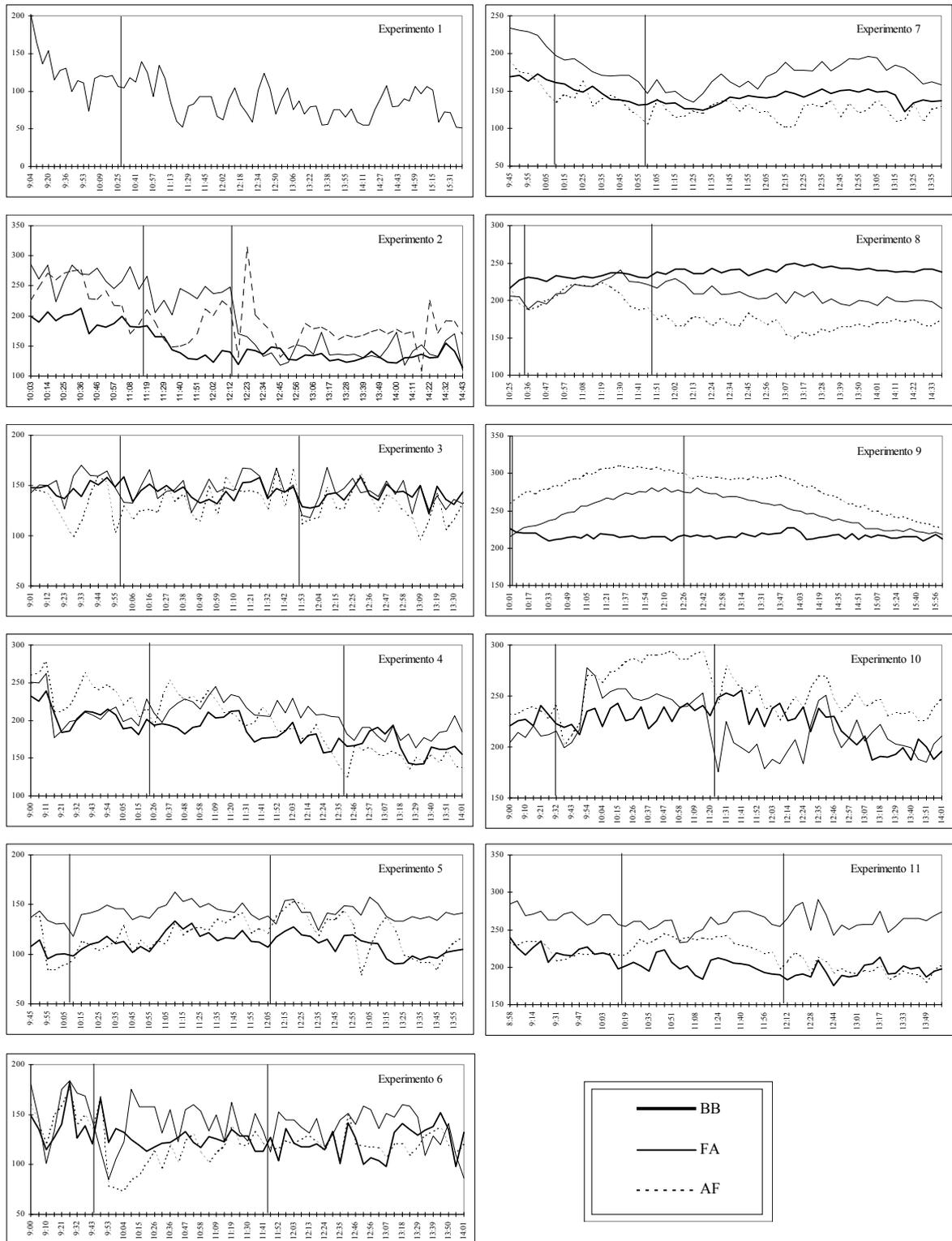


Figura 31. Gráficas de la variación del consumo específico de oxígeno ($\text{mg O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$) con respecto al tiempo (horas : minutos). Las líneas verticales indican los momentos en que se añadió agua o formol.

NOGA (1996) cita que, en ocasiones, el formol no está recomendado para el tratamiento de tanques de peces comerciales debido a que 5 mg de formol añadidos a un tanque, eliminan químicamente un mg de oxígeno disuelto del agua. Como afirman SPEARE *et al.* (1996), esta demanda, citada también por WELLBORN (1985, 1987), parece desmesurada. En nuestro caso y según estos datos, la adición de 600 cc de formol a 2000 litros de agua eliminarían alrededor de 120 g de oxígeno. Si el agua del tanque se encuentra con una concentración de oxígeno de 7 ppm, la cantidad total de oxígeno en el tanque sería de 14 g, y este efecto produciría una anoxia completa, mientras que las sondas no detectaron ninguna reducción.

La presunta reducción de la concentración de oxígeno en el agua debida al efecto del formol ha sido citada también por ROSS *et al.* (1985) y por GHOSH y KONAR (1983). Estos últimos afirman que se produce la reducción con solo 9,73 ppm de formol. SPEARE *et al.* (1996) sugieren que este mecanismo en estanques exteriores puede ser indirecto y biológico más que directo y químico: se debería a que el formol reduce la fotosíntesis ya que mata a la vegetación acuática. Además, tras un experimento en el que se trató a truchas arco iris, SMITH y PIPER (1972) fueron incapaces de demostrar que se produjera ninguna declinación de los niveles de oxígeno disuelto.

Por tanto, dado que el formol comercial (40%) en las condiciones descritas en el presente experimento, no afecta ni al consumo de oxígeno de juveniles de *seriola mediterránea*, ni a la concentración de oxígeno del agua, se plantea como un tratamiento rutinario de prevención de epizootias muy recomendable en sistemas de producción, en los que difícilmente puede aportarse oxígeno puro. Sin embargo debe tenerse siempre presente que pueden aparecer complicaciones puntuales por motivos aún no muy bien aclarados.

4.4. Experimento XI : ESTIMACIÓN DEL CONSUMO DE OXÍGENO DEPENDIENDO DEL TAMAÑO DE LOS INDIVIDUOS Y DE LA TEMPERATURA DEL AGUA, DE FORMA COMBINADA.

4.4.1. Introducción

Como se ha expuesto en la Introducción General (apartado 1.5), la acuicultura productiva necesita predecir los valores de determinados parámetros a la hora de dimensionar instalaciones, cuantificar la mano de obra, los recursos energéticos, el aprovisionamiento de bienes y equipos, en suma para realizar el diseño completo de las unidades y de los gastos de producción. Dado que uno de los parámetros más importantes a considerar en los diseños lo constituye la disponibilidad de oxígeno, tanto en instalaciones en tierra como en mar abierto, y que, como se ha citado anteriormente, los factores que más influyen este consumo de oxígeno de los peces son el peso de los mismos y la temperatura del agua, resulta una herramienta muy útil la disponibilidad de modelos que permitan estimar, de una forma más o menos fiable, el consumo de oxígeno de los peces en función de ambos factores.

4.4.2. Material y Métodos

Se han analizado los datos disponibles (823) recogidos durante los años 1998 – 2000, de consumo específico de oxígeno ($\text{mg O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$), en relación con la temperatura del agua ($^{\circ}\text{C}$) y el peso medio de los individuos (g). Se han considerado los valores de prealimentación, y los valores máximos diarios, que se interpretan como los valores de consumo de oxígeno debidos al alimento (SDA). Al igual que en el experimento IV, se han considerado solo los lotes alimentados a saciedad, tres veces al día y en condiciones normales de cultivo: no sometidos a tratamientos especiales, carentes de estrés aparente, sin problemas patológicos y que mostraban un comportamiento y una ingesta alimenticia normal.

En la Figura 32 aparecen representados en un gráfico de contorno, la distribución de frecuencias de los datos de peso medio y temperatura considerados. En ella queda patente que solo un área limitada de toda la superficie posible de valores encuadrada por los límites de temperatura ($14 - 26^{\circ}\text{C}$) y de peso medio ($100 - 1200 \text{ g}$) ha sido tomada en cuenta. En el resto del

área (color verde oscuro) no existen valores observados. Esto se debe fundamentalmente a dos razones:

Como ha quedado patente en el apartado 3.4, los individuos fueron capturados a finales de verano, con un peso medio de alrededor de 100 g. Todos los valores de pesos superiores, se corresponden a estos mismos individuos crecidos en cautividad a lo largo de los 18 meses posteriores a su captura, por lo que, en cada periodo del año se dispuso de un lote de peces con un peso medio semejante, correspondiente a su crecimiento en condiciones de cultivo.

En la descripción de las instalaciones (apartado 3.1) se ha hecho referencia a las posibilidades de variar la temperatura del agua, que se limitaron a poder calentarla hasta una temperatura de 18 - 20 °C dependiendo de la temperatura natural del agua. En ningún caso se ha dispuesto de la posibilidad de enfriar.

Debido a estas dos razones, los valores de consumo de oxígeno a diferentes temperaturas y diferentes pesos medios se han visto limitados a los valores de ambos parámetros existentes en cada momento. Esta limitación queda reflejada en las áreas que aparecen en la Figura 32.

A fin de obtener modelos que estimen los picos de consumo específico de oxígeno mínimos y máximos, a lo largo del día, se han considerado los datos de consumo de oxígeno justo antes de la alimentación (prealimentación) y datos de consumo máximo diario (alimentación).

Una vez agrupados los datos, y eliminados aquellos considerados erróneos, se ha procedido a la realización de un análisis de regresión múltiple con ayuda del programa informático STATISTICA[®], estableciendo como variables independientes los logaritmos neperianos de los valores de peso (g) y temperatura (°C), y como variable dependiente el logaritmo neperiano del consumo específico de oxígeno (VO₂), a fin de ajustarlo al modelo:

$$\ln VO_2 = a_0 + a_1 * \ln W + a_2 \ln T$$

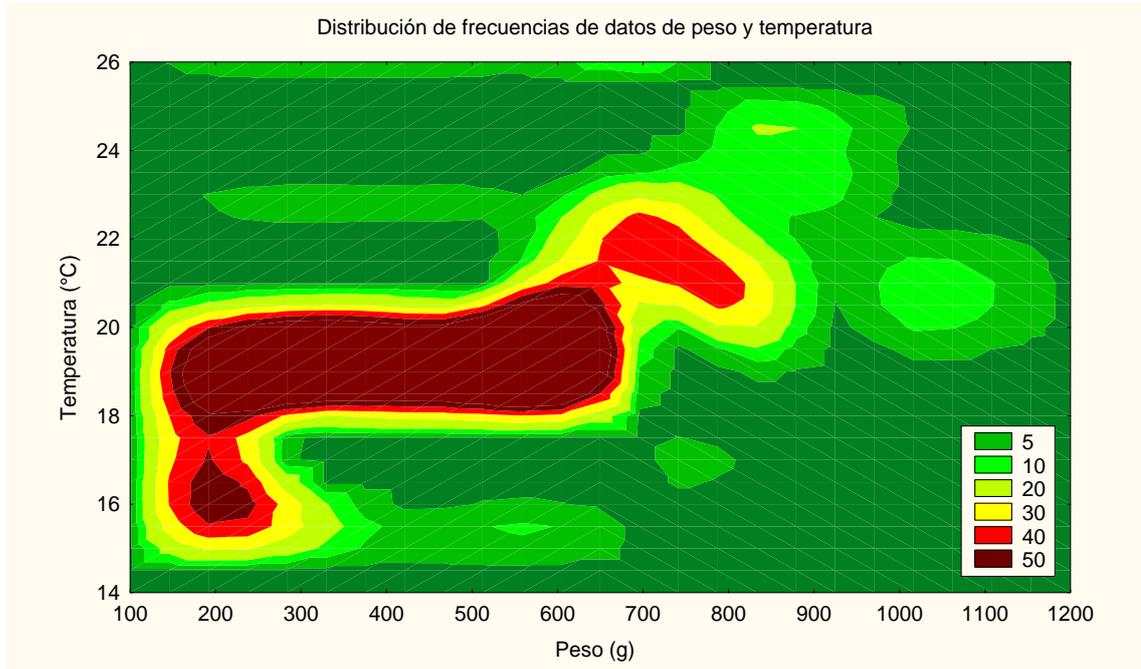


Figura 32. Gráfica de contorno que muestra la distribución de los datos de pesos medios y temperaturas que se han empleado en la elaboración del modelo. Los valores de la leyenda se corresponden con el número máximo de datos considerado, en cada área coloreada.

4.4.3. Resultados

Las ecuaciones de regresión obtenidas son las siguientes (\pm EE):

- consumo específico de oxígeno (VO_2) en prealimentación ($mg\ O_2\ kg^{-1}\ h^{-1}$)

$$\ln VO_2 = -2,22 \pm 0,38 - 0,13 \pm 0,03 * \ln W + 2,85 \pm 0,16 \ln T \quad r^2 = 0,36$$

- consumo específico de oxígeno (VO_2) máximo debido a la alimentación ($mg\ O_2\ kg^{-1}\ h^{-1}$)

$$\ln VO_2 = -5,10 \pm 0,63 - 0,49 \pm 0,07 * \ln W + 4,47 \pm 0,53 \ln T \quad r^2 = 0,29$$

El análisis de la varianza, F (2, 820), en ambos casos pone de manifiesto que la correlación es significativa ($p < 0,01$).

Como ha quedado ampliamente explicado en el apartado dedicado al efecto del peso corporal sobre la tasa de consumo de oxígeno de la Introducción General (apartado 1.3.2.1.), hay que tener en cuenta que el exponente del peso (a_1) en la ecuación que correlaciona este factor con el consumo específico de oxígeno (VO_2 , $mg\ O_2\ kg^{-1}\ h^{-1}$): $\ln VO_2 = a_0 + a_1 \ln W + a_2 \ln T$, se corresponde con “b-1”, siendo “b” el exponente del peso (W) en la ecuación que correlaciona este factor con el consumo total de oxígeno de los peces (MO_2 , $mg\ O_2\ h^{-1}$). En nuestro caso los exponentes “b” de las ecuaciones anteriormente citadas son de 0,87 y 0,51 en prealimentación y tras la alimentación respectivamente.

En las Figura 33 se han representado en gráficos de contorno, las estimaciones de los consumos específicos de oxígeno ($\ln VO_2$) en prealimentación y debido a la alimentación, con respecto a la temperatura ($\ln T$) y al peso medio de los individuos ($\ln W$).

En la Figura 34 se han representado los resultados del modelo con los datos sin transformar logarítmicamente. En ella aparecen las isotermas en la relación entre el consumo específico de oxígeno y el peso medio de los individuos.

4.4.4. Discusión

Los resultados obtenidos ponen de manifiesto que los juveniles de *seriola mediterranea* en condiciones de cultivo aumentan su metabolismo proporcionalmente a la temperatura e inversamente proporcional a su peso, como ya ha sido puesto de manifiesto por los resultados obtenidos en los experimentos II y IV. Además, el análisis de regresión demuestra que tanto la temperatura como el peso medio de los individuos ejercen una mayor influencia sobre el pico de consumo de oxígeno máximo, debido a la alimentación que sobre el valor de consumo en prealimentación.

En las ecuaciones de regresión, donde figuran los errores estándar, puede observarse que los exponentes del peso (-0,13 vs -0,49) y la temperatura (2,85 vs 4,47) son significativamente inferiores y superiores ($p < 0,1$) respectivamente, en la segunda ecuación. Este hecho indica que el efecto de la SDA es mayor a medida que aumenta la temperatura y menor en los individuos más grandes. Esta apreciación numérica, se observa con más facilidad en las Figuras 33 y 34.

En la Figura 33, en donde aparecen los datos transformados logarítmicamente, las isopletras de consumo específico de oxígeno son más verticales en el caso de la alimentación que en el de prealimentación (efecto del peso) y así mismo se encuentran más apretadas (efecto de la temperatura).

En la Figura 34, en donde aparecen los datos sin transformar, el efecto de la temperatura se observa en que las isotermas se separan a medida que aumenta la temperatura, en el caso de la alimentación, y en que, al aumentar el peso, caen dramáticamente.

El hecho de que al aumentar la temperatura aumente así mismo el consumo de oxígeno máximo tras alimentación pudiera deberse a que los datos de consumo de oxígeno utilizados correspondían a peces alimentados a saciedad. Es sabido que al aumentar la temperatura se produce un aumento de la tasa de alimentación, cuando ésta no se encuentra restringida. Así mismo, algunos autores han mostrado la relación positiva que existe entre la cantidad de alimento ingerido y la SDA ya que, independientemente de la composición de la dieta, una mayor ingesta aumenta los procesos físicos del tratamiento de lo ingerido (TANDLER y BEAMISH, 1981).

Como aparece reseñado en el apartado 1.3.2.1., la influencia de la alimentación sobre el exponente “b” ha sido puesta de manifiesto, entre otros, por HOGENDOORN (1983) en *Clarias lazera*, LEMARIE *et al.* (1992) en *Dicentrarchus labrax*, y KADOWAKI (1994) en *Seriola quinqueradiata*. Todos coinciden en que el efecto del peso es mayor (exponente “b” menor) en peces en ayunas que en los alimentados. Este hecho podría deberse a que el efecto metabólico de la SDA por unidad de biomasa de pez, es relativamente mayor en los peces más pequeños que en los de mayor tamaño. En nuestro caso, la ecuación combinada peso-temperatura muestra un exponente “b” del peso de 0,87 en prealimentación y de 0,49 tras la alimentación, que concuerda con esta hipótesis, al igual que lo observado por GARCIA-GARCIA *et al.* (1997, 2001) en dorada, (*Sparus aurata*), con valores del exponente del peso “b” de 0,5 y de 0,36 y en el sargo picudo (*Puntazzo puntazzo*), con valores de “b” de 0,71 y 0,69 en prealimentación y como consumo máximo de oxígeno tras la alimentación, respectivamente.

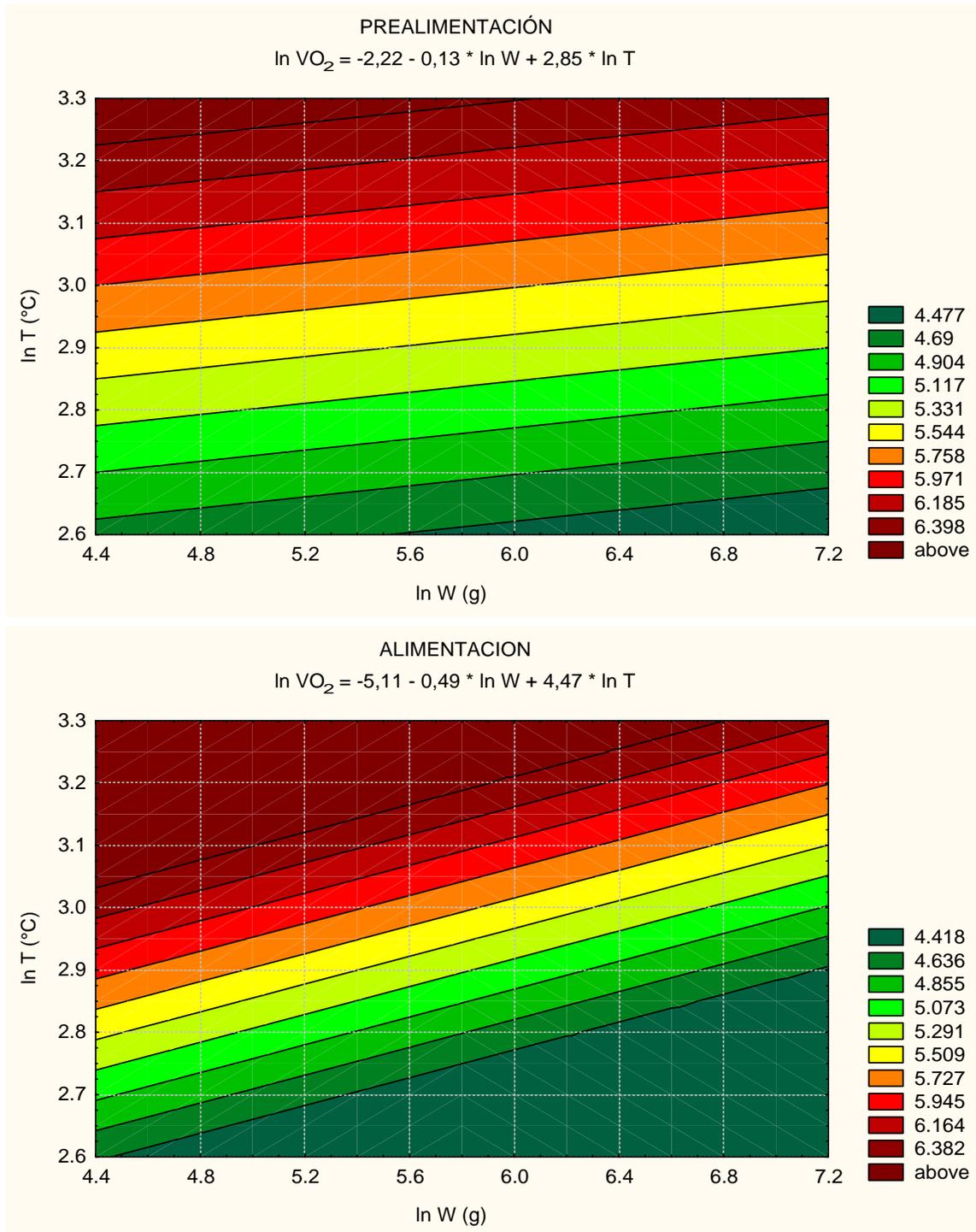


Figura 33. Gráficos de contorno que muestran las estimaciones del consumo específico de oxígeno ($\ln VO_2$) en prealimentación y máximo debido a la alimentación, a partir de los parámetros peso medio ($\ln W$) y temperatura ($\ln T$) según el modelo indicado. Los datos de la leyenda son $\ln VO_2$.

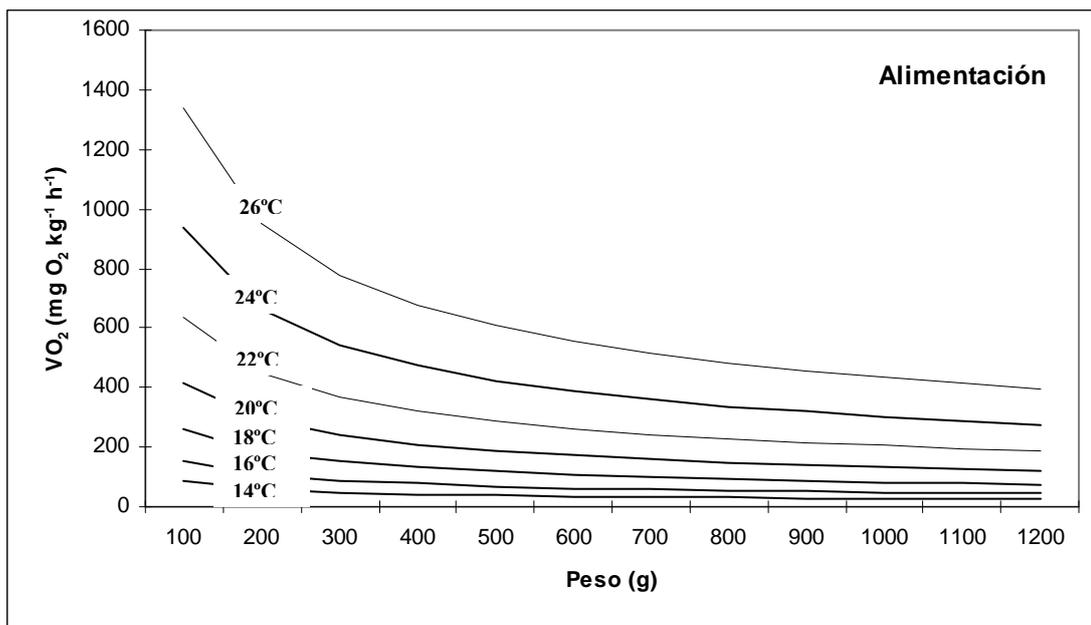
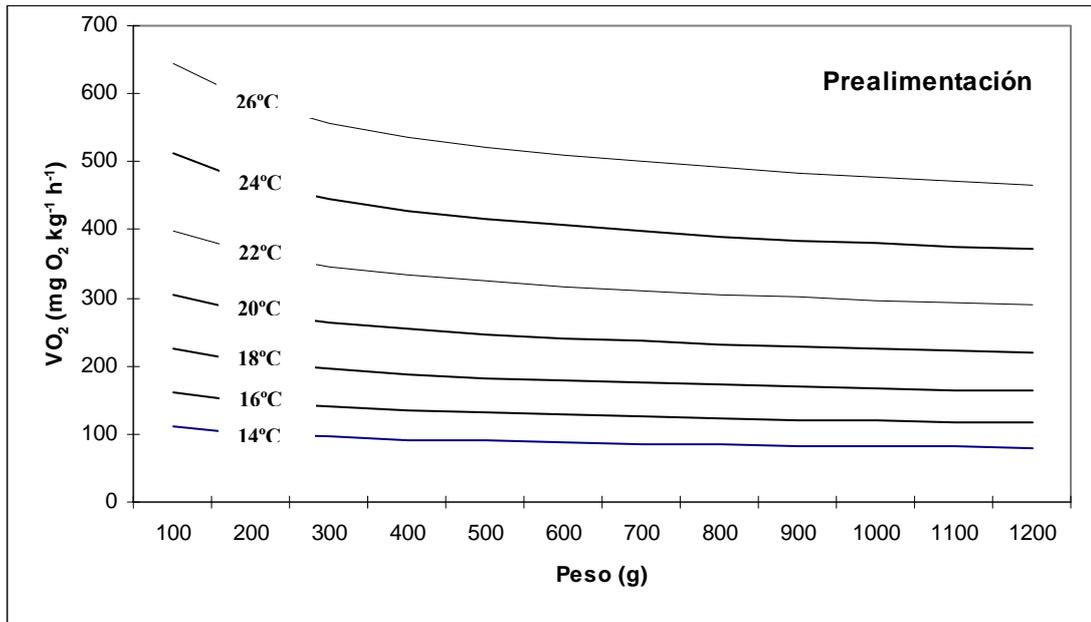


Figura 34. Isotermas que muestran el comportamiento del consumo específico de oxígeno frente a la temperatura y al peso medio de los individuos.

5. DISCUSIÓN GENERAL

5.1. Medida del consumo de oxígeno

Como se ha puesto de manifiesto, la mayoría de los trabajos realizados para la obtención de las tasas metabólicas en peces, miden su respiración en cámaras cerradas (respirómetros), normalmente de tamaño reducido. Como expone JOBLING (1994), la extrapolación de los resultados obtenidos en esta situación, a sistemas de producción a alta densidad ($> 1 \text{ kg/m}^3$) que algunos autores han realizado, resulta poco realista. Ya que es necesaria la información empírica de las características metabólicas de los peces en el diseño racional de las instalaciones de cultivo intensivo, ésta solo puede obtenerse por medidas del metabolismo en sistemas convencionales a las densidades típicas de los cultivos intensivos.

Así mismo, cuando la alimentación se realiza en condiciones de cultivo intensivo debe tenerse en cuenta que se produce un efecto combinado de la actividad natatoria, la ingestión de alimento y la digestión. Por tanto, el metabolismo energético representativo del medio natural y de las condiciones de cultivo debe ser estimado permitiendo que los peces naden y se alimenten libremente, y se vean libres de situaciones de estrés. Los resultados de esta tesis se han obtenido a partir de peces que se movían y alimentaban libremente, con las limitaciones propias impuestas en cada uno de los experimentos. Como afirman GUINEA y FERNANDEZ (1991), tales condiciones aseguran una aproximación al cultivo industrial de peces o a las condiciones del medio natural.

Por otra parte, este uso de los tanques de cultivo como respirómetros no cubiertos plantea el problema expuesto en el apartado 1.4.2., de los posibles efectos del intercambio gaseoso a través de la superficie del agua. Este efecto se ha despreciado en los diferentes experimentos que constituyen el presente estudio, en base a las siguientes puntualizaciones:

La difusión pasiva del oxígeno a través del agua es muy lenta siendo inversamente proporcional al gradiente de concentraciones de oxígeno (WHEATON, 1977).

Las concentraciones de oxígeno del agua a la entrada de los tanques siempre estuvieron muy próximas al 100% de saturación, y las de la salida, por encima del 70% por lo que el gradiente de concentración de oxígeno fue reducido.

El mantenimiento de densidades importantes de peces (y por tanto de caudales) conduce a que la depleción de la concentración de oxígeno se deba fundamentalmente a la respiración de los peces, minimizando el efecto de otras variables.

El uso como control de un tanque de cultivo en idénticas condiciones pero sin peces, compensa en gran medida los efectos debidos a la reaireación.

Como apostilla GARCIA-GARCIA (1994), en la práctica en tanques pequeños y en los que se establece un flujo laminar, ese efecto no parece tener importancia (MC LEAN *et al.*, 1993), y quizás solo tendría efecto en la lámina más superficial, no afectando prácticamente al volumen total del tanque.

Otra cuestión a tener en cuenta cuando se utiliza un tanque de cultivo como respirómetros lo constituye la demanda de oxígeno no debida a los peces. Esta demanda puede ser biológica o química. La primera la producen todos los biotas no peces presentes en el tanque. En un cultivo intensivo monoespecífico, estos biotas se reducen a protozoos y bacterias. En cuanto a la demanda química, esta puede ser importante si lo es la cantidad de desechos metabólicos y materia orgánica presentes en el tanque. Este problema puede ser solventado en parte si se dispone de un tanque en idénticas condiciones pero sin peces. Si a la estimación del consumo de oxígeno del tanque con peces se le resta el consumo de oxígeno del tanque sin peces, puede afirmarse que la diferencia será debida sólo a los peces presentes en el primer tanque. Esta estrategia ha sido seguida por varios autores en la realización de sus experimentos (CECH, 1990; OIKAWA *et al.*, 1991; ROSS *et al.*, 1992; MC LEAN *et al.*, 1993; FERNANDEZ-BORRAS *et al.*, 1995; REIDY *et al.*, 1995; MOSER *et al.*, 1996; STEINARSSON y MOKSNESS, 1996; REQUENA *et al.*, 1997; CARLSON y PARSONS, 1999; GELINEAU *et al.*, 1999; ZAKES *et al.*, 2001).

En suma, el uso de tanques abiertos como respirómetros, con el uso de un tanque en idénticas condiciones pero sin peces, supone una alternativa a las mediciones en sistemas estancos. Y como se ha citado en el apartado 1.4, ha sido utilizado por numerosos autores. Tiene como elemento positivo el que permite la estimación del consumo de oxígeno en unidades de producción. Como aspecto negativo puede citarse el que los errores en las mediciones son mayores que en los sistemas estancos. Sin embargo, dado que los errores se distribuyen aleatoriamente, no producen sesgo y pueden ser asumidos.

En todos los experimentos a excepción del III, el método de medida empleado ha sido el denominado de flujo de agua abierto (apartado 3.3.2). Como ha sido puesto de manifiesto en el apartado 1.4.2. de la Introducción General, los sistemas respirométricos de flujo abierto tienen ciertas ventajas sobre los de flujo cerrado ya que producen una renovación constante del agua y por tanto eliminan los desechos metabólicos y el CO₂ (FERNANDES y RANTIN, 1989), cuya presencia reduce la afinidad de la hemoglobina por el oxígeno en la sangre de los peces (SAUNDERS, 1962) y el factor de transferencia entre el agua y el sistema circulatorio de los mismos. Sólo en el experimento III se ha utilizado el método de medida de flujo de agua cerrado (apartado 3.3.1) por razones obvias.

5.2. Datos de consumo

Del análisis global de los resultados se deduce que el consumo de oxígeno de la seriola frente a los factores considerados fluctúa en forma y medida comparable a cualquier teleósteo perciforme de vida semipelágica. Desde el punto de vista cuantitativo, la seriola mediterránea muestra un consumo específico de oxígeno comparable al que muestran especies marinas que se cultivan en la actualidad como el salmón, la dorada (GUINEA y FERNANDEZ, 1997) y la lubina (HERSKIN y STEFFENSEN, 1998), con un rango de valores medios entre 100 y 400 mg O₂ kg⁻¹ h⁻¹. Así mismo son concordantes con los datos que aparecen en los escasos trabajos sobre consumo de oxígeno del género *Seriola*, y que han sido citados en la Introducción General (apartado 1.1.9.)

Una comparación general de los valores de consumo de oxígeno de *Seriola dumerili* observados, muestra que este consumo es superior al que se cita en peces claramente sedentarios

como los pleuronectiformes (WOOD *et al.*, 1979; PRIEDE y HOLLIDAY, 1980; DUTHIE, 1982), con valores de consumo específico de oxígeno por debajo de $100 \text{ mg O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$, pero inferior al que muestran los grandes nadadores pelágicos, como los corifénidos (358 a $726 \text{ mg O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$ en *Coryphaena hippurus*, BENETTI *et al.*, 1995) o los escombriformes. A este respecto, la tasa metabólica estándar de los atunes es entre tres y siete veces más elevada que la del salmón *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) o la trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*) (BRILL, 1979; GRAHAM y LAURS, 1982; BRILL, 1987; BOGGS y KITCHELL, 1991). *Katsuwonus pelamis* puede alcanzar tasas de consumo de oxígeno de aproximadamente $2500 \text{ mg O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (GOODING *et al.*, 1981).

5.3. Peso y temperatura

Los experimentos II, IV y XI han puesto de manifiesto como la tasa metabólica específica se reduce al aumentar el peso de los individuos y aumenta al hacerlo la temperatura del agua. Sin embargo los resultados obtenidos, son distintos en cada uno de los casos.

El mejor ajuste observado en el experimento II ha sido el del modelo lineal, mientras que en los otros casos los datos se distribuyeron de forma potencial. La explicación de la diferente distribución de los datos en el experimento II puede ser que la temperatura aumentó a lo largo del experimento, al mismo tiempo en que los peces aumentaban de peso. En los experimentos IV y XI, por el contrario, el ajuste se realizó a partir de un grupo muy variado de datos

El efecto del peso, obtenido en el experimento IV, con un valor del exponente “b” de 0,6 en prealimentación, es significativamente superior al efecto mostrado en el experimento XI también en prealimentación, con un valor de “b” de 0,87. El por qué de esta disparidad pudiera estar en la presencia del efecto de aclimatación térmica puesto de manifiesto en el experimento II, ya que los datos de consumo de oxígeno utilizados en el análisis de dicho experimento correspondieron a peces mantenidos a una temperatura constante, por medio de la caldera. En el apartado 1.3.2.1. se ha citado que el efecto del peso sobre la tasa metabólica puede ser superior al aumentar la temperatura (FRY 1971; HETTLER, 1976; LEMARIE *et al.*, 1992).

Al igual que en el caso del peso, el efecto de la temperatura mostrado en los experimentos II y XI es distinto. En el experimento II, como ya se ha citado, los datos se ajustan a un modelo lineal mientras que en el experimento XI lo hacen a uno de tipo potencial. La explicación puede estar nuevamente en el hecho de que la variación de temperaturas en el experimento II se realiza a lo largo del mismo, siendo relativamente estrecho el rango de pesos de los peces empleados. Estos pesos así mismo aumentan a lo largo del experimento. Como consecuencia, y según lo puesto manifiesto por DALLA VIA *et al.* (1998) y JOBLING (1994), los cambios térmicos, siempre ascendentes y moderados producen aumentos así mismo, progresivos y moderados en la tasa metabólica, al existir una adecuación al nuevo nivel térmico.

Los resultados obtenidos tanto en el experimento II como en el XI, muestran que la alimentación tiene una marcada relevancia sobre el efecto de la temperatura. Como se ha citado en el apartado 1.3.2.1., la alimentación aumenta el efecto de la temperatura sobre la tasa metabólica.

Este efecto se pone de manifiesto en el experimento II, en el que los peces fueron alimentados con una cantidad fija de alimento. En el experimento XI, los peces se alimentaron a saciedad por lo que no puede descartarse la existencia de un aumento del consumo postprandial de oxígeno debido al aumento del alimento como consecuencia de una mayor temperatura.

5.4. Alimentación

Como ha quedado patente a lo largo de la presente tesis, un factor a tener muy en cuenta en la gestión de los cultivos es el aumento de la tasa metabólica que se produce tras la alimentación y que ha sido definido como Acción Dinámica Específica (SDA). Este efecto se ha puesto de manifiesto en los experimentos I, II, V, VI, VII, VIII, XI, y puede observarse en los mismos que su valor es muy variable (Tabla XVII), ya que como ponen de manifiesto numerosos autores, puede depender no solo de la cantidad ingerida sino de los otros factores detallados (temperatura, tamaño de los peces, frecuencia de distribución del alimento, composición del mismo, etc).

La comparación entre los resultados obtenidos entre los diferentes experimentos que han puesto de manifiesto directa o indirectamente el efecto de la SDA sobre la tasa metabólica (Tabla XVII) conlleva un análisis relativamente complejo debido a las diferentes condiciones experimentales, fundamentalmente en lo referente a los distintos tipos de alimentación e ingesta. Como se ha citado en el experimento XI, la comparación de las ecuaciones que relacionan la tasa metabólica con el peso y la temperatura, con y sin alimentación, pone de manifiesto que el efecto de la SDA es mayor a medida que aumenta la temperatura y menor en los individuos más grandes. Los resultados del experimento II parecen no corresponder con esta apreciación ya que los individuos más grandes muestran un mayor porcentaje de incremento atribuible a la SDA. La explicación radica en el hecho de que los animales crecieron en una condición de temperatura creciente, por lo que la presencia de individuos más grandes se corresponde con el régimen térmico más elevado, y esto si esta de acuerdo con la norma general. Así mismo están en desacuerdo con esta norma los resultados del experimento VIII (Apartado 4.2.2.2.4.3) en el que, a pesar del menor tamaño de los peces, el incremento debido a la alimentación es anormalmente bajo, sin que exista una razón aparente, salvo la referente a que el régimen térmico fue en la primera fase del experimento, relativamente bajo y estaría en concordancia con la afirmación realizada anteriormente de que el efecto de la SDA es menor a temperaturas más bajas.

Tabla XVII. Resumen de los resultados del porcentaje del consumo específico de oxígeno producido por la acción dinámica específica (SDA) de aquellos experimentos en los que se ha cuantificado.

EXPERIMENTO	OBJETIVO	TEMPERATURA	PESO	SDA% MEDIA
I	Variación diaria	20 ± 1 °C	324 g	64 %
II	Temperatura	18 – 27 °C	488 – 757 g	25 - 40 %
V	Frec. de alimentación	19 ± 1	308 g	30 % (media)
VI	Alimentación continua	20 ± 1 °C	600 g	38 %
VII	Ayuno	27 °C	751 g	60 %
VIII	Nivel energético	15 – 19 °C	100 – 350 g	11.4 % (media)

Si bien el tema del incremento de la tasa metabólica debido a la alimentación es de gran importancia en la gestión de los cultivos, lo es, así mismo, el conocimiento de la depresión metabólica debida al ayuno. Este asunto ha sido tratado en los experimentos V y VII. Los resultados de ambos discrepan en cierto sentido, aunque esta discrepancia puede achacarse a las distintas condiciones experimentales. En el experimento V sólo se han considerado un máximo de dos días de ayuno mientras que en el experimento VII fueron nueve. En el primer caso, se alcanzó un estado estacionario en el segundo día de ayuno (el último considerado), mientras que en el segundo caso, en el que el ayuno fue prolongado, la situación de estabilidad en la tasa metabólica se alcanzó a partir del quinto día. La explicación de esta disparidad, a parte de otras muchas consideración metodológicas, puede deberse a las diferentes temperaturas en que se desarrollaron ambos experimentos, 19 ± 1 °C en el primer caso y en torno a 27°C en el segundo. Esta diferente disminución de la tasa metabólica debida a la temperatura ha sido observada por FERNANDEZ-BORRAS *et al.* (1995) en *Sparus aurata* en las que la depresión metabólica fue más acusada a temperatura elevada, tanto en valor absoluto como relativo.

Al refererirse al ayuno, en la Introducción General (apartado 1.3.2.2.3.) se ha mostrado que en esta depresión metabólica pueda haber un efecto debido a la actividad de los peces. Este hecho ha sido citado por BEAMISH (1964) y puesto de manifiesto en atunes por BOGGS y KITCHELL (1991), en los que el suelo de consumo a 24°C, se alcanza tras más de dos semanas de ayuno. Es cierto que, en general, existe un mayor nivel de actividad al aumentar la temperatura y que lógicamente esta reducción en la actividad es más evidente cuanto mayor es el nivel de actividad. Sin embargo, como ya se ha citado en ese apartado, no parece ser esta la causa principal de que a mayor temperatura la reducción de la tasa metabólica al prolongarse el ayuno se detenga más tarde al ser mayor la temperatura.

Otra diferencia metodológica entre ambos experimentos la constituye el peso medio de los animales empleados, que supone aproximadamente el doble (751 g) en el experimento VII que en el V (308 g). De acuerdo con este resultado, BOYCE y CLARKE (1997) destacaron en *Harpagifer antarcticus*, que el efecto de la SDA se prolonga durante más tiempo en los animales de mayor tamaño, de forma independiente a la cantidad ingerida.

En el experimento VI sobre el efecto de la distribución continua de alimento en la tasa metabólica, la amplitud del efecto de la alimentación es significativamente menor al alimentar de forma continua. Este resultado concuerda con lo observado previamente en el experimento V sobre frecuencia de alimentación (apartado 4.2.3.1.3.) y ha sido así mismo constatado por YAGER y SUMMERFELT (1993) en *Stizostedion vitreum*, en el que, como en nuestro caso, las tasas medias diarias de consumo de oxígeno no se vieron afectadas significativamente por la frecuencia de alimentación de 2, 3 y 15 veces al día.

Como ya se ha puesto de manifiesto, en ninguno de los experimentos se ha alimentado a los peces con una sola toma al día, garantizando así que la disponibilidad de alimento no constituya un factor limitante y por considerarlo una práctica no habitual en las condiciones de un cultivo de peces a escala de producción.

5.5. Ritmos biológicos

En la Introducción General (apartado 1.3.1.2.1.) se ha mostrado la importancia de considerar los ciclos naturales como herramienta para optimizar la producción de peces (JARBOE, 1995) ya que su metabolismo está en parte regulado por ciclos endógenos circadianos y por ciclos exógenos diarios (PARKER, 1984). El análisis de los ritmos diarios de consumo específico de oxígeno que se ha realizado en los experimentos V, VI, VII y VIII, muestra una concordancia con otras especies. Se observa un brusco incremento tras la primera distribución de alimento y una paulatina disminución, tras una cierta inercia que sucede a la última distribución de alimento, hasta los valores iniciales de prealimentación. Estos resultados han sido ampliamente discutidos en cada uno de los experimentos. Como se ha dicho en repetidas ocasiones a lo largo de este trabajo, en ninguno de los experimentos se ha observado la existencia de una anticipación del aumento de la tasa metabólica, al momento de suministro del alimento. Esta anticipación ha sido observada en otras especies por varios autores.

Como ya se ha citado, en algunos estudios realizados con salmónidos, ciprínidos, y varias especies de peces marinos, se ha observado la existencia de este efecto de anticipación del aumento del consumo de oxígeno a la alimentación (MUIR y NIIMI 1971; BRETT y ZALA 1975; HAMADA y MAEDA, 1983; MAXIME *et al.*, 1989; GUINEA y FERNANDEZ, 1991;

KINDSCHI y KOPY, 1994; GARCIA-GARCIA, 1994; RUEDA *et al.*, 1995). Por el contrario, este efecto no fue observado en trucha arco iris en agua de mar (MOLLER y DAHL-MADSEN, 1986) ni en la seriola japonesa (FURUKAWA *et al.*, 1992), lo que concuerda con lo observado en el presente trabajo. Esta no existencia pudiera deberse a que en ninguno de los experimentos, los animales fueron alimentados durante un tiempo prolongado, con una sola toma de alimento o con una dieta restringida, que a juicio de algunos autores que han trabajado sobre este tema (BOUJARD *et al.*, 1993; SANCHEZ-VAZQUEZ *et al.*, 1995), puede ser el desencadenante de este comportamiento.

En los experimentos V y VII, en los que los peces fueron puestos en situación de ayuno, ha podido observarse la existencia de ritmos diarios significativos (revelados mediante el análisis del Cosinor), ajenos al suministro de alimento.

5.6. Manipulaciones y tratamientos

Los experimentos IX y X han puesto de manifiesto que las tareas propias de un cultivo productivo son susceptibles de ser aplicadas en juveniles de *Seriola dumerili* sin que exista una respuesta diferente desde el punto de vista metabólico que la que presentan especies marinas que se cultivan a gran escala, como la dorada y lubina.

Algunos autores (PICKERING, 1993b; HERNÁNDEZ, 1999) han puesto de manifiesto la capacidad que tienen algunas especies para habituarse a las condiciones propias de cultivo, reduciendo la demanda energética suplementaria provocada por una situación de estrés. Esta demanda de energía no específica, que según SCARABELLO *et al.* (1992) refleja tal vez un aspecto psicológico (pánico), podría reducirse aparentemente tras una sola tanda de ejercicios. Una explicación de este fenómeno puede ser el aprendizaje, es decir que los peces se encuentran menos afectados psicológicamente en las manipulaciones posteriores. En el presente trabajo, los peces utilizados ya habían sido sometidos antes de los experimentos a numerosos sucesos semejantes a los testados, durante su periodo de aclimatación a la cautividad por lo que deben ser considerados como “adaptados”. Por tanto, los resultados en individuos salvajes pudieran no ser del mismo orden.

6. CONCLUSIONES

1. En condiciones de cultivo, el perfil diario de consumo de oxígeno se caracteriza por un marcado aumento de las tasas metabólicas tras la alimentación, seguido por un paulatino descenso hasta los niveles de prealimentación sin que se haya observado en ningún caso un efecto de anticipación.
2. La temperatura aumenta de forma muy significativa el metabolismo de esta especie, siendo este efecto más acusado tras la alimentación. Los juveniles de *Seriola mediterranea* parecen ser capaces de aclimatarse térmicamente, reduciendo este efecto de la temperatura sobre el metabolismo.
3. Los juveniles de *Seriola mediterranea*, se comportan como oxirreguladores frente a una hipoxia gradual, a lo largo de todo el rango vital de concentración de oxígeno en el medio. Aunque este comportamiento puede reducir sus posibilidades de supervivencia en una situación de hipoxia aguda, el mantenimiento de las tasas metabólicas implica la no reducción de sus funciones vitales, lo que puede ser considerado como un factor positivo para el cultivo de esta especie.
4. El consumo específico de oxígeno en rutina de los juveniles de *Seriola*, disminuye al aumentar el tamaño de los individuos. Esta disminución es más marcada que la observada en la mayoría de los peces, no descartándose que parte de este efecto sea debido a que los individuos más grandes muestren un nivel de actividad menor que los individuos más pequeños.
5. El consumo de oxígeno total diario de los juveniles de *Seriola mediterranea* se muestra independiente del número de tomas de alimento, aunque es menor en los peces en ayunas. El pico de máximo consumo es superior en los peces alimentados con tres tomas al día que en los alimentados con dos. El retorno a los niveles de prealimentación se produce alrededor de las siete horas después del inicio de la alimentación, independientemente del número de tomas.

-
6. En situación de ayuno se produce una variación significativa del patrón rutinario del ritmo diario de consumo de oxígeno en juveniles de seriola sugiriendo la existencia de un ritmo endógeno que, a priori no parece estar modulado ni por el metabolismo alimentario ni por las variaciones térmicas, pudiendo corresponder a un posible aumento en la actividad nocturna.
 7. Cuando la seriola es alimentada con una ración diaria no limitante, ésta puede ser distribuida con distintas frecuencias sin que se vean afectados ni el crecimiento ni el consumo de oxígeno. Sin embargo, los perfiles diarios de dicho consumo en esta especie se ven significativamente suavizados, con una amplitud de consumo menor y una duración más prolongada del efecto de la alimentación, lo que conllevaría la recomendación de utilizar esta estrategia de alimentación continua si se desea reducir el pico máximo de consumo de oxígeno de una unidad de cultivo.
 8. La alimentación a saciedad de juveniles de seriola con dietas con un nivel proteico no limitante y altos niveles de grasa, no afecta al crecimiento ni al consumo de oxígeno, lo que sugiere que la energía excedentaria se acumula directamente en los tejidos corporales desplazando al agua.
 9. Frente a ciertas manipulaciones, los juveniles de seriola muestran un aumento metabólico semejante al que se produce como consecuencia de la alimentación, con tiempos de recuperación inferiores a las 7 horas por lo que las manipulaciones propias de un cultivo pueden ser realizadas sin que afecten severamente a los rendimientos de esta especie.
 10. En el rango de temperaturas testado (19,7 - 25,8°C), el tratamiento con 300 ppm de formol en las condiciones descritas no afecta ni al consumo de oxígeno de juveniles de seriola mediterránea, ni a la concentración de oxígeno del agua, por lo que puede realizarse sin un aporte suplementario de oxígeno. Dados los efectos positivos que el tratamiento con formol tiene en el cultivo de esta especie, parece recomendable la realización periódica del mismo.

7. BIBLIOGRAFÍA

- ABBOTT, J. C. y DILL, L. M. (1989). The relative growth of dominant and subordinate juvenile steelhead trout (*Salmo gairdneri*) fed equal rations. *Behaviour*. 108 : 104- 113.
- AISSAOUI, A.; ALTIMIRAS, J.; PUIGCERVER, M. y TORT, L. (1997). Circadian rhythm of heart rate and locomotor activity in *Sparus aurata*. En *Actas del VI Congreso Nacional de Acuicultura*, Cartagena, DE COSTA, J., ABELLAN, E., GARCIA-GARCIA, B., ORTEGA, A., y ZAMORA, S. (eds.), Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid: 677 - 682.
- ALANARA, A. (1994). The effect of temperature, dietary energy content and reward level on the demand feeding activity of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*. 126:349- 359.
- ALARCON, J. A. (2001). Inventario de la Pesca Artesanal en España Mediterránea (2000-2001). Informe FAO-COPEMED. IEO, Málaga: 45 pp.
- ALBERS, C.; MANZ, R.; MUSTER, D y HUGHES, G. M. (1983). Effects of acclimation temperature on oxygen transport in the blood of the carp, *Cyprinus carpio*. *Respiration Physiology*. 52 : 165- 179.
- ALCAIDE, E.; SANJUAN, E.; DE LA GANDARA, F. y GARCIA-GOMEZ, A. (2000). Susceptibility of Amberjack (*Seriola dumerili*) to bacterial fish pathogens. *Bull.Eur.Ass.Fish Pathol*. 20(3) : 153- 156.
- ALCARAZ, M. (1974a). Consumo de oxígeno en función del tamaño y la temperatura en crustáceos. *Inv.Pesq.* 38(2) : 289- 304.
- ALCARAZ, M. (1974b). Respiración en crustáceos: influencia de la concentración de oxígeno en el medio. *Inv.Pesq.* 38(2) : 397- 411.
- ALSOP, D. H. y WOOD, C. M. (1997). The interactive effects of feeding and exercise on oxygen consumption, swimming performance and protein usage in juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *J.Exp.Biol.* 200(17) : 2337- 2346.
- ALSOP, D. H.; KIEFFER, J. D. y WOOD, C. M. (1999). The effects of temperature and swimming speed on instantaneous fuel use and nitrogenous waste excretion of the Nile tilapia. *Physiological and Biochemical Zoology*. 72(4) : 474- 483.

- ANDALORO, F. y PIPITONE, C. (1997). Food and feeding habits of the amberjack, *Seriola dumerili* in the Central Mediterranean Sea during the spawning season. *Cahiers de Biologie Marine*. 38(2) : 91- 96.
- ANDERSON, W. G.; MC KINLEY, R. S. y COLAVECCHIA, M. (1997). The use of clove oil as an anesthetic for rainbow trout and its effects on swimming performance. *North American Journal of Fisheries Management*. 17 : 301- 307.
- ANDREWS, J. W.; KNIGHT, L. H. y MURAI, T. (1972). Temperature requirements for high density rearing of channel catfish from fingerlings to market size. *The Progressive Fish-Culturist*. 34 : 240- 242.
- ANDREWS, J. W. y MATSUDA, Y. (1975). The influence of various culture conditions on the oxygen consumption of channel catfish. *Transactions of the American Fisheries Society*. 2 : 322- 327.
- ANON. (2001). FDA approves formalin for all fish. *CTSA Regional Notes*. 10(1) : 3.
- ARENDS, R. J.; MANCERA, J. M.; MUÑOZ, J. L.; BONGA, S. E. W. y FLIK, G. (1999). The stress response of the gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.) to air exposure and confinement. *Journal of Endocrinology*. 163(1)
- ARTHUR, P. G.; WEST, T. G.; BRILL, R. W.; SCHULTE, P. M. y HOCHACHKA, P. W. (1992). Recovery metabolism of skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) white muscle: Rapid and parallel changes in lactate and phosphocreatine after exercise. *Can.J.Zool*. 70(6) : 1230- 1239.
- ARZEL, J.; MARTINEZ, F. J.; METAILLER, R.; STEPHAN, G.; VIAU, M.; GANDEMER, G. y GUILLAUME, J. (1994). Effect of dietary lipid growth performance and body composition of brown trout (*Salmo trutta*) reared in seawater. *Aquaculture*. 123 : 361- 375.
- AUPERIN, B.; GOARDON, L.; QUEMENEUR, A.; THOMAS, J. L.; AUBIN, J.; VALOTAIRE, C.; ROUGER, Y. y AISSE, G. (1998). Étude préliminaire sur l'utilisation de l'Aqui'S comme anesthésique pour la manipulation et l'échantillonnage de truites arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) et de truites fario (*Salmo trutta*). *Bull.Fr.Pêche Piscic*. 350-351 : 291- 301.
- AXELSSON, M. y FRITSCHÉ, R. (1991). Effects of exercise, hypoxia and feeding on the gastrointestinal blood flow in the Atlantic cod, *Gadus morhua*. *J.Exp.Biol*. 158 : 181- 198.
- AZUMA, T.; CHIKUSHI, Y. y ITAZAWA, Y. (1998). Effects of acute drop of ambient temperature on respiration and blood circulation of porgy. *Fisheries Science*. 64(2) : 270- 275.

-
- BADALAMENTI, F.; D'ANNA, G.; LOPIANO, L.; SCILIPOTI, D. y MAZZOLA, A. (1995). Feeding habits of young of the year greater amberjack *Seriola dumerili* (Risso, 1810) along the N/W Sicilian Coast. *Scientia Marina*. 59 (3-4) : 317- 323.
- BALM, P. H. M. (1997). Immune-endocrine interactions. En *Fish Stress and Health in Aquaculture*. IWAMA, G. K., PICKERING, A. D., SUMPTER, J. P., and SCHRECK, C. B. (eds.), Cambridge University Press Cambridge : 195 - 221.
- BARGELLONI, L. (1998). Antarctic fish hemoglobins: Evidence for adaptive evolution at subzero temperature. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. 95(15) : 8670-8675.
- BARRIONUEVO, W. R. y FERNANDES, M. N. (1995). Critical thermal maxima and minima for curimatá, *Prochilodus scrofa* Steindachner, of two different sizes. *Aquaculture Research*. 26 : 447- 450.
- BARRIONUEVO, W. R. y FERNANDES, M. N. (1998). Time-course of respiratory metabolic adjustments of a south american fish, *Prochilodus scrofa*, exposed to low and high temperatures. *J.Appl.Ichthyol*. 14 : 37- 41.
- BARTON, B. A. y SCHRECK, C. B. (1987). Metabolic cost of acute physical stress in juvenile steelhead. *Transactions of the American Fisheries Society*. 116 : 257- 263.
- BARTON, B. A.; SCHRECK, C. B. y BARTON, L. D. (1987). Effects of chronic cortisol administration and daily acute stress on growth, physiological conditions and stress responses in juvenile rainbow trout. *Dis.Aquat.Org*. 2 : 173- 185.
- BARTON, M. y BARTON, A. C. (1987). Effects of salinity on oxygen consumption of *Cyprinodon variegatus*. *Copeia*. 1987 : 230- 232.
- BEAMISH, F. W. H. (1964). Influence of starvation on standard and routine oxygen consumption. *Transactions of the American Fisheries Society*. 93 : 107
- BEAMISH, F. W. H. y MOOKHERJII, P. S. (1964). Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption. I. Influence of weight and temperature on respiration of goldfish *Carassius auratus* L. *Can.J.Zool*. 42 : 161- 175.
- BEAMISH, F. W. H. (1968). Glycogen and lactic acid concentration in atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to exercise. *J.Fish.Res.Bd.Canada*. 25(5) : 837- 851.
- BEAMISH, F. W. H. (1970). Oxygen consumption of largemouth bass, *Micropterus salmoides*, in relation to swimming speed and temperature. *Can.J.Zool*. 48: 1221- 1228.

-
- BEAMISH, F. W. H. (1974). Apparent specific dynamic action of largemouth bass, *Micropterus salmoides*. *J.Fish.Res.Bd.Canada*. 31 : 1763- 1769.
- BEAMISH, F. W. H. (1978). Swimming capacity. En *Fish Physiology*. VII. HOAR, W. S. y RANDALL, D. J. (eds.), Academic Press, New York : 101 - 187.
- BEAMISH, F. W. H.; HILTON, J. W.; NIIMI, E. y SLINGER, S. J. (1986). Dietary carbohydrate and growth, body composition and heat increment in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Fish Physiology and Biochemistry*. 1 : 85- 91.
- BEAMISH, F. W. H. y MC MAHON, P. D. (1988). Apparent heat increment and feeding strategy in walleye, *Stizostedion vitreum vitrum*. *Aquaculture*. 68 : 73- 82.
- BEAMISH, F. W. H. y TRIPPEL, E. A. (1990). Heat increment: a static or dynamic dimension in bioenergetics models? *Transactions of the American Fisheries Society*. 119 : 649- 661.
- BEAUMONT, M. W.; BUTLER, P. J. y TAYLOR, E. W. (1995). Exposure of brown trout, *Salmo trutta*, to sub-lethal copper concentrations in soft acidic water and its effect upon sustained swimming performance. *Aquatic Toxicology*. 33 (1) : 45- 63.
- BEGOUT, M. L. y LAGARDERE, J. P. (1995). An acoustic telemetry study of seabream (*Sparus aurata* L.): first results on activity rhythm, effects of environmental variables and space utilization. *Hydrobiologia*. 300/301 : 417- 423.
- BEJDA, A. J.; STUDHOLME, A. L. y OLLA, B. L. (1987). Behavioural responses of red hake, *Urophycis chuss* to decreasing concentrations of dissolved oxygen. *Environmental Biology of Fishes*. 19 : 261- 268.
- BELL, G. R. (1987). An outline of anesthetics and anesthesia for salmonids. A guide for fish culturist in British Columbia. *Can.Tech.Rep.Fish.Aquat.Sci*. 1534 : 1- 21.
- BELMAN, B. W. y GORDON, M. S. (1979). Comparative studies on the metabolism of shallow-water and deep-sea marine fishes. V. Effect of temperature and hydrostatic pressure on oxygen consumption in the mesopelagic zoarcid *Melanostigma pammelas*. *Marine Biology*. 50 : 275- 281.
- BENETTI, D. D.; BRILL, R. W. y KRAUL, S. A. (1995). The standard metabolic rate of dolphin fish. *J.Fish Biol*. 46 : 987- 996.
- BERGE, G. M. y STOREBAKKEN, T. (1991). Effect of dietary fat level on weight gain, digestibility, and fillet composition of Atlantic halibut. *Aquaculture*. 99 : 331- 338.
- BERGHEIM, A.; SEYMOUR, E. A.; SANNI, S.; TYVOLD, T. y FIVELSTAD, S. (1991). Measurements of oxygen consumption and ammonia excretion of Atlantic Salmon (*Salmo*

- salar* L.) in commercial-scale, single-pass freshwater and seawater landbased culture systems. *Aquacultural Engineering*. 10 : 251- 267.
- BERGHEIM, A.; FORSBERG, O. I. y SANNI, S. (1993). Biological basis for land-based farming of Atlantic salmon: oxygen consumption. En *Fish Farming Technology*. REINERTSEN, H., DAHLE, L. A., JORGENSEN, L., y TVINNEREIM, K. (eds.), A.A. BALKEMA Rotterdam : 289 - 296.
- BERNIER, N. J. y RANDALL, D. J. (1998). Carbon dioxide anaesthesia in rainbow trout: effects of hypercapnic level and stress on induction and recovery from anaesthetic treatment. *J.Fish Biol.* 52 : 621- 637.
- BERSCHICK, P.; BRIDGES, C. R. y GRIESHABER, M. K. (1987). The influence of hyperoxia, hypoxia and temperature on the respiratory physiology of the intertidal rockpool fish *Gobius cobitis* Pallas. *J.Exp.Biol.* 130 : 369- 387.
- BLAIKIE, H. B. y KERR, S. R. (1996). Effect of activity level on apparent heat increment in Atlantic cod, *Gadus morhua*. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* 53(9) : 2093- 2099.
- BLAXTER, K.(1989). *Energy Metabolism in Animals and Man*. Cambridge University Press, Cambridge.
- BOEHLERT, G. W. (1978). Changes in the oxygen consumption of prejuvenile rockfish, *Sebastes diploproa*, prior to migration from the surface to deep water. *Physiological Zoology*. 51 : 56- 67.
- BOGGS, C. H. y KITCHELL, J. F. (1991). Tuna metabolic rates estimated from energy losses during starvation. *Physiological Zoology*. 64 : 502- 524.
- BOISCLAIR, D. y TANG, J. (1993). Empirical analysis of the influence of swimming pattern on the net energetic cost of swimming in fishes. *J.Fish Biol.* 42 : 169- 183.
- BOIX, J.; FERNANDEZ-COLOME, J. V. y MACIA, G. (1993). El cultivo de seriola (*Seriola dumerili*, Risso 1810) en jaula flotante en el término marítimo de Les Cases D'Alcanar (Tarragona). En *Actas del IV Congreso Nacional de Acuicultura*, Vilanova de Arousa, CERVIÑO, A., LANDIN, A., DE COO, A., GUERRA, A., y TORRE, M. (eds.), Centro de Investigaci3n Mariñas, Vilagarcía de Arousa (Pontevedra): 133 - 136.
- BOUJARD, T.; BRETT, S.; LIN, L. y LEATHERLAND, J.F. (1993). Effect of restricted access to demand-feeders on diurnal pattern of liver composition, plasma metabolites and hormone levels in *Oncorhynchus mykiss*. *Fish Physiol. Biochem.* 11: 337- 344.

-
- BOUTILIER, R. G.; DOBSON, G.; HOEGER, U. y RANDALL, D. J. (1988). Acute exposure to graded hypoxia in rainbow trout (*Salmo gairdneri*): metabolic and respiratory adaptations. *Respiration Physiology*. 71 : 69- 82.
- BOYCE, S. J. y CLARKE, A. (1997). Effect of body size and ration on specific dynamic action in the Antarctic plunderfish, *Harpagifer antarcticus* Nybelin 1947. *Physiological Zoology*. 70(6) : 679- 690.
- BRAFIELD, A. E. y SOLOMON, D. J. (1972). Oxycaloric coefficients for animals respiring nitrogenous substrates. *Comp.Biochem Physiol*. 43A : 837- 841.
- BRETT, J. R. (1952). Temperature tolerance in young pacific salmon, Genus *Oncorhynchus*. *J.Fish.Res.Bd.Canada*. 9 : 265- 309.
- BRETT, J. R. (1964). The respiratory metabolism and swimming performance of young Sockeye salmon. *J.Fish.Res.Bd.Canada*. 21 : 1183- 1226.
- BRETT, J. R. (1965). The relation of size to rate of oxygen consumption and sustained swimming speed of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *J.Fish.Res.Bd.Canada*. 22 : 1491- 1501.
- BRETT, J. R. y SUTHERLAND, D. B. (1965). Respiratory metabolism of pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) in relation to swimming speed. *J.Fish.Res.Bd.Canada*. 22 (2) : 405- 409.
- BRETT, J. R.; SHELBOURN, J. E. y 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. (1970). Fish, the energy cost of living. En *Marine Aquaculture*. MC NEIL, J. W. (eds.), Oregon State University Press Oregon
- BRETT, J. R. (1972). The metabolic demand for oxygen in fish, particularly salmonids and a comparison with other vertebrates. *Respiration Physiology*. 14 : 151- 170.
- BRETT, J. R. y GLASS, N. R. (1973). Metabolic rates and critical swimming speeds of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in relation to size and temperature. *J.Fish.Res.Bd.Canada*. 30 : 379- 387.
- BRETT, J. R. y ZALA, C. A. (1975). Daily pattern of nitrogen excretion and oxygen consumption of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) under controlled conditions. *J.Fish.Res.Bd.Canada*. 32 : 2479- 2486.
- BRETT, J. R. y GROVES, T. D. D. (1979). Physiological energetics. En *Fish Physiology*. VIII. HOAR, J. A., RANDALL, C. F., y BRETT, J. R. (eds.), Academic Press:280-313.

-
- BRIGGS, C. T. y POST, J. R. (1997). Field metabolic rates of rainbow trout estimated using electromyogram telemetry. *J.Fish Biol.* 51 : 807- 823.
- BRIGHTMAN, R. I.; TORRES, J. J.; DONNELLY, J. y CLARKE, M. E. (1997). Energetics of larval red drum, *Sciaenops ocellatus*.II: Growth and biochemical indicators. *Fishery Bulletin.* 95: 431- 444.
- BRILL, R. W. (1979). The effect of body size on the standard metabolic rate of skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis*. *Fishery Bulletin.* 77(2) : 494- 498.
- BRILL, R. W. (1987). On the standard metabolic rates of tropical tunas, including the effect of body size and acute temperature change. *Fishery Bulletin.* 85(1) : 25- 35.
- BRILL, R. W. y BUSHNELL, P. G. (1991). Metabolic and cardiac scope of high energy demand teleosts, the tunas. *Can.J.Zool.* 69 : 2002- 2009.
- BRILL, R. W.; COUSINS, K. L.; JONES, D. R.; BUSHNELL, P. G. y STEFFENSEN, J. F. (1998). Blood volume, plasma volume and circulation time in a high-energy-demand teleost, the yellowfin tuna (*Thunnus albacares*). *J.Exp.Biol.* 201(5) : 647- 654.
- BROMLEY, P. J. (1980). Effect of dietary protein, lipid and energy content on the growth of turbot (*Scophthalmus maximus* L.). *Aquaculture.* 19 : 359- 369.
- BROWN, C. y MUIR, B. S. (1970). Analysis of ram ventilators of fish gills with application to skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*). *J.Fish.Res.Bd.Canada.* 27 : 1637- 1652.
- BROWN, J. A. G.; JONES, A. y MATTY, A. J. (1984). Oxygen metabolism of farmed turbot (*Scophthalmus maximus*) I. The influence of fish size and water temperature on metabolic rate. *Aquaculture.* 36 : 273- 281.
- BROWN, C. y CAMERON, J. N. (1991a). The induction of specific dynamic action in channel catfish by infusion of essential amino acids. *Physiological Zoology* 64:276- 297.
- BROWN, C. y CAMERON, J. N. (1991b). The relationship between specific dynamic action (SDA) and protein synthesis rates in the channel catfish. *Physiological Zoology.* 64(1) : 298- 309.
- BRUECKER, P. y GRAHAM, M. (1993). The effects of the anesthetic ketamine hydrochloride on oxygen consumption rates and behaviour in the fish *Heros (Cichlasoma) citrinellum* (Günther, 1864). *Comp.Biochem Physiol.* 104C(1) : 57- 59.
- BRYAN, J. D.; KELSCH, S. W. y NEILL, W. H. (1990). The maximum power principle in behavioural thermoregulation by fishes. *Transactions of the American Fisheries Society.* 119:611- 621.

-
- BUCKLEY, L. J.; LOUGH, R. G.; PECK, M. A. y WERNER, F. E. (2000). Comment: Larval Atlantic cod and haddock growth models, metabolism, ingestion, and temperature effects. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* 57(9) : 1957- 1960.
- BURGGREN, W. W. y RANDALL, D. J. (1978). Oxygen uptake and transport during hypoxic exposure in the sturgeon *Acipenser transmontanus*. *Respiration Physiology*. 34 : 171- 183.
- BURGGREN, W. W. y ROBERTS, J. L. (1991). Respiration and metabolism. En *Environmental and metabolic animal physiology*. (9). PROSSER, C. L (eds.), Wiley-liss New York : 354 - 436.
- BUSHNELL, P. G.; BRILL, R. W. y BOURKE, R. E. (1990). Cardiorespiratory responses of skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*), yellowfin tuna (*Thunnus albacares*), and bigeye tuna (*Thunnus obesus*) to acute reductions of ambient oxygen. *Can.J.Zool.* 68 : 1857- 1865.
- BUSHNELL, P. G. y BRILL, R. W. (1992). Oxygen transport and cardiovascular responses in skipjack (*Katsuwonus pelamis*) and yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) exposed to acute hypoxia. *J.Comp.Physiol.* 162B : 131- 143.
- BUSHNELL, P. G.; STEFFENSEN, J. F.; SCHURMANN, H. y JONES, D. R. (1994). Exercise metabolism in two species of cod in arctic waters. *Polar Biology*. 14 : 43- 48.
- BUTLER, P. J. (1985). Exercise in non-mammalian vertebrates: a review. *Journal of the Royal Society of Medicine*. 78 : 739- 747.
- BUTLER, P. J. (1986). Exercise. En *Fish Physiology Recent Advances*. NILSSON, S. y HOLMGREN, S. (eds.), Croom Helm Ltd. Provident House. Kent : 102 - 118.
- BUTLER, P. J.; DAY, N. y NAMBA, K. (1992). Interactive effects of seasonal temperature and low pH on resting oxygen uptake and swimming performance of adult brown trout *Salmo trutta*. *J.Exp.Biol.* 165 : 195- 212.
- CAI, Y. J. y SUMMERFELT, R. C. (1992). Effects of temperature and size on oxygen consumption and ammonia excretion by walleye. *Aquaculture*. 104 : 127- 138.
- CALDERER, A. y CASTELLO, F. (1995). Cambios en la frecuencia de ventilación de la dorada (*Sparus aurata* ,L.) como respuesta a una hipoxia progresiva. En *Actas del V Congreso Nacional de Acuicultura*, San Carles de la Ràpita, CASTELLO, F. y CALDERER, A. (eds.), Publicacions Universitat de Barcelona, Barcelona: 812 - 817.
- CAMPBELL, C. M. y SPENCER-DAVIS, P. (1975). Thermal acclimation in the teleost *Blennius pholis*. *Comp.Biochem Physiol.* 52A : 147- 151.

- CARLSON, J. K.; PALMER, C. L. y PARSONS, G. R. (1999). Oxygen Consumption Rate and Swimming Efficiency of the Blacknose Shark, *Carcharhinus acronotus*. *Copeia*. 1999(1) : 34- 39.
- CARLSON, J. K. y PARSONS, G. R. (1999). Seasonal differences in routine oxygen consumption rates of the bonnethead shark. *J.Fish Biol.* 55(4) : 876- 879.
- CAULTON, M. S. (1978). The effect of temperature and mass on routine metabolism in *Sarotherodon (Tilapia) mossambicus* (Peters). *J.Fish Biol.* 13 : 195- 201.
- CAVALIERE, A.; CRISAFI, E.; FARANDA, F.; GRECO, S.; LO PARO, G.; MANGANARO, A. y MAZZOLA, A. (1989). Collection of fingerlings and rearing of *Seriola dumerili* in tanks. En *Aquaculture A Biotechnology in progress*. DE PAUW, N., JASPERS, E., ACKEFORS, H., y WILKINS, N. (eds.), European Aquaculture Society Bredene, Belgium : 119 - 123.
- CECH, J. J. (1990). Respirometry. En *Methods for fish biology*. SCHRECK, C. B. y MOYLE, P. B. (eds.), American Fisheries Society Bethesda, Maryland. 335 - 362.
- CECH, J. J.; CASTLEBERRY, D. T.; HOPKINS, T. E. y PETERSEN, J. H. (1994). Northern squawfish, *Ptychocheilus oregonensis*, O₂ consumption rate and respiration model: Effects of temperature and body size. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* 51(1) : 8- 12.
- CHABOT, D. y DUTIL, J. D. (1999). Reduced growth of atlantic cod in non-lethal hypoxic conditions. *J.Fish Biol.* 55 : 472- 491.
- CHAKRABORTY, S. C.; ROSS, L. G. y ROSS, B. (1992). Specific dynamic action and feeding metabolism in common carp, *Cyprinus carpio*. *Comp.Biochem Physiol.* 103A : 809 - 815.
- CHEN, A. y MISHIMA, S. (1986). Oxygen consumption of saffron cod, *Eleginus gracilis* (Tilesius). *Bull.Fac.Fish.Hokkaido Univ.* 37 : 303- 308.
- CHO, C. Y.; SLINGER, S. J y BAYLEY, H. S. (1982). Bioenergetics of salmonid fishes: energy intake, expenditure and productivity. *Comp.Biochem Physiol.* 73B : 25- 41.
- CHO, C. Y. y KAUSHIK, S. J. (1985). Effects of protein intake on metabolizable and net energy values of fish diets. En *Nutrition and feeding in Fish*. COWEY, C. B., MACKIE, A. M., y BELL, J. G. (eds.), Academic Press London : 95 - 118.
- CHO, C. Y. (1987). La energía en la nutrición de los peces. En *Nutrición en Acuicultura*. II (11). ESPINOSA, J. y LABARTA, U. (eds.), FEUGA Madrid : 197 - 243.
- CHO, C. Y. (1992). Feeding system for rainbow trout and other salmonids with reference to current estimates of energy and protein requirements. *Aquaculture*. 100 : 107- 123

-
- CHO, G. K. y HEATH, D. D. (2000). Comparison of tricaine methanesulphonate (MS222) and clove oil anaesthesia effects on the physiology of juvenile chinook salmon *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum). *Aquaculture Research*. 31(6) : 537- 546.
- CLAIREAUX, G.; WEBBER, D. M.; KERR, S. R. y BOUTILIER, R. G. (1995). Physiology and behaviour of free-swimming Atlantic cod (*Gadus morhua*) facing fluctuating temperature conditions. *J.Exp.Biol.* 198 : 49- 60.
- CLAIREAUX, G. y LAGARDERE, J. P. (1999). Influence of temperature, oxygen and salinity on the metabolism of the European sea bass. *Journal of Sea Research*. 42 (2) : 157- 168.
- CLAIREAUX, G.; WEBBER, D. M.; LAGARDERE, J. P. y KERR, S. R. (2000). Influence of water temperature and oxygenation on the aerobic metabolic scope of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Journal of Sea Research*. 44(3-4) : 257- 265.
- CLARK, E. R.; HARMAN, J. P. y FORSTER, J. R. M. (1985). Production of metabolic and waste products by intensively farmed rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *J.Fish Biol.* 27 : 381- 393.
- CLARKE, A. (1980). A reappraisal of the concept of metabolic cold adaptation in polar marine invertebrates. *Biol.Annu.Rev.* 21 : 341- 453.
- CLARKE, A. y JOHNSTON, N. M. (1999). Scaling of metabolic rate with body mass and temperature in teleost fish. *Journal of Animal Ecology*. 68(5) : 893- 905.
- CLARKE, R. D. (1999). Diets and metabolic rates of four caribbean tube blennies, genus *Acanthemblemaria* (Teleostei: Chaenopsidae). *Bulletin of Marine Science*. 65(1) : 185- 199.
- COOK, J. T.; MC NIVEN, M. A. y SUTTERLIN, A. M. (2000). Metabolic rate of pre-smolt growth-enhanced transgenic atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture*. 188 : 33- 45.
- COULSON, R. A.; HERBERT, J. D. y HERNANDEZ, T. (1978). Energy for amino acid absorption, transport and protein synthesis *in vivo*. *Comp.Biochem Physiol.* 60A : 13- 20.
- COULSON, R. A. y HERNANDEZ, T. (1979). Increase in metabolic rate of the alligator fed proteins or amino acids. *J.Nutr.* 109 : 538- 550.
- CROCKER, C. E. y CECH, J. J. (1997). Effects of environmental hypoxia on oxygen consumption rate and swimming activity in juvenile white sturgeon, *Acipenser transmontanus*, in relation to temperature and life intervals. *Environmental Biology of Fishes*. 50 (4) : 383- 389.

-
- CRUZ-NETO, A. P. y STEFFENSEN, J. F. (1997). The effects of acute hypoxia and hypercapnia on oxygen consumption of the freshwater European eel. *J.Fish Biol.* 50 : 759-769.
- CUI, Y. y WOOTTON, R. J. (1988). The metabolic rate of the minnow, *Phoxinus phoxinus* (L.) (Pisces: Cyprinidae), in relation to ration, body size and temperature. *Funct.Ecol.* 2 : 157-161.
- CUI, Y. y LIU, J. (1990). Comparison of energy budgets among six teleosts II. Metabolic rates. *Comp.Biochem Physiol.* 97A : 169- 174.
- DABROWSKI, K. (1986). Active metabolism in larval and juvenile fish: ontogenic changes, effect of water temperature and fasting. *Fish Physiology and Biochemistry.* 1 : 125- 144.
- DALLA VIA, J.; VAN DEN THILLART, G.; CATTANI, O. y DE ZWAAN, A. (1994). Influence of long-term hypoxia exposure on the energy metabolism of *Solea solea*. II. Intermediary metabolism in blood, liver and muscle. *Mar.Ecol.Prog.Ser.* 111 : 17- 27.
- DALLA VIA, J.; VAN DEN THILLART, G.; CATTANI, O. and CORTESI, P. (1997). Environmental versus functional hypoxia/anoxia in sole *Solea solea*; the lactate paradox revisited. *Mar.Ecol.Prog.Ser.* 154 : 79- 90.
- DALLA VIA, G. J.; VILLANI, P.; GASTEIGER, E. y NIEDERSTATTER, H. (1998). Oxygen consumption in sea bass fingerling *Dicentrarchus labrax* exposed to acute salinity and temperature changes: metabolic basis for maximum stocking density estimations. *Aquaculture.* 169 : 303- 313.
- DAVIS, J. C. (1975). Minimal dissolved oxygen requirements of aquatic life with emphasis on Canadian species: a review. *J.Fish.Res.Bd.Canada.* 32 : 2295- 2332.
- DAVIS, L. E. y SCHRECK, C. B. (1997). The energetic response to handling stress in juvenile coho salmon. *Transactions of the American Fisheries Society.* 126(2) : 248- 258.
- DE BOECK, G.; VLAEMINCK, A.; VAN DER LINDEN, A. y BLUST, R. (2000). The energy metabolism of common carp (*Cyprinus carpio*) when exposed to salt stress: An increase in energy expenditure or effects of starvation? *Physiological and Biochemical Zoology.* 73(1) : 102- 111.
- DE LA HIGUERA, M. (1987). Diseños y métodos experimentales de evaluación de dietas. En *Nutrición en Acuicultura.* II (14). ESPINOSA, E. y LABARTA, U. (eds.), 291 - 318.

-
- DE SILVA, C. D.; PREMAWANSA, S. y KEEMBIYAHETTY, C. N. (1986). Oxygen consumption in *Oreochromis niloticus* (L.) in relation to development, salinity, temperature and time of day. *J.Fish Biol.* 29 : 267- 277.
- DEGANI, G. y LEE-GALLAGHER, M. (1985). The relationship between growth, food conversion and oxygen consumption in developed and underdeveloped american eels, *Anguilla rostrata* Lesueur. *J.Fish Biol.* 27 : 635- 641.
- DEGANI, G.; GALLAGHER, M. L. y MELTZER, A. (1989). The influence of body size and temperature on oxygen consumption of the european eel, *Anguilla anguilla*. *J.Fish Biol.* 34 : 19- 24.
- DEUDERO, S.; MERELLA, P.; MORALES-NIN, B; MASSUTI, E. y ALEMANY, F. (2000). Fish communities associated with FADs. *Scientia Marina.* 63(3-4) : 199- 207.
- DEWAR, H. y GRAHAM, J. B. (1994). Studies of tropical tuna swimming performance in a large water tunnel. I. Energetics. *J.Exp.Biol.* 192 : 13- 31.
- DEWAR, H.; GRAHAM, J. B. y BRILL, R. W. (1994). Studies of tropical tuna swimming performance in a large water tunnel. II. Thermoregulation. *J.Exp.Biol.* 192 : 33- 44.
- DOCKRAY, J. J.; REID, S. D. y WOOD, C. M. (1996). Effects of elevated summer temperatures and reduced pH on metabolism and growth of juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) on unlimited ration. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* 53 : 2752- 2763.
- DU PREEZ, H. H.; MC LACHLAN, A. y MARAIS, J. F. K. (1986a). Oxygen consumption of a shallow water teleost, the spotted grunter, *Pomadasys commersonni* (Lacepede, 1802). *Comp.Biochem Physiol.* 84A : 61- 70.
- DU PREEZ, H. H.; STRYDOM, W. y WINTER, P. (1986b). Oxygen consumption of marine teleost *Lithognathus mormyrus* (Linnaeus 1758) and *Lithognathus lithognathus* (Cuvier 1830) (Teleostei, Sparidae). *Comp.Biochem Physiol.* 85A(2) :313- 331.
- DU PREEZ, H. H.; MC LACHLAN, A. y MARAIS, J. F. K. (1988). Oxygen consumption of two nearshore marine elasmobranchs, *Rhinobatos annulatus* (Muller and Henle, 1841) and *Myliobatus aquila* (Linnaeus, 1758). *Comp.Biochem Physiol.* 89A: 283- 294.
- DU PREEZ, H. H.; SMIT, L.; STEYN, G. J. y BUERMANN, Y. (1996a). The effect of sublethal concentrations of natural suspended silt on routine oxygen consumption by Mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus*). *South.Afr.J.Aquat.Sci.*22(1-2):81- 89.

-
- DU PREEZ, H. H.; BUERMANN, Y.; STEYN, G. J. y SMIT, L. (1996b). The influence of suspended silt on oxygen consumption by the redbreast tilapia, *Tilapia rendalli* (Boulenger, 1896). *Hydrobiologia*. 325(1) : 31- 38.
- DUNN, J. F. y JOHNSTON, I. A. (1986). Metabolic constraints on burst swimming in the Antarctic teleost *Notothenia neglecta*. *Marine Biology*. 91 : 433- 440.
- DUTHIE, G. G. (1982). The respiratory metabolism of temperature-adapted flatfish at rest and during swimming activity and the use of anaerobic metabolism at moderate swimming speeds. *J.Exp.Biol.* 97 : 359- 373.
- DUTHIE, G. G. y HOULIHAN, D. F. (1982). The effect of single step and fluctuating temperature changes on the oxygen consumption of flounders, *Platichthys flesus* (L.): Lack of temperature adaptation. *J.Fish Biol.* 21 : 215- 226.
- DUTIL, J. D.; LAMBERT, Y. y BOUCHER, E. (1997). Does higher growth rate in Atlantic cod (*Gadus morhua*) at low salinity result from lower standard metabolic rate or increased protein digestibility? *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* 54(Suppl. 1) : 99- 103.
- ECCLES, D. H. (1985). The effect of temperature and mass on routine oxygen consumption in the South Africa cyprinid fish *Barbus aeneus* Burchell. *J.Fish Biol.* 27 : 155- 165.
- ECKERT, R. (1990). Intercambio de gases. En *Fisiología Animal*. (14). Mc Graw-Hill - Interamericana de España Madrid : 474 - 520.
- EDWARDS, R. R. C.; FINLAYSON, D. M. y STEELE, J. H. (1969). The ecology of 0-group plaice and common dabs in Loch Ewe. II experimental studies of metabolism. *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.* 3 : 1- 17.
- EDWARDS, R. R. C.; BLAXTER, J. H. S.; GOPALAN, U. K.; MATHEW, C. V. y FINLAYSON, D. M. (1971). Feeding, metabolism and growth of tropical flatfish. *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.* 6 : 279- 300.
- EDWARDS, R. R. C.; FINLAYSON, D. M. y STEELE, J. H. (1972). An experimental study on the oxygen consumption, growth and metabolism of the cod (*Gadus morhua* L.). *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.* 8 : 299- 309.
- EL-DAHAR, A. A. y LOVELL, R. T. (1995). Effects of protein to energy ratio in purified diets on growth performance, feed utilization and body composition of Mozambique tilapia, *Oreochromis mossambicus* (Peters). *Aquaculture Research*. 26 : 451- 457.
- ENDO, H.; OGISHIMA, K.; TANAKA, H. y OHSHIMA, S. (1972). Studies on the anesthetic effect of eugenol in some fresh water fishes. *Bull.Jap.Soc.Sci.Fish.* 38 : 761- 767.

-
- ERIKSON, U.; SIGHOLT, T. y SELAND, A. (1997). Handling stress and water quality during live transportation and slaughter of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture*. 149 (3-4) : 243- 252.
- EVANS, D. O. (1990). Metabolic thermal compensation by rainbow trout: effects on standard metabolic rate and potential usable power. *Transactions of the American Fisheries Society*. 119 : 585- 600.
- FABBRI, E.; CAPUZZO, A. y MOON, T. W. (1998). The role of circulating catecholamines in the regulation of fish metabolism: An overview. *Comp.Biochem Physiol*. 120 : 177- 192.
- FANTA, E.; LUCCHIARI, P. H. y BACILA, M. (1990). Circadian rhythm of oxygen consumption and oxygen levels in the muscle of *Notothenia neglecta* (Pisces, Teleostei). *Comp.Biochem Physiol*. 96C(1) : 151- 155.
- FERGUSON, R. A. y TUFTS, B. L. (1992). Physiological effects of brief air exposure in exhaustively exercised rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): implications for "catch and release" fisheries. *Can.J.Fish.Aquat.Sci*. 49 : 1157- 1162.
- FERNANDES, M. N. y RANTIN, F. T. (1989). Respiratory responses of *Oreochromis niloticus* (Pisces, Cichlidae) to environmental hypoxia under different thermal conditions. *J.Fish Biol*. 35 : 509- 519.
- FERNANDEZ-BORRAS, J.; REQUENA, A. y MARIMON, I. (1995). Efecto de un corto ayuno y realimentación en el metabolismo de dorada. En *Actas del V Congreso Nacional de Acuicultura*, San Carles de la Ràpita, CASTELLO, F. y CALDERER, A. (eds.), Publicacions de la Universitat de Barcelona, Barcelona: 487 - 491.
- FIDHIANY, L. y WINCKLER, K. (1998). Influence of Body Mass, Age, and Maturation on Specific Oxygen Consumption in a Freshwater Cichlid Fish, *Cichlasoma nigrofasciatum* (Guenther, 1869). *Comp.Biochem Physiol*. 119A(2) : 613- 619.
- FISCHER, W.; SCHNEIDER, M. y BAUCHOT, M. L.(1987). *Fiches FAO d'Identification des espèces pour les besoins de la pêche. Méditerranée et mer Noire, Zone de Pêche 37*. FISCHER, W., SCHNEIDER, M., and BAUCHOT, M. L., FAO, Rome. pp.
- FISHER, T. R.; COBURN, R. F. y FORSTER, R. E. (1969). Carbon monoxide diffusing capacity in the bullhead catfish. *J.Appl.Physiol*. 26 : 161- 169.
- FIVELSTAD, S.; BERGHEIM, A. y TYVOLD, T. (1991). Studies of limiting factors governing the waterflow requirement for Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) in landbased seawater systems. *Aquacultural Engineering*. 10 : 237- 249.

- FIVELSTAD, S. y SMITH, M. J. (1991). The oxygen consumption rate of Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) reared in a single pass landbased seawater system. *Aquacultural Engineering*. 10 : 227- 235.
- FIVELSTAD, S.; BERGHEIM, A.; KLOFTEN, H.; HAUGEN, R.; LOHNE, T. y OLSEN, A. B. (1999). Water flow requirements in the intensive production of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) fry: growth and oxygen consumption. *Aquacultural Engineering*. 20 : 1- 15.
- FLOWERDEW, M. W. y GROVE, D. J. (1980). An energy budget for juvenile thick-lipped mullet, *Crenimugil labrosus* (Risso). *J.Fish Biol.* 17 : 395- 410.
- FONDS, M.; CRONIE, R.; VETHAAK, A. D. y VAN DER PUYL, P. (1992). Metabolism, food consumption and growth of plaice (*Pleuronectes platessa*) and flounder (*Platichthys flesus*) in relation to fish size and temperature. *Neth.J.Sea Res.* 29 : 127- 143.
- FORSBERG, O. I. (1994). Modelling oxygen consumption rates of post-smolt Atlantic salmon in commercial-scale, land-based farms. *Aquaculture International*. 2 : 180- 196.
- FORSBERG, O. I. (1997). The impact of varying feeding regimes on oxygen consumption and excretion of carbon dioxide and nitrogen in post-smolt Atlantic Salmon *Salmo salar* L. *Aquaculture Research*. 28 : 29- 41.
- FORSTER, M. E.; FRANKLIN, C. E.; TAYLOR, H. H. y DAVISON, W. (1987). The aerobic scope of an Antarctic fish, *Pagothenia borchgrevinki* and its significance for metabolic cold adaptation. *Polar Biology*. 8 : 155- 159.
- FRANKLIN, C. E.; JOHNSTON, I. A.; CROCKFORD, T. y KAMUNDE, C. (1995). Scaling of oxygen consumption of Lake Magadi tilapia, a fish living at 37 °C. *J.Fish Biol.* 46 : 829- 834.
- FRY, F. E. J. (1947). Effects of the environment on animal activity. *University of Toronto Studies.Biological Series*. 55 : 3- 62.
- FRY, F. E. J. y HART, J. S. (1948). The relation of temperature to oxygen consumption in goldfish. *Biol.Bull.Woodshole*. 94 : 66- 77.
- FRY, F. E. J. (1957). The aquatic respiration of fish. En *The Physiology of Fishes*. IBROWN, M. E. (eds.), Academic Press London : 1 - 63.
- FRY, F. E. J. y HOCHACHKA, P. W. (1970). Fish. En *Comparative Physiology of thermoregulation*. WHITTOW, G. C. (eds.), Academic Press New York : 79 - 134.
- FRY, F. E. J. (1971). The effect of environmental factors on the physiology of fish. En *Fish Physiology* VI. HOAR, W. S. y RANDALL, D. J. (eds.), Academic Press New York: 1 - 98.

-
- FURUKAWA, K.; YAMAMORI, K.; SATOH, H. y NIMURA, Y. (1992). Changes in oxygen consumption of the yellowtail *Seriola quinqueradiata* due to feeding. *Nippon Suisan Gakkaishi*. 58(7) : 1383- 1383.
- GALLAGHER, M. L.; KANE, E. y COURTNEY, J. (1984). Differences in oxygen consumption and ammonia production in American elvers (*Anguilla rostrata*). *Aquaculture*. 40 : 183- 187.
- GALLEGO, L.(1978). *Vertebrados Ibéricos, I: Peces*. Copistería-imprenta Andalucía, Sevilla. 108 pp.
- GARCIA-GARCIA, B., MORENO, J., y ROSIQUE, M. J. (1993). Influencia del peso corporal y la alimentación sobre el consumo de oxígeno de *Seriola (Seriola dumerili)*. European Aquaculture Society Special Publication 19 (abstract): 372.
- GARCIA-GARCIA, B. (1994). Factores que influyen sobre el consumo de oxígeno, ingesta y crecimiento en la dorada (*Sparus aurata* L.): una aproximación al establecimiento de modelos lineales. Universidad de Murcia. 231 pp.
- GARCIA-GARCIA, B.; MORENO, J. y ROSIQUE, M. J. (1997). Influencia de la alimentación, peso corporal y temperatura sobre el consumo de oxígeno en dorada (*Sparus aurata* L.) durante la época de reproducción. En *Actas del VI Congreso Nacional de Acuicultura*, Cartagena, DE COSTA, J., ABELLAN, E., GARCIA-GARCIA, B., ORTEGA, A., y ZAMORA, S. (eds.), Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid: 723 - 728.
- GARCIA-GARCIA, B.; EGEEA, M. A.; RUEDA, F. M.; HERNANDEZ, M. D.; AGUADO, F. y FARACO, F. (2001). Influencia del peso y la alimentación sobre el consumo de oxígeno en el sargo picudo (*Puntazzo puntazzo* Gmelin, 1789) en cultivo. *Monografías del Instituto Canario de Ciencias Marinas*. 4 : 397- 402.
- GARCIA-GOMEZ, A. (1993). Primeras experiencias de crecimiento de juveniles de seriola mediterránea (*Seriola dumerilii*, Risso 1810) alimentados con una dieta semihúmeda. *Bol.Inst.Esp.Oceanogr*. 9(2) : 347- 360.
- GARCIA-GOMEZ, A. y DIAZ, M. V. (1995). Culture of *Seriola dumerilii*. *Cah.Options Méditerran*. 16 : 103- 114.
- GARCIA-GOMEZ, A.; JOVER, M.; GONZALEZ, G. y CRESPO, S. (1995). Influencia de la alimentación en el crecimiento y en la patología estacional de juveniles de seriola mediterránea (*Seriola dumerili*, Risso) mantenidos en cutividad. En *Actas del V Congreso Nacional de Acuicultura*, San Carles de la Ràpita, CASTELLO, F. y CALDERER, A. (eds.), Publicacions Universitat de Barcelona, Barcelona: 498 - 503.

- GARCIA-GOMEZ, A. (2000). Recent advances in nutritional aspects of *Seriola dumerili*. *Cah.Options Méditerran.* 47 : 249- 257.
- GATY, G. y WILSON, J. H. (1986). Effect of body size, starvation, temperature and oxygen consumption of hatchery-reared ormers *Haliothis tuberculata* L. *Aquaculture.* 56 : 229- 237.
- GAUMET, F.; BOEUF, G.; SEVERE, A.; LE ROUX, A. y MAYER-GOSTAN, N. (1995). Effects of salinity on the ionic balance and growth of juvenile turbot. *J.Fish Biol.* 47 : 865- 876.
- GAWECKI, J. y JESZKA, J. (1978). The effect of the extent of hydrolisis in casein on its Specific Dynamic Action in the rat. *Br.J.Nutr.* 40 : 465- 471.
- GEHRKE, P. C. y FIELDER, D. R. (1988). Effects of temperature and dissolved oxygen on heart rate, ventilation rate and oxygen consumption of spangled perch *Leiopotherapon unicolor* (Günter, 1859). *J.Comp.Physiol.* 157B : 771- 782.
- GELINEAU, A.; MEDALE, F. y BOUJARD, T. (1999). Effect of feeding on postprandial nitrogen excretion and energy expenditure in rainbow trout. *J.Fish Biol.* 52 : 655- 664.
- GERSHANOVICH, A. D. (1983). Effects of temperature on metabolism, growth, and food requirements of young beluga (*Huso huso*) and sheep sturgeon (*Acipenser nudiventris*). *Journal of Ichthyology.* 23 : 55- 60.
- GHOSH, T. K. y KONAR, S. K. (1983). Effects of formalin on (an) aquatic ecosystem. *Environment and Ecology.* 1(4) : 273- 276.
- GIGUERE, L. A.; COTE, B. y ST-PIERRE, J. (1988). Metabolic rates scale isometrically in larval fishes. *Mar.Ecol.Prog.Ser.* 50 : 13- 19.
- GILL, H. S.; WEATHERLEY, A. H.; EE, R. y LEGERE, D. (1989). Histochemical characterization of myotomal muscles of five teleost species. *J.Fish Biol.* 34 : 375- 386.
- GIOVANARDI, O.; MATTIOLI, G.; PICCINETTI, C. y SAMBUCCI, G. (1984). Prime esperienze sull'allevamento della ricciola (*Seriola dumerilii*, Risso 1810) in Italia. *Riv.It.Piscic.Ittiop.* A XIX N° 4 : 123- 130.
- GLASS, N. R. (1969). Discussion of calculation of power function with special reference to respiratory metabolism in fish. *J.Fish.Res.Bd.Canada.* 26 : 2643- 2650.
- GONZALEZ, G.; GARCIA-GOMEZ, A.; JOVER, M. y CRESPO, S. (1995). Influence of artificial food on 1+ amberjack (*Seriola dumerilii*, Risso) sanguinicoliiasis and epitheliocystis. *Bull.Eur.Ass.Fish Pathol.* 15(1) : 14- 16.

- GOODING, R. M.; NEILL, W. H. y DIZON, A. E. (1981). Respiration rates and low-oxygen tolerance limits in skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis*. *Fishery Bulletin*. 79(1) : 31- 48.
- GRAHAM, J. B. y LAURS, R. M. (1982). Metabolic rate of the albacore tuna, *Thunnus alalunga*. *Marine Biology*. 72 : 1- 6.
- GRAHAM, J. B.; LOWELL, R. W.; LAI, N. C. y LAURS, R. M. (1989). O₂ tension, swimming velocity and thermal effects on the metabolic rate of the Pacific albacore, *Thunnus alalunga*. *experimental Biology*. 48 : 89- 94.
- GRANTNER, A. y TABORSKY, M. (1998). The metabolic rates associated with resting, and with the performance of agonistic, submissive and digging behaviours in the cichlid fish *Neolamprologus pulcher* (Pisces: Cichlidae). *J.Comp.Physiol*. 168B(6) : 427- 433.
- GRAU, A. (1992). Aspectos histológicos, ciclo reproductor y principales procesos patológicos de *Seriola dumerili*, Risso 1810 (Carangidae). Universitat Autònoma de Barcelona.
- GRAU, A.; RIERA, F. y CARBONELL, E. (1999). Some protozoan and metazoan parasites of the amberjack from the Balearic Sea (western Mediterranean). *Aquaculture International*. 7 : 307- 317.
- GRAYTON, B. D. y BEAMISH, F. W. H. (1977). Effects of feeding frequency on food intake, growth and body composition of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Aquaculture*. 11 : 159- 172.
- GRECO, S.; ARENA, G.; CARIDI, D. y MICALE, V. (1991). An improved method of capture and transport for juveniles of *Seriola dumerili*. En *Aquaculture and Environment*. (14). DE PAUW, N. y JOYCE, J. (eds.), Aquaculture 1991 Dublin : 130 - 131.
- GRECO, S.; CARIDI, D.; CAMMAROTO, S. y GENOVESE, L. (1993). Preliminary studies on artificial feeding of amberjack fingerlings. En *Production, Environment and Quality. Bordeaux Aquaculture 1992*. (18). BARNABE, G. y KESTEMOND, P. (eds.), EAS, Special publication Ghent, Belgium : 247 - 254.
- GRODZINSKI, W.; KLEKOWSKI, R. Z. y DUNCAN, A.(1975). *Methods for Ecological Bioenergetics*. IBP Handbook 24, Blackwell, Oxford.
- GROTTUM, J. A. y SIGHOLT, T. (1998). A model for oxygen consumption of Atlantic salmon (*Salmo salar*) based on measurements of individual fish in a tunnel respirometer. *Aquacultural Engineering*. 17 (4) : 241- 251.
- GUINEA, J. y FERNANDEZ, F. (1991). The effect of SDA, temperature and daily rhythm on the energy metabolism of the mullet *Mugil saliens*. *Aquaculture*. 97 : 353- 364.

-
- GUINEA, J. y FERNANDEZ, F. (1997). Effect of feeding frequency, feeding level and temperature on energy metabolism in *Sparus aurata*. *Aquaculture*. 148 : 125- 142.
- GUIWEI, Z.; XIANGZHONG, L.; DEGAO, H. y GUANGBI, P. (1998). The asphyxiation point and oxygen consumption rate in *Leptobotia elongata* (Bleeker). (in Chinese, summary in English). *Journal of Lake Sciences*. 10(1) : 49- 54.
- HADJKACEM, N.; ALDRIN, J. F. y ROMESTAND, B. (1986). Influence immediate du broissage des bacs sur certains parametres sanguins du loup d'elevage, *Dicentrarchus labrax* L.: Effet de stress. *Aquaculture*. 59(1) : 53- 59.
- HALBERG, F.; TONG, Y. L. y JOHNSON, E. A. (1967). Circadian system phase. An aspect of temporal morphology; procedures and illustrative examples. En *The cellular aspects of biorhythms*. VON MAYERSBACH, H. (ed.), SPRINGER-VERLAG Berlin: 20 - 48.
- HAMADA, A. y MAEDA, W. (1983). Oxygen uptake due to specific dynamic action of the carp, *Cyprinus carpio*. *Jap.J.Limnol.* 44(3) : 225- 239.
- HANEY, D. C y NORDLIE, F. G. (1997). Influence of environmental salinity on routine metabolic rate and critical oxygen tension of *Cyprinodon variegatus*. *Physiological Zoology*. 70 (5) : 511- 518.
- HARADA, T. (1965). Studies on propagation of yellowtail (*Seriola quinqueradiata* T&S). *Mem.Fac.Agric.Japan.* 3 : 1- 291.
- HARGREAVES, J. A. y STEEBY, J. A. (1999). Factors Affecting Metabolism of Commercial Channel Catfish Ponds as Indicated by Continuous Dissolved Oxygen Measurement. *Journal of the World Aquaculture Society*. 30(4) : 410- 421.
- HERNANDEZ, M. D. (1999). Efectos de la administración de GH y GHRH ecombinantes humanas en la trucha. Interacción con el entrenamiento al ejercicio intenso. Universidad de Murcia.
- HERRMANN, J. P. y ENDERS, E. C. (2000). Effect of body size on the standard metabolism of horse mackerel. *J.Fish Biol.* 57(3) : 746- 760.
- HERSKIN, J. y STEFFENSEN, J. F. (1998). Energy savings in sea bass swimming in a school: measurements of tail beat frequency and oxygen consumption at different swimming speeds. *J.Fish Biol.* 53 : 366- 376.
- HETTLER, W. F. (1976). Influence of temperature and salinity on routine metabolic rate and growth of young Atlantic menhaden. *J.Fish Biol.* 8 : 55- 65.

- HEUSNER, A. A. (1982). Energy metabolism and body size. I. Is the 0.75 mass exponent of Kleiber's equation a statistical artifact? *Respiration Physiology*. 48 : 1- 12.
- HILLS, B. A. y HUGHES, G. M. (1970). A dimensional analysis of oxygen transfer in the fish gill. *Respiration Physiology*. 9 : 126- 140.
- HISHIDA, Y.; KATOH, H.; ODA, T. y ISHIMATSU, A. (1998). Comparison of physiological responses to exposure to *Chattonella marina* in yellowtail, red sea bream and Japanese flounder. *Fisheries Science*. 64(6) : 875- 881.
- HOAR, W. S. y HICKMAN, C. P. (1978). Efecto de la temperatura sobre el consumo de oxígeno de los animales acuáticos. En *Manual de laboratorio para Fisiología General Comparada*. (6). OMEGA Barcelona : 41 - 49.
- HOCHACHKA, P. W. (1961). The effect of physical training on oxygen debt and glycogen reserves in trout. *Can.J.Zool*. 39 : 767- 776.
- HOCHACHKA, P. W. (1990). Scope for survival : A conceptual Mirror to Fry's scope for activity. *Transactions of the American Fisheries Society*. 119 : 622 – 628.
- HOGENDOORN, H. (1983). Growth and production of the African catfish, *Clarias lazera* (C. & V.) III. Bioenergetic relations of body weight and feeding level. *Aquaculture*. 35 : 1- 17.
- HOLETON, G. F. (1973). Respiration of arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from a high arctic lake. *J.Fish.Res.Bd.Canada*. 30 : 717- 723.
- HOLETON, G. F. (1974). Metabolic cold adaptation of polar fish: fact or artefact? *Physiological Zoology*. 47 : 137- 152.
- HOP, H. y GRAHAM, M. (1995). Respiration of juvenile arctic cod (*Boreogadus saida*): effects of acclimation, temperature, and food intake. *Polar Biology*. 15 : 359- 367.
- HOPKINS, T. E. y CECH, J. J. (1994). Effect of temperature on oxygen consumption of the bat ray, *Myliobatis californica*. *Copeia*. 1994(2) : 529- 532.
- HOVE, J. R. y MOSS, S. A. (1997). Effect of MS-222 on response to light and rate of metabolism of the little skate *Raja erinacea*. *Marine Biology*. 128 : 579- 583.
- HUGHES, G. M. (1966). The dimensions of fish gills in relation to their function. *J.Exp.Biol*. 45 : 177- 195.
- HUGHES, G. M.; ALBERS, C.; MUSTER, D. y GOTZ, K. H. (1983). Respiration of the carp, *Cyprinus carpio* L., at 10 and 20 °C and the effects of hypoxia. *J.Fish Biol*. 22 : 613- 628.
- HUGHES, G. M. y UMEZAWA, S. I. (1983). Gill structure of the yellowtail and frogfish. *Japanese Journal of Ichthyology*. 30(2) : 176- 183.

-
- HUGHES, G. M. (1984). Measurement of gill area in fishes: practices and problems. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 64 : 637- 655.
- HUGHES, N. F. y KELLY, L. H. (1996). A hydrodynamic model for estimating the energetic cost of swimming maneuvers from a description of their geometry and dynamics. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* 53 : 2484- 2493.
- IKENOUE, H. y KAFUKU, T. (1992). Yellowtail (*Seriola quinqueradiata*). En *Developments in Aquaculture & Fisheries Science*. (24). 131 - 143.
- ISAIA, J.; GIRARD, J. P. y PAYAN, P. (1978). Kinetic study of gill epithelial permeability to water diffusion in the freshwater rainbow trout, *Salmo gairdneri*: effect of adrenaline. *J.Membr.Biol.* 41 : 337- 347.
- ITAZAWA, Y. y OIKAWA, S. (1986). A quantitative interpretation of the metabolism-size relationship in animals. *Experientia*. 42 : 152- 153.
- IWAMA, G. K.; MC GEER, J. C. y PAWLUK, M. (1989). The effects of five fish anesthetics on acid-base balance, hematocrit, blood gases, cortisol, and adrenaline in rainbow trout. *Can.J.Zool.* 67 : 2065- 2073.
- JARBOE, H. H. (1995). Diel dissolved oxygen consumption and total ammonia nitrogen production by fingerling Channel Catfish following feeding at different times. *The Progressive Fish-Culturist*. 57 : 156- 160.
- JERRETT, A. R. y HOLLAND, A. J. (1998). Rigor tension development in excised "Rested", "Partially Exercised" and "Exhausted" chinook salmon white muscle. *J.Food Sci.* 63(1):48- 52.
- JERRETT, A. R.; STEVENS, J. y HOLLAND, A. J. (1996). Tensile properties of white muscle in rested and exhausted chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *J.Food Sci.* 61(3) : 527- 532.
- JOB, S. V. (1955). The oxygen consumption of *Salvelinus fontinalis*. *University of Toronto Studies. Biological Series*. 61 : 1- 39.
- JOB, S. V. (1969). The respiratory metabolism of *Tilapia mossambica* (Teleostei). I. The effect of size, temperature, and salinity. *Marine Biology*. 2 : 121- 126.
- JOBLING, M. (1980). Effects of starvation on proximate chemical composition and energy utilization of plaice, *Pleuronectes platessa* L. *J.Fish Biol.* 17 : 325- 334.
- JOBLING, M. y DAVIES, P. S. (1980). Effects of feeding on metabolic rate, and the specific dynamic action in plaice, *Pleuronectes platessa* L. *J.Fish Biol.* 16 : 629- 638.

-
- JOBLING, M. (1981). The influences of feeding on the metabolic rate of fishes: a short review. *J.Fish Biol.* 18 : 385- 400.
- JOBLING, M. (1982a). A study of some factors affecting rates of oxygen consumption of plaice, *Pleuronectes platessa* L. *J.Fish Biol.* 20 : 501- 516.
- JOBLING, M. (1982b). Some observations on the effects of feeding frequency on the food intake and growth of plaice, *Pleuronectes platessa* L. *J.Fish Biol.* 20 : 431- 444.
- JOBLING, M. (1983a). Effect of feeding frequency on food intake and growth of Artic charr, *Salvelinus alpinus* L. *J.Fish Biol.* 23 : 177- 185.
- JOBLING, M. (1983b). Growth studies with fish-overcoming the problems of size variation. *J.Fish Biol.* 22 : 153- 157.
- JOBLING, M. (1983c). Towards an explanation of specific dynamic action (SDA). *J.Fish Biol.* 23 : 549- 555.
- JOBLING, M. (1985). Growth. En *Fish Energetics: New Perspectives*. TYTLER, P. y CALOW, P. (eds.), Croom Helm London : 213 - 230.
- JOBLING, M. (1993). Bioenergetics: feed intake and energy partitioning. En *Fish Ecophysiology. Fish and Fisheries Series.* 9 (1). RANKIN, J. C. y JENSEN, F. B. (eds.), Chapman & Hall London : 1 - 44.
- JOBLING, M. (1994). Respiration and metabolism. En *Fish Bioenergetics.* (8). Chapman & Hall London : 121 - 146.
- JOHNSTON, I. A. (1981). Structure and function of fish muscles. *Symposium of the Zoological Society.* 48 : 71- 113.
- JONES, D. R. y RANDALL, D. J. (1978). The respiratory and circulatory systems during exercise. En *Fish Physiology.* VII (7). HOAR, W. S. y RANDALL, D. J. (eds.), Academic Press New York : 425 - 501.
- JORGENSEN, E. H.; CHRISTIANSEN, J. S. y JOBLING, M. (1993). Effects of stocking density on food intake, growth performance and oxygen consumption in Artic charr (*Salvelinus alpinus*). *Aquaculture.* 110 : 191- 204.
- JOVER, M.; GARCIA-GOMEZ, A.; DE LA GANDARA, F. y PEREZ, L. (1997). Primeras experiencias de alimentación de juveniles de seriola mediterránea (*Seriola dumerili*, Risso) con piensos extrusionados de diferente contenido en proteína y lípidos. Resultados preliminares. En *Actas del VI Congreso Nacional de Acuicultura*, Cartagena, DE COSTA, J.,

-
- ABELLAN, E., GARCIA-GARCIA, B., ORTEGA, A., y ZAMORA, S. (eds.), Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid : 623 - 628.
- JOVER, M.; GARCIA-GOMEZ, A.; TOMAS, A.; DE LA GANDARA, F. y PEREZ, L. (1999). Growth of mediterranean yellowtail (*Seriola dumerilii*) fed extruded diets containing different levels of protein and lipid. *Aquaculture*. 179 : 25- 33.
- JUELL, J. E.; BJORDAL, A. A.; FERNOE, A. y HUSE, I. (1994). Effect of feeding intensity on food intake and growth of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in sea cages. *Aquaculture and Fisheries Management*. 25(4) : 453- 464.
- KADOWAKI, S. (1994). Energy budget for a yellowtail, *Seriola quinqueradiata* in pen culture. *Bull.Nat.Res.Inst.Aquaculture*. 1 : 45- 49.
- KAISER, H. y VINE, N. (1998). The effect of 2-phenoxyethanol and transport packing density on the post-transport survival rate and metabolic activity in the goldfish, *Carassius auratus*. *Aquarium Sciences and Conservation*. 2 (1) : 1- 7.
- KAKUTA, I.; NAMBA, K.; UEMATSU, K. y MURACHI, S. (1991). Physiological response of the fish, *Cyprinus carpio*, to formalin exposure. 1. Effects of formalin on urine flow, heart rate, respiration. *Comp.Biochem Physiol*. 100C(3) : 405- 411.
- KALININ, A. L.; RANTIN, F. T. y GLASS, M. L. (1993). Dependence on body size of respiratory function in *Hoplias malabaricus* (Teleostei, Erythrinidae) during graded hypoxia. *Fish Physiology and Biochemistry*. 12 : 47- 51.
- KAZAKOV, R. V. y KHALYAPINA, L. M. (1981). Oxygen consumption of adult Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) males and females in fish culture. *Aquaculture*. 25 : 289- 292.
- KEENE, J. L.; NOAKES, D. L. G.; MOCCIA, R. D. y SOTO, C. G. (1998). The efficacy of clove oil as an anesthetic for rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum). *Aquaculture Research*. 29 : 89- 101.
- KERR, S. R. (1982). Estimating the energy budgets of actively predatory fishes. *Can.J.Fish.Aquat.Sci*. 39 : 371- 379.
- KIM, W. S.; KIM, J. M.; YI, S. K. y HUH, H. T. (1997). Endogenous circadian rhythm in the river puffer fish *Takifugu obscurus*. *Mar.Ecol.Prog.Ser*. 153 : 293- 298.
- KIM, W. S.; KIM, J. M.; KIM, M. S.; PARK, C. W. y HUH, H. T. (1998). Effects of sudden changes in salinity on endogenous rhythms of the spotted sea bass *Lateolabrax* sp. *Marine Biology*. 131(2) : 219- 225.

-
- KINDSCHI, G. A. y KOPY, R. F. (1994). Performance and oxygen consumption of snake river cutthroat trout reared at four densities with supplemental oxygen. *The Progressive Fish-Culturist*. 56 : 13- 18.
- KIORBOE, T.; MUNK, P. y RICHARDSON, K. (1987). Respiration and growth of larval herring *Clupea harengus*: relation between specific dynamic action and growth efficiency. *Mar.Ecol.Prog.Ser.* 40 : 1- 10.
- KIRSCHNER, L. B. (1993). The energetics of osmotic regulation in ureotelic and hypoosmotic fishes. *J.Exp.Zool.* 267 : 19- 26.
- KLEIBER, M. (1947). Body size and metabolic rate. *Physiol.Rev.* 27 : 511- 541.
- KLEIBER, M.(1975). *The fire of life*. KLEIBER, R. E., Robert E. Kleiber Publishing Co., New York.
- KOBAYASHI, H.; MURATA, O. y HARADA, T. (1988). Some aspects of gill measurement in relation to the growth of the yellowtail *Seriola quinqueradiata*. *Nippon Suisan Gakkaishi*.54(1):49- 54.
- KONSTANTINOV, A. S. (1981). Comparative evaluation of the intensity of respiration in fishes. *Journal of Ichthyology*. 20(1) : 98- 104.
- KORSMEYER, K. E.; DEWAR, H.; LAI, N. C. y GRAHAM, J. B. (1996). The aerobic capacity of tunas: Adaptation for multiple metabolic demands. *Comp.Biochem Physiol.* 113(1) : 17- 24.
- KOWALSKI, K. T.; SCHUBAUER, J. P.; SCOTT, C. I y SPOTILA, J. A. (1978). Interspecific and seasonal differences in the temperature tolerance of stream fish. *J. of Thermal Biology* 3:105- 108.
- KOZUL, V.; SKARAMUCA, B.; GLAMUZINA, B.; GLAVIC, N. y TUTMAN, P. (2001a). Comparative gonadogenesis and hormonal induction of spawning of cultured and wild mediterranean amberjack (*Seriola dumerili*, Risso 1810). *Scientia Marina*. 63(3) : 215- 220.
- KOZUL, V.; SKARAMUCA, B.; KRALJEVIC, M.; DULCIC, J. y GLAMUZINA, B. (2001b). Age, growth and mortality of the Mediterranean amberjack *Seriola dumerili* (Risso 1810) from the south-eastern Adriatic Sea. *J.Appl.Ichthyol.* 17 : 134- 141.
- KRAMER, D. L. y MEHEGAN, J. P. (1981). Aquatic surface respiration, an adaptative response to hypoxia in the guppy, *Poecilia reticulata* (Pisces, Poeciliidae). *Environmental Biology of Fishes*. 6 : 299- 313.

-
- KRAMER, D. L. y MC CLURE, M. (1982). Aquatic surface respiration, widespread adaptation to hypoxia in tropical freshwater fishes. *Environmental Biology of Fishes*. 7 : 47- 55.
- KRAMER, D. L. (1983). The evolutionary ecology of respiratory mode in fishes; an analysis based on the costs of breathing. *Environmental Biology of Fishes*. 9 : 145- 158.
- KREBS, H. A. (1964). The metabolic rate of amino acids. En *Mammalian Protein Metabolism*. MUNRO, H. N. y ALLISON, J. B. (eds.), Academic Press New York : 125 - 176.
- KUROKURA, H.; MATSUMOTO, T.; NAMBA, K. y AOKI, S. (1995). Oxygen consumption of larval flounder *Paralichthys olivaceus* measured by an improved water bottle method. *Fisheries Science*. 61(1) : 7- 10.
- KUTTY, M. N. y PEER, M. (1975). Metabolic adaptations of mullet *Rhinomugil corsula* (Hamilton) with special reference to energy utilization. *Aquaculture*. 5 : 253- 270.
- KUTTY, M. N. (1978). Ammonia quotient in sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *J.Fish.Res.Bd.Canada*. 35 : 1003- 1005.
- LAUFF, R. F. y WOOD, C. M. (1997). Effects of training on respiratory gas exchange, nitrogenous waste excretion, and fuel usage during aerobic swimming in juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Can.J.Fish.Aquat.Sci*. 54 : 566- 571.
- LAZZARI, A. y BARBERA, G. (1988). First data on the fishing of yellowtail (*Seriola dumerilii*) spawners in the mediterranean basin. *Journal of Aquatic Products*. 2(1) : 133- 142.
- LAZZARI, A. y BARBERA, G. (1989). Farming the Mediterranean yellowtail, *Seriola dumerilii* (Risso, 1810) in concrete ponds: results and perspectives. En *Aquaculture - A biotechnology in progress*. DE PAUW, N., JASPERS, E., ACKEFORS, H., y WILKINS, N. (eds.), European Aquaculture Society Bredene : 209 - 213.
- LAZZARI, A.; FUSARI, A.; BOGLIONE, C.; MARINO, G. y DI FRANCESCO, M. (2000). Recent advances in reproductional and rearing aspects of *Seriola dumerilii*. *Cah. Options Méditerran.* 47 : 241- 247.
- LEE, S. M.; CHO, S. H. y KIM, K. D. (2000). Effects of dietary protein and energy levels on growth and body composition of juvenile flounder *Paralichthys olivaceus*. *Journal of the World Aquaculture Society*. 31(3) : 306- 315.
- LEFRANÇOIS, C.; CLAIREAUX, G. y LAGARDERE, J. P. (1998). Heart rate telemetry to study environmental influences on fish metabolic expenditure. *Hydrobiologia*. 371-372(1-3) : 215- 224.

- LEFRANÇOIS, C.; CLAIREAUX, G.; MERCIER, C. y AUBIN, J. (2001). Effect of density on the routine metabolic expenditure of farmed rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*. 195 : 269- 277.
- LEMARIE, G.; GASSET, E.; CAM, D. y DE LA FONCHAIS, E. (1992). Modelisation de la consommation en oxygene du loup (*Dicentrarchus labrax* L.) et de la daurade (*Sparus auratus* L.). *Ichthyophysiological Acta*. 15 : 55- 68.
- LEONARD, J. B. K.; NORIEKA, J. F.; KYNARD, B. y MC CORMIC, S. D. (1999). Metabolic rates in an anadromous clupeid, the American shad (*Alosa sapidissima*). *J.Comp.Physiol.* B169 : 287- 295.
- LEONARD, J. B. K.; LEONARD, D. R. y UEDA, H. (2000). Active metabolic rate of masu salmon determined by respirometry. *Fisheries Science*. 66 : 481- 484.
- LEZAMA, E. y GUNTHER, J. (1992). The routine metabolism of the guapote, *Cichlasoma managuense* (Günther 1869), related to body weight and temperature. *J.Fish Biol.* 41 : 373- 380.
- LIAO, P. B. (1971). Water requirements of Salmonids. *The Progressive Fish-Culturist*. 33(4) : 210- 215.
- LIE, O.; LIED, E. and LAMBERTSEN, G. (1988). Feed optimization in Atlantic cod (*Gadus morhua*): fat versus protein content in the feed. *Aquaculture*. 69 : 333- 341.
- LIMSUWAN, C.; LIMSUWAN, T.; GRIZZLE, J. M. y PLUMB, J. A. (1983). Stress response and blood characteristics of channel catfish (*Ictalurus punctatus*) after anesthesia with etomidate. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* 40(21) : 2105- 2112.
- LIU, H.; SAKURAI, Y.; MUNEHARA, H. y SHIMAZAKI, K. (1997). Diel rhythms of oxygen consumption and activity level of juvenile flounder *Paralichthys olivaceus*. *Fisheries Science*. 63 (5) : 655- 658.
- LIU, C. H. (2001). Early osteological development of the yellowtail *Seriola dumerili* (Pisces : Carangidae). *Zoological Studies*. 40(4) : 289- 298.
- LOMHOLT, J. P. y JOHANSEN, K. (1979). Hypoxia acclimation in carp. How it affects O₂ uptake, ventilation and O₂ extraction from the water. *Physiological Zoology*. 52 : 38- 49.
- LOVELL, T. (1989). Digestion and metabolism. En *Nutrition and feeding of fish*. Van Nostrand Reinhold : 73 - 92.
- LOWE, T. E.; RYDER, J. M.; CARRAGHER, J. F. y WELLS, R. M. G. (1993). Flesh quality in snapper, (*Pagrus auratus*) affected by capture stress. *J.Food Sci.* 58 : 770- 773.

-
- LUCAS, M. C. y PRIEDE, I. G. (1992). Utilization of metabolic scope in relation to feeding and activity by individual and grouped zebrafish, *Brachydanio rerio* (Hamilton-Buchanan). *J.Fish Biol.* 41 : 175- 190.
- LUTNESKY, M. M. F. y SZYPER, J. P. (1990). Respiratory and behavioural responses of juvenile dolphin fish to dissolved oxygen concentrations. *The Progressive Fish-Culturist.* 52 : 178- 185.
- LYYTIKAINEN, T. y JOBLING, M. (1998). The effect of temperature fluctuations on oxygen consumption and ammonia excretion of underyearling Lake Inari arctic charr. *J.Fish Biol.* 52 : 1186- 1198.
- MADRID, J. A.; MARTINEZ, M. y SANCHEZ-VAZQUEZ, F. J. (1993). Ritmos biológicos en animales marinos. En *Aulas del Mar. Acuicultura y Biología Marina.* ZAMORA, S., AGULLEIRO, B., y GARCIA-HERNANDEZ, M. P. (eds.), Universidad de Murcia, Murcia : 39 - 68.
- MAGNUSON, J. J. (1973). Comparative study of adaptations for continuous swimming and hydrostatic equilibrium of scombroid and xiphoid fishes. *Fishery Bull.Fish Wildl.Serv.U.S.* 71 : 337- 356.
- MAGNUSON, J. J. (1978). Locomotion by scombroid fishes: hydromechanics, morphology, and behaviour. En *Fish Physiology.* VII (4). HOAR, W. S. y RANDALL, D. J. (eds.), Academic Press New York : 239 - 313.
- MANOOCH, C. S. y POTTS, J. C. (1997). Age, growth and mortality of greater amberjack, *Seriola dumerili*, from the U.S. Gulf of Mexico headboat fishery. *Bulletin of Marine Science.* 61: 671- 683.
- MARAIS, J. F. K. (1978). Routine oxygen consumption of *Mugil cephalus*, *Liza dumerili* and *L. richardsoni* at different temperatures and salinities. *Marine Biology.* 50 : 9- 16.
- MARAIS, J. F. K. y KISSIL, G. W. (1979). The influence of energy level on the feed intake, growth, food conversion and body composition of *Sparus aurata*. *Aquaculture.* 17 : 203- 219.
- MARGARIA, R.; EDWARDS, H. T. y DILL, D. B. (1933). The possible mechanisms of contracting and paying the oxygen debt and the role of lactic acid in muscular contraction. *Am.J.Physiol.* 106 : 689- 715.
- MARINO, G.; MANDICH, A.; MASSARI, A.; ANDALORO, F.; PORRELLO, S.; FINOIA, M. G. y CEVASCO, F. (1995a). Aspects of reproductive biology of the Mediterranean

- amberjack *Seriola dumerili* Risso, 1810 during the spawning period. *J.Appl.Ichthyol.* 11 : 9-24.
- MARINO, G.; PORRELLO, S.; ANDALORO, F.; MASSARI, A. and MANDICH, A. (1995b). Aspects of reproductive biology of Mediterranean amberjack (*Seriola dumerilii* Risso, 1810): Gonadal development. *Cah.Options Méditerran.* 16 : 115- 124.
- MARTINEZ-PALACIOS, C. A. y ROSS, L. G. (1986). The effects of temperature, body weight and hypoxia on the oxygen consumption of the Mexican mojarra, *Cichlasoma urophthalmus* (Günther). *Aquaculture and Fisheries Management.* 17 : 243- 248.
- MASSUTI, E.; MORALES-NIN, B y DEUDERO, S. (2000). Fish fauna associated with floating objects sampled by experimental and commercial purse nets. *Scientia Marina.* 63(3-4) : 219-227.
- MASUMA, S.; KANEMATU, M. y TERUYA, K. (1990). Embryonic and morphological development of larvae and juveniles of the amberjack, *Seriola dumerili*. *Jap. Journal of Ichthyology.* 37 : 164- 169.
- MASUMOTO, T.; RUCHIMAT, T.; HOSOKAWA, H. y SHIMENO, S. (1997). Energy requirement and energy partitioning in juvenile yellowtail. *Bull.Mar.Sci.Fish.Kochi Univ.* 17 : 79- 87.
- MATALLANAS, J.; CASADEVALL, M.; CARRASON, M.; BOIX, J. y FERNANDEZ, V. (1995). The food of *Seriola dumerili* Pisces: Carangidae in the Catalan sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom.* 75 : 257- 260.
- MAXIME, V; BOEUF, G.; PENNEC, J. P. y PEYRAUD, C. (1989). Comparative study of the energetic metabolism of Atlantic Salmon (*Salmo salar*) parr and smolts. *Aquaculture.* 82 : 163- 171.
- MAXIME, V; NONNOTTE, G. y WILLIOT, P. (1998). Adaptations respiratoires et circulatoires de l'esturgeon sibérien á une hipoxie environnementale. *Bull.Fr.Pêche Piscic.* 350-351 : 377- 391.
- MAZZOLA, A.; LOPIANO, L; SARA, G. y D'ANNA, G. (1993). Sistemi di pesca, cattura ed abitudini alimentari di *Seriola dumerili* Risso, 1810 nel Golfo di Castellammare Sicilia Occidentale Pisces: Perciformes. *Naturalista Siciliano.* 12(1-2) : 137- 148.
- MAZZOLA, A.; SARA, G.; FAVALORO, E. y MIRTO, S. (1996). Sistemi di maricoltura open-sea per l'allevamento di *Seriola dumerili* Pisces, Osteichthyes nel Golfo di Castellammare Sicilia Occidentale. *Biol.Mar.Medit.* 3(1) : 176- 185.

-
- MAZZOLA, A.; FAVALORO, E. y SARA, G. (1999). Experiences of integrated mariculture in a southern Tyrrhenian area (Mediterranean Sea). *Aquaculture Research*. 30 : 773- 780.
- MAZZOLA, A.; FAVALORO, E. y SARA, G. (2000). Cultivation of the Mediterranean amberjack, *Seriola dumerili* (Risso, 1810) , in submerged cages in the Western Mediterranean Sea. *Aquaculture*. 181 : 257- 268.
- MC ISAAC, P. F.; GOFF, G. P. y SPEARE, D. J. (1997). Comparison of routine oxygen consumption rates of three species of pleuronectids at three temperatures. *J.Appl.Ichthyol*. 13 : 171- 176.
- MC KENZIE, D. J.; PIRACCINI, G.; PICCOLELLA, M.; STEFFENSEN, J. F.; BOLIS, C. L. y TAYLOR, E. W. (2000). Effects of dietary fatty acid composition on metabolic rate and responses to hypoxia in the european eel (*Anguilla anguilla*). *Fish Physiology and Biochemistry*. 22 : 281- 296.
- MC LEAN, W. E.; JENSEN, J. O. T. y ALDERDICE, D. F. (1993). Oxygen consumption rates and water flow requirements of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the fish culture environment. *Aquaculture*. 109 : 281- 383.
- MEDLAND, T. E. y BEAMISH, F. W. H. (1985). The influence of diet and fish density on apparent heat increment in rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Aquaculture*. 47 : 1- 10.
- MILLIGAN, C. L. y MAC DONALD, D. G. (1988). In vivo lactate kinetics at rest and during recovery from exhaustive exercise in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and starry flounder (*Platichthys stellatus*). *J.Exp.Biol*. 135 : 119- 131.
- MILTON, P. y DIXON, R. N. (1980). Further studies of the effects of the anaesthetic quinaldine on the physiology of the intertidal teleost *Blennius pholis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 1043- 1051.
- MOFFITT, B. P. y CRAWSHAW, L. I. (1983). Effects of acute temperature changes on metabolism, heart rate, and ventilation frequency in carp, *Cyprinus carpio* L. *Physiological Zoology*. 56 : 397- 403.
- MOHAMED, M. P. (1982). Effects of handling on oxygen consumption and random activity in the freshwater mullet *Rhinomugil corsula* (Hamilton). *Animal Sciences*. 91 : 469- 472.
- MOLLER, B. y DAHL-MADSEN, K. I. (1986). Continuous monitoring of respiration in production scale trout culture. En *Automation and Data Processing in Aquaculture*. Trond : 133 - 136.

- MOMMSEN, T. P.; VIJAYAN, M. H. y MOON, T. W. (1999). Cortisol in teleosts: dynamics, mechanisms of action, and metabolic regulation. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 9 : 211- 268.
- MONTERO, F. E.; CARBONELL, E.; GARCIA-GOMEZ, A.; DE LA GANDARA, F.; DIAZ, M. V. y RAGA, J. A. (1997a). Primera cita de *Lernaeolophus sultanus* (Nordmann, 1939) en cultivos de *Seriola dumerili*, Risso en el Mediterráneo. En *Actas del VI Congreso Nacional de Acuicultura*, Cartagena, DE COSTA, J., ABELLAN, E., GARCIA-GARCIA, B., ORTEGA, A., y ZAMORA, S. (eds.), Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid: 835 - 840.
- MONTERO, F. E.; CARBONELL, E.; GARCIA-GOMEZ, A. y RAGA, J. A. (1997b). Datos preliminares sobre el seguimiento de la sanguinicolidosis en *Seriola dumerili*, Risso en el Mediterráneo. En *Actas del VI Congreso Nacional de Acuicultura*, Cartagena, DE COSTA, J., ABELLAN, E., GARCIA-GARCIA, B., ORTEGA, A., and ZAMORA, S. (eds.), Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid: 841 - 846.
- MONTERO, F. E.; DE LA GANDARA, F.; GARCIA-GOMEZ, A. y RAGA, J. A. (2000). Hatching success of *Zeuxapta seriolae* (Monogenea) under experimental conditions. *Acta Parasitologica*. 45(3) : 227- 227.
- MONTERO, F. E.; GARCIA-GOMEZ, A.; DE LA GANDARA, F. y RAGA, J. A. (2001a). Parásitos del cultivo de la lecha (*Seriola dumerili*) en el Mediterráneo Español. *Monografías del Instituto Canario de Ciencias Marinas*. 4 : 513- 518.
- MONTERO, F. E.; GARCIA-GOMEZ, A.; DE LA GANDARA, F. y RAGA, J. A. (2001b). Problemas producidos por la heteraxinosis en cultivos intensivos experimentales de lecha (*Seriola dumerili*) en el Mediterráneo occidental. *Monografías del Instituto Canario de Ciencias Marinas*. 4 : 519- 524.
- MORALES, A. E.; GARCIA-REJON, L. y DE LA HIGUERA, M. (1990). Influence of handling and/or anaesthesia on stress response in rainbow trout. Effects on liver primary metabolism. *Comp.Biochem Physiol*. 95A : 87- 93.
- MOSER, M. L.; ROSS, S. W. y SULAK, K. J. (1996). Metabolic responses to hypoxia of *Lycenchelys verrillii* (wolf eelpout) and *Glyptocephalus cynoglossus* (witch flounder): Sedentary bottom fishes of the Hatteras/Virginia Middle Slope. *Mar.Ecol.Prog.Ser*. 144(1-3) : 57- 61.

-
- MUIR, B. S. y NIIMI, A. J. (1971). Oxygen consumption of the euryhaline fish *Aholehole* (*Kuhlia sandvicensis*) with reference to salinity, swimming and food consumption. *J.Fish.Res.Bd.Canada*. 29 : 67- 77.
- MULLER-FEUGA, A.; PETIT, J. y SABAUT, J. J. (1978). The influence of temperature and wet weight on the oxygen demand of rainbow trout (*Salmo gairdneri* R.) in fresh water. *Aquaculture*. 14 : 355- 363.
- MURACCIOLI, P.; DE LA GANDARA, F. y GARCIA-GOMEZ, A. (2000). Intensive farming potential of *Seriola dumerili* (Risso 1810) in Corsica. *Cah.Options Méditerran*. 47 : 267- 273.
- MWANGANGI, D. M. y MUTUNGI, G. (1994). The effects of temperature acclimation on the oxygen consumption and enzyme activity of red and white muscle fibres isolated from the tropical freshwater fish *Oreochromis niloticus*. *J.Fish Biol.* 44 : 1033- 1043.
- NAKADA, M. (2002). Yellowtail culture development and solutions for the future. *Reviews in Fisheries Science*. 10(3-4) : 559- 575.
- NAVARRO, J. M.; BELMONTE, A. y CULMAREX, S. A. (1987). Cultivo de seriola en jaulas flotantes en la bahía de El Hornillo (Murcia SE España). *Cuadernos Marisqueros*. 8 : 11- 16.
- NEILL, W. H.; CHANG, R. K. C. y DIZON, A. E. (1976). Magnitude and ecological implications of thermal inertia in skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis* (Linnaeus). *Environmental Biology of Fishes*. 1 : 61- 80.
- NELSON, J. A.; TANG, Y. y BOUTILIER, R. G. (1994). Differences in exercise physiology between two Atlantic cod (*Gadus morhua*) populations from different environments. *Physiological Zoology*. 67 : 330- 354.
- NIIMI, A. J. y BEAMISH, F. W. H. (1974). Bioenergetics and growth of largemouth bass (*Micropterus salmoides*) in relation to body weight and temperature. *Can.J.Zool.* 52 : 447- 456.
- NILSSON, G. E.; ROSEN, P. y JOHANSSON, D. (1993). Anoxic depression of spontaneous locomotor activity in crucian carp quantified by a computerized imaging technique. *J.Exp.Biol.* 180 : 153- 162.
- NIXON, A. J. y GRUBER, S. H. (1988). Diel metabolic and activity patterns of the lemon shark (*Negaprion brevirostris*). *Journal of experimental Zoology*. 248 : 1- 6.
- NOGA, E. J.(1996). *Fish Disease. Diagnosis and Treatment*. Mosby-Year Book. Inc, 756 pp.

-
- NONNOTTE, G.; MAXIME, V; TRUCHOT, J. P.; WILLIOT, P. y PEYRAUD, C. (1993). Respiratory responses to progressive ambient hypoxia in the sturgeon, *Acipenser baeri*. *Respiration Physiology*. 91 : 71- 82.
- OIKAWA, S.; ITAZAWA, Y. y GOTOH, M. (1991). Ontogenetic change in the relationship between metabolic rate and body mass in a sea bream *Pagrus major* (Temminck & Schlegel). *J.Fish Biol.* 38 : 483- 496.
- OIKAWA, S. e ITAZAWA, Y. (1992). Relationship between metabolic rate in vitro and body mass in a marine teleost, porgy *Pagrus major*. *Fish Physiology and Biochemistry*. 10 : 177- 182.
- OIKAWA, S.; TAKEMORI, M. y ITAZAWA, Y. (1992). Relative growth of organs and parts of a marine teleost, the porgy, *Pagrus major*, with special reference to metabolism-size relationship. *Japanese Journal of Ichthyology*. 39 : 243- 249.
- OKU, H. y OGATA, H. Y. (2000). Body lipid deposition in juvenile of red sea bream *Pagrus major*, yellowtail *Seriola quinqueradiata*, and japanese flounder *Paralichthys olivaceus*. *Fisheries Science*. 66 : 25- 31.
- OLIVA-TELES, A. y RODRIGUES, A. M. (1993). The effect of high temperature and diet protein level on metabolic utilization of diets by rainbow trout. En *Fish Nutrition in Practice*, Biarritz (France), 1991, KAUSHIK, S. J. y LUQUET, P. (eds.), Ed. INRA, Paris, (Les Colloques, nº 61): 301 - 305.
- OTTO, R. E. (1973). Temperature tolerance of mosquitofish *Gambusia affinis* (Baird & Girard). *J.Fish Biol.* 5 : 575- 585.
- OWEN, S. F.; HOULIHAN, D. F.; RENNIE, M. J. y VAN WEERD, J. H. (1998). Bioenergetics and nitrogen balance of the European eel (*Anguilla anguilla*) fed at high and low ration levels. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* 55(11) : 2365- 2375.
- PADROS, F.; ZARZA, C. y CRESPO, S. (2001). Histopathology of cultured sea bream *Sparus aurata* infected with sanguinicolid trematodes. *Dis.Aquat.Org.* 44 : 47- 52.
- PALOHEIMO, J. E. y 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.Res.Bd.Canada.* 23 : 869- 908.
- PAPOUTSOGLU, S. E.; MILIOU, H. y CHADIO, S. (1999). Studies on stress responses and recovery from removal in gilthead sea bream *Sparus aurata* (L.) using recirculated seawater system. *Aquacultural Engineering*. 21 : 19- 32.

-
- PARAZO, M. M. (1990). Effect of dietary protein and energy level on growth, protein utilization and carcass composition of rabbitfish, *Siganus guttatus*. *Aquaculture*. 86 : 41- 49.
- PARKER, N. C. (1984). Chronobiologic approach to aquaculture. *Transactions of the American Fisheries Society*. 113 : 545- 552.
- PARRA, G. y YUFERA, M. (2000). Feeding, physiology and growth responses in first-feeding gilthead seabream (*Sparus aurata* L.) larvae in relation to prey density. *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.* 243 (1) : 1- 15.
- PARSONS, G. R. (1990). Metabolism and swimming efficiency of the bonnethead shark *Sphyrna tiburo*. *Marine Biology*. 104 : 363- 367.
- PASPATIS, M. y BOUJARD, T. (1996). A comparative study of automatic feeding and self-feeding in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) fed diets of different energy levels. *Aquaculture*. 145 : 245- 257.
- PAUL, A. J. (1986). Respiration of juvenile pollock, *Theragra chalcogramma* (Pallas), relative to body size and temperature. *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.* 97 : 287- 293.
- PAUL, A. J.; PAUL, J. M. y SMITH, R. L. (1988). Respiratory energy requirements of the cod *Gadus macrocephalus* Tilesius relative to body size, food intake, and temperature. *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.* 122 : 83- 89.
- PEARSON, M. P. y STEVENS, E. D. (1991). Size and hematological impact of the splenic erythrocyte reservoir in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* . *Fish Physiology and Biochemistry*. 9(1) : 39- 50.
- PERES, H. y OLIVA-TELES, A. (1999). Effect of dietary lipid level on growth performance and feed utilization by European sea bass juveniles (*Dicentrarchus labrax*). *Aquaculture*. 179 : 325- 334.
- PEREZ-PINZON, M. A. y LUTZ, P. (1991). Activity related cost of osmoregulation in the juvenile snook (*Centropomus undecimalis*). *Bulletin of Marine Science*. 48 : 58- 66.
- PERRY, S. F. y WOOD, C. M. (1989). Control and coordination of gas transfer in fishes. *Can.J.Zool.* 67 : 2961- 2970.
- PETERSEN, J. K. y PETERSEN, G. I. (1990). Tolerance, behaviour and oxygen consumption in the sand goby, *Pomatoschistus minutus* (Pallus), exposed to hypoxia. *J.Fish Biol.* 37 : 921- 933.
- PHLEGER, C. F. (1988). The importance of skull lipid as an energy reserve during starvation in the ocean surgeon, *Acanthurus baianus*. *Comp.Biochem Physiol.* 91A : 97- 100.

-
- PICKERING, A. D. (1993a). Growth and stress of fish production. *Aquaculture*. 111 : 51- 63.
- PICKERING, A. D. (1993b). Husbandry and stress. En *Recent Advances in Aquaculture*. vol. 4., MUIR, J. F. y ROBERTS, R. J. (eds.), Blackwell Scientific Publications, Oxford :155-169.
- PIPER, R. G. y SMITH, C. E. (1973). Factors influencing formalin toxicity in trout. *The Progressive Fish-Culturist*. 35 : 78- 81.
- PIPITONE, C. y ANDALORO, F. (1995). Food and feeding habits of juvenile greater amberjack, *Seriola dumerili* (Osteichthyes, Carangidae) in shore waters of of the central Mediterranean Sea. *Cybium*. 19(3) : 305- 310.
- POST, J. R. y LEE, J. A. (1996). Metabolic ontogeny of teleost fishes. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* 53 : 910- 923.
- POWELL, M. D.; SPEARE, D. J.; FULTON, A. E. y FRIARS, G. W. (1996). Effects of intermittent formalin treatment of Atalantic salmon juveniles on growth, condition factor, plasma electrolytes, and hematocrit in freshwater and after transfer to seawater. *Journal of Aquatic Animal Health*. 8 : 64- 69.
- PRIEDE, I. G. y HOLLIDAY, F. G. T. (1980). The use of a new tilting tunnel respirometer to investigate some aspects of metabolism and swimming activity of the plaice (*Pleuronectes platessa* L.). *J.Exp.Biol.* 85 : 295- 309.
- RANDALL, D. J. y CAMERON, J. N. (1973). Respiratory control of arterial pH as a temperature changes in rainbow trout *Salmo gairdneri*. *Am.J.Physiol.* 225 : 997- 1002.
- RANDALL, D. (1982). The control of respiration and circulation in fish during exercise and hypoxia. *J.Exp.Biol.* 100 : 275- 288.
- RANDALL, D. J. y PERRY, S. F. (1992). Catecholamines. En *Fish Physiology*. XIIBHOAR, W. S., RANDALL, D. J., y FARRELL, A. P (eds.), Academic Press, San Diego : 255 - 300.
- RANTIN, F.T. y JOHANSEN, K. (1984). Responses of the teleost *Hoplias malabaricus* to hypoxia. *Environmental Biology of Fishes*. 11 : 221- 228.
- RANTIN, F. T. y PETERSEN, J. A. (1985). Thermal tolerance of South american Cichlid, *Geophagus brasiliensis*. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale*. 18(3) : 221- 226.
- RANTIN, F. T.; KALININ, A. L.; GLASS, M. L. y FERNANDES, M. N. (1992). Respiratory responses to hypoxia in relation to mode of life of two erythrinid species (*Hoplias malabaricus* and *Hoplias lacerdae*). *J.Fish Biol.* 41 : 805- 812.

- RASMUSSEN, R. S.; OSTENFELD, T. H. y MC LEAN, E. (2000). Growth and feed utilisation of rainbow trout subjected to changes in feed lipid concentrations. *Aquaculture International*. 8:531- 542.
- REGOST, C.; ARZEL, J.; CARDINAL, M.; ROBIN, J.; LAROCHE, M. y KAUSHIK, S. J. (2001). Dietary lipid level, hepatic lipogenesis and flesh quality in turbot (*Psetta maxima*). *Aquaculture*. 193 : 291- 309.
- REIDY, S. P.; NELSON, J. A.; TANG, Y. y KERR, S. R. (1995). Post-exercise metabolic rate in Atlantic Cod and its dependence upon the method of exhaustion. *J.Fish Biol.* 47 : 377- 386.
- REIDY, S. P.; KERR, S. R. y NELSON, J. A. (2000). Aerobic and anaerobic swimming performance of individual Atlantic cod. *J.Exp.Biol.* 203(2) : 347- 357.
- REQUENA, A.; FERNANDEZ-BORRAS, J. y PLANAS, J. (1997). The effects of a temperature rise on oxygen consumption and energy budget in gilthead sea bream. *Aquaculture International*. 5:415- 426.
- REYNOLDS, W. W. (1978). The final preferendum of fishes: shuttling behavior and acclimation overshoot. *Hydrobiologia*. 57 : 123- 124.
- RICKER, W. E.(1971). *Methods for assessment of fish production in fresh waters*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- RICKER, W. E. (1973). Linear regressions in fishery research. *J.Fish.Res.Bd.Canada*. 30 : 409- 434.
- RIGOS, G.; PAVLIDIS, M. y DIVANACH, P. (2001). Host susceptibility to *Cryptocaryon* sp infection of Mediterranean marine broodfish held under intensive culture conditions: a case report. *Bull.Eur.Ass.Fish Pathol.* 21(1) : 33- 36.
- RIISGARD, H. U. (1999). No foundation of a "3/4 power scaling law" for respiration in biology. *Ecology Letters*. 1 : 71- 73.
- ROBERTS, J. R. (1978). Ram gill ventilation in fish. En *The physiological ecology of tunas*. SHARP, G. D. y DIZON, A. E. (eds.), Academic Press New York : 83 - 88.
- ROME, L.; LOUGHNA, P. T. y GOLDSPIK, G. (1985). Temperature acclimation: improved sustained swimming performance in carp at low temperatures. *Science*. 228 : 194- 196.
- ROMERO, C.; DEVESA, S. y REY-MENDEZ, M. (1993). Efecto del peso sobre el consumo de oxígeno en el rodaballo *Psetta maxima*. En *Actas del IV Congreso Nacional de Acuicultura*, Vilanova de Arousa, CERVIÑO, A., LANDIN, A., DE COO, A., GUERRA, A., y TORRE, M. (eds.), Centro de Investigaci3n Mariñas, Vilagarcía de Arousa (Pontevedra): 149 - 154.

-
- ROSS, L. G.; WARD, K. M. M. y ROSS, B. (1985). The effects of formalin, malachite green and suspended solids on the respiratory activity of rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *Aquaculture and Fisheries Management*. 16(2) : 129- 138.
- ROSS, L. G. y MC KINNEY, R. W. (1988). Respiratory cycles in *Oreochromis niloticus* L., measured using a six-channel microcomputer-operated respirometer. *Comp.Biochem Physiol*. 89A(4) : 637- 643.
- ROSS, R. M.; BACKMAN, T. W. H. y LIMBURG, K. E. (1992). Group-size-mediated metabolic rate reduction in american shad. *Transactions of the American Fisheries Society*. 121 : 385- 390.
- RUBNER, M.(1902). *Die Gesetze des Energieverbrauchs bei der Ernährung*. DAUTICKE, F., Leipzig & Vienna.
- RUCKER, R. R.; TAYLOR, W. G. y TONEY, D. P. (1963). Formalin in the hatchery. *The Progressive Fish-Culturist*. 25 : 203- 207.
- RUEDA, F. M.; SORIA, J. M.; MARTINEZ, F. J. y ZAMORA, S. (1995). Efecto de la alimentación sobre el patrón de consumo de oxígeno de la lubina. En *Actas del V Congreso Nacional de Acuicultura*, San Carles de la Ràpita, CASTELLO, F. y CALDERER, A. (eds.), Publicacions Universitat de Barcelona, Barcelona: 623 - 628.
- RUEDA, F. M.; ZAMORA, S. y MARTINEZ, F. J. (2001). Efecto de la estrategia de alimentación sobre el patrón de consumo de oxígeno de la lubina europea. *Aquatic*.(15).
- RUER, P. M.; CECH, J. J. y DOROSHOV, S. I. (1987). Routine metabolism of the white sturgeon, *Acipenser transmontanus*: effect of population density and hypoxia. *Aquaculture*. 62 : 45- 52.
- RUOHONEN, K. (1986). Biological models related to automatic control in aquaculture. A case study: automatic feeding control. En *Automation and Data Processing in Aquaculture*, Trondheim, Norway, Pergamon Press: 75 - 80.
- RYCHLY, J. y MARINA, B. A. (1977). The ammonia excretion of trout during a 24-hour period. *Aquaculture*. 11 : 173- 178.
- SAINT-PAUL, U. (1988). Diurnal routine O₂ consumption at different O₂ concentrations by *Colossoma macropomum* and *Colossoma brachypomum* (Teleostei: Serrasalminidae). *Comp.Biochem Physiol*. 89A(4) : 675- 682.

-
- SAINT-PAUL, U.; HUBOLD, G. y EKAU, W. (1988). Acclimation effects on routine oxygen consumption of the antarctic fish *Pogonophryne scotti* (Arteidraconidae). *Polar Biology*. 9 : 125- 128.
- SAKAGUCHI, H. y YANAGI, T. (1990). Temporal variation in the dissolved oxygen content in the fishfarms of yellowtail and red sea bream. *Bull.Jap.Soc.Fish.Oceanogr.* 54(4) : 352- 356.
- SAKAKURA, Y. y TSUKAMOTO, K. (1997). Effects of water temperature and light intensity on aggressive behavior in the juvenile yellowtails. *Fisheries Science*. 63(1) : 42- 45.
- SAKAKURA, Y. y TSUKAMOTO, K. (1998a). Effects of density, starvation and size difference on aggressive behaviour in juvenile yellowtails (*Seriola quinqueradiata*). *J.Appl.Ichthyol.* 14 : 9- 13.
- SAKAKURA, Y. y TSUKAMOTO, K. (1998b). Social rank in schools of juvenile yellowtail, *Seriola quinqueradiata*. *J.Appl.Ichthyol.* 14 : 69- 73.
- SALAS, S. L. y HILLE, E. (1977). Las funciones logarítmica y exponencial. En *Calculus*. (5). Reverté Barcelona : 245 - 307.
- SANCHEZ-VAZQUEZ, F. J.; ZAMORA, S. y MADRID, J. A. (1995). Light-dark and food restriction cycles in sea bass: effect of conflicting zeitgebers on demand-feeding rhythms. *Physiol. Behav.* 58: 705- 714.
- SANCHEZ-VAZQUEZ, F. J.; MADRID, J. A.; ZAMORA, S. y TABATA, M. (1997). Feeding entrainment of locomotor activity rhythms in the goldfish is mediated by a feeding-entrainable circadian oscillator. *J.Comp.Physiol.* 181(A) : 121- 132.
- SANTINHA, P. J. M.; MEDALE, F.; CORRAZE, G. y GOMES, E. F. S. (1999). Effects of the dietary protein : lipid ratio on growth and nutrient utilization in gilthead seabream (*Sparus aurata* L.). *Aquaculture Nutrition*. 5 : 147- 156.
- SAUNDERS, R. L. (1962). The irrigation of gills in fish. II. Efficiency of oxygen uptake in relation to the respiratory flow, activity and concentrations of oxygen and carbon dioxide. *Can.J.Zool.* 40 : 817- 862.
- SAUNDERS, R. L. (1963). Respiration of the Atlantic cod. *J.Fish.Res.Bd.Canada*. 20: 373- 386.
- SCARABELLO, M.; HEIGENHAUSER, G. H. J. y WOOD, C. M. (1991). The oxygen debt hypothesis in juvenile rainbow trout after exhaustive exercise. *Respiration Physiology*. 84 : 245- 259.

-
- SCARABELLO, M.; HEIGENHAUSER, G. H. J. y WOOD, C. M. (1992). Gas exchange, metabolite status and excess post-exercise oxygen consumption after repetitive bouts of exhaustive exercise in juvenile rainbow trout. *J.Exp.Biol.* 167 : 155- 169.
- SCHMIDT-NIELSEN, K.(1997). *Animal Physiology: Adaptation and Environment*. Cambridge University Press, Cambridge. 607 pp.
- SCHURMANN, H.; STEFFENSEN, J. F. y LOMHOLT, J. P. (1991). The influence of hypoxia on the preferred temperature of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *J.Exp.Biol.* 157 : 75- 86.
- SCHURMANN, H. y STEFFENSEN, J. F. (1992). Lethal oxygen levels at different temperatures and the preferred temperature during hypoxia of the Atlantic cod, *Gadus morhua*. *J.Fish Biol.* 41: 927- 934.
- SCHURMANN, H. y STEFFENSEN, F. (1997). Effects of temperature, hypoxia and activity on the metabolism of juvenile Atlantic Cod. *J.Fish Biol.* 50 : 1166- 1180.
- SCOTT, P. (1993). Therapy in Aquaculture. En *Aquaculture for Veterinarians. Fish Husbandry and Medicine*. (7). BROWN, L. (eds.), Pergamon Press Oxford : 131 - 152.
- SEDDIKI, H.; MAXIME, V.; BOEUF, G. y PEYRAUD, C. (1995). Effects of growth hormone on plasma ionic regulation, respiration and extracellular acid-base status in trout (*Oncorhynchus mykiss*) transferred to seawater. *Fish Physiology and Biochemistry*. 14(4) : 279- 288.
- SEDDIKI, H.; BOEUF, G.; MAXIME, V. y PEYRAUD, C. (1996). Effects of growth hormone treatment on oxygen consumption and sea water adaptability in Atlantic Salmon parr and pre-smolts. *Aquaculture*. 148 : 49- 62.
- SEZAKI, K.; WATABE, S.; TSUKAMOTO, K. y SHIMOTO, K. (1991). Effect of increase in ploidy status on respiratory function of ginbuna *Carassius auratus langsdorfi* (Cyprinidae). *Comp.Biochem Physiol.* 99A : 123- 127.
- SHEARER, K. D. (1994). Factors affecting the proximate composition of culture fishes with emphasis on salmonids. *Aquaculture*. 119 : 63- 88.
- SHEKK, P. V. (1986). Rhythm of daily oxygen consumption and locomotory activity of juvenile Black sea mullets: the leaping grey mullet, *Liza saliens*, golden grey mullet, *Liza aurata* and striped mullet, *Mugil cephalus*. *Journal of Ichthyology*. 26(4) : 82- 87.
- SHIMENO, S.; HOSOKAWA, H.; TAKEDA, M. y KAJIYAMA, H. (1980). Effects of calorie to protein ratios in formulated diet on the growth, feed conversion and body composition of young yellowtail. *Bull.Jap.Soc.Sci.Fish.* 46 : 1083- 1087.

-
- SHIMENO, S.; HOSOKAWA, H.; TAKEDA, M.; TAKAYAMA, S.; FUKUI, A. y SASAKI, H. (1981). Adaptation of hepatic enzymes to dietary lipid in young yellowtail. *Nippon Suisan Gakkaishi*. 47 : 63- 69.
- SHIMENO, S.; HOSOKAWA, H. y TAKEDA, M. (1996). Metabolic response of juvenile yellowtail to dietary carbohydrate to lipid ratios. *Fisheries Science*. 62(6) : 945- 949.
- SHIMIZU, Y.; TADA, M. y ENDO, K. (1973). Seasonal variations in chemical constituents of yellowtail muscle. I. Water, lipid, and crude protein. *Nippon Suisan Gakkaishi*. 39 : 993- 999.
- SIMS, D. W.; DAVIES, S. J. y BONE, Q. (1993). On the diel rhythms in metabolism and activity of post-hatching lesser spotted dogfish, *Scyliorhinus canicula*. *J.Fish Biol.* 43 : 749- 754.
- SIMS, D. W. (1996). The effect of body size on the standard metabolic rate of the lesser spotted dogfish. *J.Fish Biol.* 48(3) : 542- 544.
- SIMS, D. W. (2000). Can threshold foraging responses of basking sharks be used to estimate their metabolic rate? *Mar.Ecol.Prog.Ser.* 200 : 289- 296.
- SKARAMUCA, B.; KOZUL, V.; TESKEREDZIC, Z.; BOLOTIN, J. y ONOFRI, V. (2001). Growth rate of tank-reared Mediterranean amberjack, *Seriola dumerili* (Risso 1810) fed on three different diets. *J.Appl.Ichthyol.* 17 : 130- 133.
- SMART, G. R. (1981). Aspects of water quality producing stress in intensive fish culture. En *Stress and fish*. PICKERING, A. D. (eds.), Academic Press New York : 277 - 293.
- SMATRESK, N. J. (1994). Respiratory control in the transition from water to air breathing in vertebrates. *American Zoologist*. 34(2) : 264- 279.
- SMITH-VANIZ, W. F. (1986). Carangidae. En *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean*. IIWHITEHEAD, P. J. P., BAUCHOT, M. L., HUREAU, J. C., NIELSEN, A., y TORTONESE, E. (eds.), UNESCO Paris : 815 - 844.
- SMITH, C. E. y PIPER, R. G. (1972). Pathological effects in formalin-treated rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J.Fish.Res.Bd.Canada*. 29 : 328- 329.
- SMITH, R. R.; RUMSEY, G. L. y SCOTT, M. L. (1978). Net energy maintenance requirements of salmonids as measured by direct calorimetry: Effect of body size and environmental temperature. *J.Nutr.* 108 : 1017- 1024.
- SMITH, R. R. (1980). Nutritional Bioenergetics in Fish. En: *Fish Feed Technology*. (2). FAO Rome

-
- SOIVO, A.; NYHOLM, K. y HUHTI, M. (1977). Effects of anaesthesia with MS222, neutralized MS222 and benzocaine on the blood constituents of rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *J.Fish Biol.* 10 : 91- 101.
- SOMERO, G. N. y DE VRIES, A. L. (1967). Temperature tolerance of some Antarctic fishes. *Science.* 156 : 257- 258.
- SOOFIANI, N. M. y HAWKINS, A. D. (1982). Energetic costs at different levels of feeding in juvenile cod, *Gadus morhua* L. *J.Fish Biol.* 21 : 577- 592.
- SOOFIANI, N. M. y PRIEDE, I. G. (1985). Aerobic metabolic scope and swimming performance in juvenile cod, *Gadus morhua* L. *J.Fish Biol.* 26 : 127- 138.
- SPEARE, D. J.; ARSENAULT, G.; MAC NAIR, N. y POWELL, M. D. (1997). Branchial lesions associated with intermittent formalin bath treatment of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum). *Journal of Fish Diseases.* 20:27- 33.
- SPEARE, D. J.; GOFF, G. P.; MAC ISAAC, P.; WECHERKIWSKY, J. y MAC NAIR, N. (1996). Effects of formalin and chloramine-T treatments on oxygen consumption of juvenile salmonids. *Journal of Aquatic Animal Health.* 8(4) : 285- 291.
- SPEARE, D. J. y MAC NAIR, N. (1996). Effects of intermittent exposure to therapeutic levels of formalin on growth characteristics and body condition of juvenile rainbow trout. *Journal of Aquatic Animal Health.* 8 : 58- 83.
- SPEECE, R. E. (1973). Trout metabolism characteristics and the rational design of nitrification facilities for water reuse in hatcheries. *Transactions of the American Fisheries Society.* 102 : 323- 334.
- STAPLES, D. J. y NOMURA, M. (1976). Influence of body size and food ration on the energy budget of rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *J.Fish Biol.* 9 : 29- 43.
- STEFFENS, W. (1989). Principles of metabolism. En *Principles of fish nutrition.* (1). Ellis Horwood Limited Chichester, England : 11 - 39.
- STEFFENSEN, J. F. (1989). Some errors in respirometry of aquatic breathers: how to avoid and correct for them. *Fish Physiology and Biochemistry.* 6(1) : 49- 59.
- STEINARSSON, A. y MOKSNESS, E. (1996). Oxygen consumption and ammonia excretion of common wolffish *Anarhichas lupus* Linnaeus 1758 in an experimental-scale, sea water, land-based culture system. *Aquaculture Research.* 27 : 925- 929.

- STEVENS, E. D.; SUTTERLIN, A. M. y COOK, T. (1998). Respiratory metabolism and swimming performance in growth hormone transgenic Atlantic salmon. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* 55 : 2028- 2035.
- STEWART, D. J. y BINKOWSKI, F. P. (1986). Dynamics of consumption and food conversion by Lake Michigan alewives: an energetics-modeling synthesis. *Transactions of the American Fisheries Society.* 115 : 643- 661.
- STEWART, D. J.; WEININGER, D.; ROTTIERS, D. V. y EDSALL, T. A. (1983). An energetics model for lake trout, *Salvelinus namaycush*: applications to the Lake Michigan population. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* 40 : 681- 698.
- STRANGE, R. J. y SCHRECK, C. B. (1987). Anesthetic and handling stress on survival and cortisol concentration in yearling chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *J.Fish.Res.Bd.Canada.* 35 : 345- 349.
- SUMMERFELT, R. C. y SMITH, L. S. (1990). Anesthesia, surgery, and related techniques. En *Methods for fish biology.* (8). SCHRECK, C. B. y MOYLE, P. B. (eds.), American Fisheries Society Bethesda, Maryland : 213 - 272.
- SUNDNES, G. (1957). On the transport of live cod and coalfish. *J.Cons.Int.Explor.Mer.* 22 : 191- 196.
- TACHIHARA, K.; EBISU, R. y TUKASHIMA, Y. (1993). Spawning, eggs, larvae and juvenile of the purplish amberjack *Seriola dumerili*. *Nippon Suisan Gakkaishi.* 59(9) : 1479- 1488.
- TALBOT, C. (1993). Some aspects of the biology of feeding and growth in fish. *Proc.Nutrition Soc.* 52 : 387- 400.
- TALBOT, C. y HOLE, R. (1994). Fish diets and the control of eutrophication resulting from aquaculture. *J.Appl.Ichthyol.* 10 : 258- 270.
- TALBOT, C.; CORNEILLIE, S. y KORSOEN, O. (1999). Pattern of feed intake in four species of fish under commercial farming conditions: implications for feeding management. *Aquaculture Research.* 30 : 509- 518.
- TALBOT, C.; GARCIA-GOMEZ, A.; DE LA GANDARA, F. y MURACCIOLI, P. (2000). Food intake, growth, and body composition in Mediterranean yellowtail (*Seriola dumerilii*) fed isonitrogenous diets containing different lipid levels. *Cah.Options Méditerran.* 47: 259- 266.
- TANDLER, A. y BEAMISH, F. W. H. (1979). Mechanical and biochemical components of apparent specific dynamic action in largemouth bass, *Micropterus salmoides* Lacépède. *J.Fish Biol.* 14 : 343- 350.

- TANDLER, A. y BEAMISH, F. W. H. (1981). Apparent specific dynamic action (SDA), fish weight, and level of calorie intake in a largemouth bass, *Micropterus salmoides* Lacepede. *Aquaculture*. 23 : 231- 242.
- TANG, Y.; NELSON, J. A.; REIDY, S. P.; KERR, S. R. y BOUTILIER, R. G. (1994). A reappraisal of activity metabolism in Atlantic cod (*Gadus morhua*). *J.Fish Biol.*44:1-10.
- TARR, R. J. Q. y HILL, B. J. (1978). Oxygen consumption, food assimilation and energy content of southern african elvers (*Anguilla* sp.). *Aquaculture*. 15 : 141- 150.
- TEO, L. H. y CHEN, T. W. (1993). A study of metabolic rates of *Poecilia reticulata* (Peters) under different conditions. *Aquaculture & Fisheries Management*. 24:109- 117.
- THETMEYER, H. (1997). Diel rhythms of swimming activity and oxygen consumption in *Gobiusculus flavescens* (Fabricius) and *Pomatoschistus minutus* (Pallas) (Teleostei: Gobiidae). *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.* 218 : 187- 198.
- THOMASSEN, J. M. y FJAERA, S. O. (1996). Studies on feeding frequency for Atlantic Salmon (*Salmo salar*). *Aquacultural Engineering*. 15(2) : 149- 157.
- THORBURN, M. A. y MOCCIA, R. D. (1993). Use of chemotherapeutics on trout farms in Ontario. *Journal of Aquatic Animal Health*. 5 : 85- 91.
- TRUCHOT, J. P. y DUHAMEL-JOUVE, A. (1980). Oxygen and carbon dioxide in the marine environment: diurnal and tidal changes in rockpools. *Respiration Physiology*. 39 : 241- 254.
- TSUKAMOTO, K. (1981). Direct Evidence for Functional and Metabolic Differences between Dark and Ordinary Muscles in Free-swimming Yellowtail, *Seriola quinqueradiata*. *Bull.Jap.Soc.Sci.Fish.* 47(5) : 573- 575.
- TSUKAMOTO, K. y CHIBA, K. (1981). Oxygen consumption of yellowtail *Seriola quinqueradiata* in relation to swimming speed. *Bull.Jap.Soc.Sci.Fish.* 47 : 673- 673.
- TSUKAMOTO, K. (1984). Contribution of the red and white muscles to the power output required for swimming by the yellowtail. *Bull.Jap.Soc.Sci.Fish.* 50(12) : 2031- 2042.
- TUDOR, M. (1999). Respiration rate in relation to body size and oxygen saturation threshold for juveniles sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) mortality. *Acta Adriatica*. 40(1) : 3- 6.
- URSIN, E. (1967). A mathematical model of some aspects of fish growth, respiration , and mortality. *J.Fish.Res.Bd.Canada*. 24 : 2355- 2453.
- VAHL, O. y DAVENPORT, J. (1979). Apparent Specific Dynamic Action of food in the fish, *Blennius pholis*. *Mar.Ecol.Prog.Ser.* 1 : 109- 113.

- VAN DEN THILLART, G.; DALLA VIA, G. J.; VITALI, G. y CORTESI, P. (1994). Influence of long-term hypoxia exposure on the energy metabolism of *Solea solea*: I. Critical O₂ levels for aerobic and anaerobic metabolism. *Mar.Ecol.Prog.Ser.* 104 : 109-117.
- VAN DER LINGEN, C. D. (1995). Respiration rate of adult pilchard *Sardinops sagax* in relation to temperature, voluntary swimming speed and feeding behaviour. *Mar.Ecol.Prog.Ser.* 129(1-3) : 41- 54.
- VIVEKANANDAN, E. y PANDIAN, T. J. (1977). Surfacing activity and food utilization in a tropical air-breathing fish exposed to different temperatures. *Hydrobiologia.* 54 : 145- 160.
- WAHLQVIST, I. y NILSSON, S. (1980). Adrenergic control of the cardio-vascular system of the Atlantic cod, *Gadus morhua*, during stress. *J.Comp.Physiol.* 137:145- 150.
- WALL, T. (1993). The veterinary approach to salmon farming in Scotland. En *Aquaculture for Veterinarians. Fish Husbandry and Medicine.* (13). BROWN, L. (eds.), Pergamon Press, Oxford : 193 - 221.
- WALLER, U. (1989). Respiration and low oxygen tolerance of two fish species from the Arabian Sea, *Cubiceps whiteleggi* and *Coryphaena hippurus*. *J.Appl.Ichthyol.* 5 : 141-150.
- WALLER, U. (1992). Factors influencing routine oxygen consumption in turbot, *Scophthalmus maximus*. *J.Appl.Ichthyol.* 8 : 62- 71.
- WALLER, U.; ROSENTHAL, H. y BLACK, E. A. (1997). The respiration of young coho *Oncorhynchus kisutch* at gradually declining oxygen levels and during recovery from oxygen deprivation. *J.Appl.Ichthyol.* 13 : 73- 78.
- WARDLE, C. S. (1975). Limits of fish swimming. *Nature.* 255 : 725- 727.
- WATANABE, K.; AOKI, H.; HARA, Y.; IKEDA, Y.; YAMAGATA, Y.; KIRON, V.; SATOH, S. y WATANABE, T. (1998). Energy and protein requirements of yellowtail: a winter-based assessment at the optimum feeding frequency. *Fisheries Science.* 64(5) : 744- 752.
- WATANABE, K.; AOKI, H.; SANADA, Y.; HIDAKA, E.; KIMURA, H.; YAMAGATA, Y.; KIRON, V.; SATOH, S. y WATANABE, T. (1999). A winter-based assessment on energy and protein requirements of yellowtail at the optimum feeding frequency. *Fisheries Science.* 65 : 537- 546.
- WATANABE, K.; KURIYAMA, I.; SATOH, K.; KIRON, V.; SATOH, S. y WATANABE, T. (2001). Further clarification of winter energy and protein requirements at the optimum feeding frequency for yellowtail. *Fisheries Science.* 67 : 90- 103.

- WEATHERLEY, A. H.; ROGERS, S. C.; PINCOCK, D. G. y PATCH, J. R. (1982). Oxygen consumption of active rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, derived from electromyograms obtained by radiotelemetry. *J.Fish Biol.* 20 : 479- 489.
- WEBER, J. M. y KRAMER, D. L. (1983). Effects of hypoxia and surface access on growth, mortality and behavior of juveniles guppies, *Poecilia reticulata*. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* 40 : 1583- 1588.
- WEDEMEYER, G. (1971). The stress of formalin treatments in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *J.Fish.Res.Bd.Canada.* 28 : 1899-1904.
- WEDEMEYER, G. y YASUTAKE, W. T. (1974). Stress of formalin treatment in juvenile spring chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) and steelhead trout (*Salmo gairdneri*). *J.Fish.Res.Bd.Canada.* 31 : 179- 184.
- WELLBORN, T. L. (1985). Control and therapy. En *Principal diseases of farm raised catfish*. Southern Cooperative Series Bulletin 225 Auburn, Alabama : 50 - 69.
- WELLBORN, T. L.(1987). *Catfish farmers' handbook*. MSU Extension Pub. 1549.
- WHEATON, F. W. (1977). Oxígeno. En *Aquacultural Engineering* (4). 111 - 130.
- WHITTINGTON, I. D.; CORNEILLIE, S.; TALBOT, C.; MORGAN, J. A. T. y ADLARD, R. D. (2001). Infections of *Seriola quinqueradiata* Temminck & Schlegel and *S. dumerili* (Risso) in Japan by *Benedenia seriolae* (Monogenea) confirmed by morphology and 28S ribosomal DNA analysis. *Journal of Fish Diseases.* 24 (7) : 421-425.
- WIESER, W. (1984). A distinction must be made between the ontogeny and the phylogeny of metabolism in order to understand the mass exponent of energy metabolism. *Respiration Physiology.* 55 : 1- 9.
- WIESER, W.; PLATZER, U. y HINTERLEITNER, S. (1985). Anaerobic and aerobic energy production of young rainbow trout (*Salmo gairdneri*) during and after burst of activity. *J.Comp.Physiol.* 155B : 485- 492.
- WIESER, W. (1991). Physiological energetics and ecophysiology. En *Cyprinid fishes. Systematics, biology and exploitation*. WINFIELD, I. J. y NELSON, J. S. (eds.), Chapman and Hall London : 426 - 455.
- WIGGS, A. J.; HENDERSON, E. B.; SAUNDERS, C. L. y KUTTY, M. N. (1989). Activity, respiration and excretion of ammonia by Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolt and postsmolt. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* 46 : 790- 795.

-
- WILLIAMS, H. A. y WOOTEN, R. (1981). Some effects of the therapeutic levels of formalin and copper sulphate on blood parameters in rainbow trout. *Aquaculture*. 24 : 341- 353.
- WILLMER, P.; STONE, G. y JOHNSTON, I.(2000). *Environmental Physiology of Animals*. Blackwell Science, Oxford: 666 pp.
- WILLOUGHBY, H. (1968). A method for calculating carrying capacities of hatchery troughs and ponds. *The Progressive Fish-Culturist*. 30(3) : 173- 174.
- WINBERG, G. G. (1956). Rate of metabolism and food requirements of fish. *Fish Res.Bd.Can.Trans.Ser.* 194 : 1960.
- WINFREE, R. A. y STICKNEY, R. R. (1981). Effects of dietary protein and energy on growth, feed conversion, efficiency, and body composition of *Tilapia aurea*. *J.Nutr.* 111 : 1001- 1012.
- WITHEY, K. G. y SAUNDERS, R. L. (1973). Effect of a reciprocal photoperiod regime on standard rate of oxygen consumption of postsmolts atlantic salmon (*Salmo salar*). *J.Fish.Res.Bd.Canada*. 30 : 1898- 1900.
- WOHLSCHLAG, D. E. (1960). Metabolism of an Antarctic fish and the phenomenon of cold adaptation. *Ecology*. 41 : 287- 292.
- WOHLSCHLAG, D. E. (1963). An Antarctic fish with unusually low metabolism. *Ecology*. 44 : 557- 564.
- WOKOMA, A. y JOHNSTON, I. A. (1981). Lactate production at high sustainable cruising speeds in rainbow trout (*Salmo gairdneri* Richardson). *J.Exp.Biol.* 90 : 361- 364.
- WOOD, C. M.; MC MAHON, B. R. y MC DONALD, D. G. (1979). Respiratory gas exchange in the resting starry flounder, *Platichthys stellatus*; a comparison with other teleosts. *J.Exp.Biol.* 167- 179.
- WOOD, C. M. y PERRY, S. F. (1985). Respiratory, circulatory and metabolic adjustments to exercise in fish. En *Circulation, respiration and metabolism-current comparative approaches*. GILLES, R. (eds.), Springer-Verlag Berlin : 2 - 22.
- WOOD, C. M. (1991). Acid-base and ion balance, metabolism, and their interactions, after exhaustive exercise in fish. *J.Exp.Biol.* 160 : 285- 308.
- WOOTEN, R. y WILLIAMS, H. A. (1981). Some effects of therapeutic treatments with copper sulphate and formalin in rainbow trout (*Salmo gairdneri* Richardson). En *Stress and Fish*. PICKERING, A. D. (ed.), Academic Press London : 334 - 335.
- WOOTTON, R. J.(1984). *A Functional Biology of Sticklebacks*. Croom Helm, London.
- WOOTTON, R. J.(1990). *The Ecology of Teleost Fishes*. Chapman and Hall, London.

- XIE, X. (1989). The energy budget of the southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen). Beijing Normal University.
- YAGER, T. y SUMMERFELT, R. C. (1993). Effects of fish size and feeding frequency on metabolism of juvenile walleye. *Aquacultural Engineering*. 12 : 19- 36.
- YAMAMITSU, S. e ITAZAWA, Y. (1988). Effects of an anaesthetic 2-phenoxyethanol on the heart rate, ECG and respiration in carp. *Nippon Suisan Gakkaishi*. 54 : 1737- 1746.
- YAMAMOTO, K.; ITAZAWA, Y. y KOBAYASHI, H. (1980). Supply of erythrocytes into the circulating blood from the spleen of exercised fish. *Comp.Biochem Physiol*. 65A : 5- 11.
- YAMAMOTO, K.; ITAZAWA, Y. y KOBAYASHI, H. (1981a). Gas exchange in the gills of Yellowtail, *Seriola quinqueradiata* under resting and normoxic condition. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish*. 47: 447 – 451.
- YAMAMOTO, K.; ITAZAWA, Y. y KOBAYASHI, H. (1981b). Relationship between gas content and hematocrit value in yellowtail blood. *J.Fac.Agr., Kyushu Univ*. 26(1) : 31- 37.
- YAMAMOTO, K.; ITAZAWA, Y. y KOBAYASHI, H. (1983). Erythrocyte supply from the spleen and hemoconcentration in hypoxic yellowtail. *Marine Biology*. 73(3) : 221- 226.
- YAMAMOTO, K.; ITAZAWA, Y. y KOBAYASHI, H. (1985). Direct observation of fish spleen by an abdominal window method and its application to exercised and hypoxic yellowtail. *Japanese Journal of Ichthyology*. 31 : 427- 433.
- YAMAMOTO, K. y ITAZAWA, Y. (1989). Erythrocyte supply from the spleen of exercised carp. *Comp.Biochem Physiol*. 92 A : 139- 144.
- YAMAMOTO, K. (1991a). Effects of formalin on gas exchange in the gills of carp *Cyprinus carpio*. *Comp.Biochem Physiol*. 98(2-3) : 463- 465.
- YAMAMOTO, K. (1991b). Relationship of respiration to body weight in the carp *Cyprinus carpio* under resting and normoxic conditions. *Comp.Biochem Physiol*. 100A : 113- 116.
- YARZHOMBEK, A. A.; SHCHERBINA, T. V.; SHMAKOV, N. F. y GUSSEYNOV, A. G. (1983). Specific dynamic effect of food on fish metabolism. *Journal of Ichthyology*. 23 : 111- 117.
- ZAKES, Z.; SZKUDLAREK, M.; WOZNIAK, M.; KARPINSKI, A. y DEMSKA-ZAKES, K. (2001). Effect of dietary protein: fat ratios on metabolism, body composition and growth of juvenile pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.). *Czech Journal of Animal Science*. 46(1) : 27- 33.
- ZAR, J. H.(1996). *Biostatistical Analyses*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ. 619 pp.

ÍNDICE DE ABREVIATURAS

- B : Biomasa.
- b : Coeficiente de regresión de la ecuación que relaciona el consumo de oxígeno con el peso del pez. Confundido en ocasiones con (1 - b).
- CV% : Coeficiente de variación en porcentaje. Es la desviación típica de un conjunto de datos, dividida por su media y multiplicada por cien.
- d : Tiempo en días.
- DO₂ : Consumo diario de oxígeno por kilogramo de biomasa (mg O₂ kg⁻¹ d⁻¹).
- DO_{2SDA} : Incremento del consumo diario de oxígeno por kg de biomasa (mg O₂ kg⁻¹ d⁻¹) debido a la Acción Dinámica Específica..
- e : Base de los logaritmos neperianos.
- EB: Energía bruta
- h : Tiempo expresado en horas.
- K : Constante de la ecuación de Arrhenius.
- k : Temperatura en ° Kelvin.
- EE : Error estándar de la media.
- LC : Longitud corporal o talla total de un pez.
- LF : Longitud a la horquilla.
- ln : Logaritmo neperiano.
- log₁₀: Logaritmo en base 10.
- LS : Longitud estándar.
- LO: Luz – oscuridad.
- MO₂ : Consumo de oxígeno, expresado como cantidad de oxígeno consumido por unidad de tiempo. Sus unidades más frecuentes son mg O₂ h⁻¹.

-
- n : Número de datos.
- [O₂]: Concentración de oxígeno en el agua (ppm).
- p: Probabilidad de una significación estadística.
- PB: Proteína bruta.
- ppm: Partes por millón.
- Q: Caudal o flujo de agua.
- Q₁₀: Número de veces que se incrementa la velocidad del proceso por cada 10 °C de aumento de la temperatura.
- Q_{ox}: Equivalente oxalórico. Relación entre energía liberada y oxígeno consumido.
- r: Coeficiente de correlación.
- r²: Coeficiente de determinación.
- S: Salinidad, expresada generalmente como ‰.
- SD: Desviación estándar.
- SDA: Acción dinámica específica o efecto calorígeno del alimento.
- SGR : Tasa diaria específica de crecimiento (% día).
- T: Temperatura en °C.
- t: Tiempo.
- U: Velocidad de natación de un pez.
- V: Volumen del tanque.
- VO₂: Tasa de consumo específico de oxígeno, o tasa metabólica específica expresada como cantidad de oxígeno consumido en relación al peso del pez y por unidad de tiempo. Su expresión más frecuente es mg O₂ kg⁻¹ h⁻¹.
- W: Peso medio.
- XE: Extracto etéreo.

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla I. Listado de autores que han estudiado el metabolismo de rutina de las especies de peces que se citan. 29

Tabla II. Valores de Q_{10} citados en diversos estudios por especies. En la columna MD aparece una A ó una P según los cambios térmicos sean Agudos o Progresivos, respectivamente. . 43

Tabla III.- Diversos valores del ponderador “a” de la relación $MO_2 = aW^b$, citados en la bibliografía, expresados en $mg\ O_2\ h^{-1}$ y con el valor del peso W, expresado en gramos. 54

Tabla IV. Valores del exponente “b” citados en la bibliografía para diferentes especies de peces, en las condiciones que se indican. 58

Tabla V. Diferentes trabajos que han modelizado el consumo de oxígeno a partir de las variables que se indican: W, peso; T, temperatura; SDA, alimentación; U, velocidad de natación; $[O_2]$, concentración de oxígeno en el agua. Se han obviado aquellos que solo han utilizado la variable peso en el modelo, ya que aparecen citados en las Tablas III y IV 80

Tabla VI.- Composición de los piensos utilizados para el inicio de la alimentación inerte de los peces procedentes del medio natural (suministrados por los fabricantes). 96

Tabla VII. Composición de las dietas empleadas en los experimentos I, II y V. 98

Tabla VIII. Datos sobre la constitución de los stocks y tasas específicas medias de consumo de oxígeno. TAN: Tanque. B_i : Biomasa inicial (gr). n_i : número de peces inicial. B_f : Biomasa final (g). n_f : número de peces final. VO_2 : Consumo antes de la alimentación ($mg\ O_2\ kg^{-1}h^{-1}$). VO_{2SDA} : Consumo después de la alimentación ($mg\ O_2\ kg^{-1}\ h^{-1}$). SDA: Incremento de consumo en porcentaje. 107

Tabla IX. Datos zootécnicos 112

Tabla X. Resumen de las condiciones experimentales y resultados. n = número de peces, B = biomasa estimada en el tanque (g), PM = peso medio (g), CV% = coeficiente de variación, M = mortalidad (número de peces), BMT = mortalidad en biomasa (g), %BMT = porcentaje de mortalidad en biomasa, m = pendiente de la regresión, $[O_2]_i$ = concentración de oxígeno (ppm) en el momento del corte de agua, $[O_2]_f$ = concentración de oxígeno final (ppm), % sat = porcentaje de saturación de oxígeno, VO_2 = tasa de consumo específico de oxígeno ($mg\ O_2\ kg^{-1}\ h^{-1}$). 120

Tabla XI.- Tasas medias de consumo específico de oxígeno (VO_2) para las diferentes frecuencias de alimentación consideradas ($mg\ O_2\ kg^{-1}\ h^{-1} \pm EE$) y parámetros del método del Cosinor. STD: tres comidas diarias (09:00, 13:00 y 17:00 horas) de lunes a viernes. SAT: dos comidas al día (09:00 y 13:00 h) los sábados. SUN: dos comidas al día (09:00 y 13:00 h) los domingos. FS1: primer día de ayuno previo al muestreo. FS2: segundo día de ayuno previo al muestreo. n es el número de días promediados en cada frecuencia de alimentación. Los límites fiduciales de las amplitudes y de las acrofases son para un nivel de confianza del 95%.	132
Tabla XII.- Tasas medias de consumo de oxígeno (VO_2) para cada tratamiento ($mg\ O_2\ kg^{-1}\ h^{-1} \pm EE$) y parámetros del método del Cosinor (véase apartado 3.6.3.). n es el número de días promediado en cada tratamiento. Los límites fiduciales son para un nivel de confianza del 95%.	143
Tabla XIII.- Composición de las dietas. Todos los valores están expresados en $g\ kg^{-1}$ de materia seca excepto la energía bruta ($kJ\ g^{-1}$).....	154
Tabla XIV.- Tasas medias específicas de consumo de oxígeno (VO_2) en las distintas dietas ($mg\ O_2\ kg^{-1}\ h^{-1} \pm EE$) y parámetros del método del Cosinor. Los límites fiduciales de las amplitudes y las acrofases son para un nivel de confianza del 95%. Las medias seguidas por el mismo superíndice, no son significativamente diferentes ($p > 0,05$).	158
Tabla XV. Parámetros que relacionan el consumo de oxígeno diario y la ingesta. DO_2 : consumo de oxígeno en $mg\ O_2$ por kg de pez en un día; DO_{2sda} : consumo de oxígeno en $mg\ O_2$ por kg de pez en un día, debido a la SDA; mgO_2/kj : oxígeno consumido en mg por kJ de energía ingerida; SDA/kj : oxígeno consumido en mg debido a la SDA, por kJ de energía ingerida; $kJ/ mg\ O_2$: relación entre la energía ingerida y el oxígeno consumido en un día, por kg de pez.	159
Tabla XVI.- Datos zootécnicos. Los pesos (medios) y las biomásas se expresan en gramos. ...	174
Tabla XVII. Resumen de los resultados del porcentaje del consumo específico de oxígeno producido por la acción dinámica específica (SDA) de aquellos experimentos en los que se ha cuantificado.....	191

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. <i>Seriola dumerili</i> (Risso, 1810)	6
Figura 2. Distribución de <i>Seriola dumerili</i> en el Atlántico Norte y Mediterráneo. Tomado de SMITH-VANIZ (1986)	8
Figura 3. Curva de crecimiento de <i>Seriola dumerili</i> en el Adriático (KOZUL <i>et al.</i> , 2001).	10
Figura 4. Producción y valor de <i>Seriola</i> sp. cultivada en el mundo (fuente FAO).	12
Figura 5. Producción de <i>Seriola dumerili</i> en España (Fuente : JACUMAR).....	13
Figura 6. Crecimiento en peso (g) de <i>Seriola dumerili</i> en jaulas sumergidas, alimentada con pescado (GroupA), con pienso (GroupB) y su comparación con el crecimiento en el medio natural (Wild), según MAZZOLA <i>et al.</i> (2000).	15
Figura 7. Esquemas y descripciones de los tipos de tanques utilizados en los experimentos. En el Material y Métodos particular de cada uno de los experimentos se hará referencia al tipo de tanque utilizado	89
Figura 8. Gráfica que muestra las temperaturas medias mensuales durante el año 1998. Las barras verticales muestran el rango térmico absoluto (temperaturas máximas y mínimas mensuales).	90
Figura 9. Evolución diaria de las tendencias de consumo de oxígeno. Las flechas indican los momentos en los que se distribuyó el alimento.	106
Figura 10. Evolución de las temperaturas del agua durante el experimento.....	110
Figura 11. Representación de los datos de consumo específico de oxígeno frente a la temperatura, justo antes de la primera toma de alimento (a) y una hora después de la última (b). Sobre los datos se han dibujado las rectas de regresión lineal.	113
Figura 12. Evolución del consumo específico de oxígeno ($\text{mg O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$) frente a la temperatura ($^{\circ}\text{C}$) según el régimen alimenticio.	114
Figura 13. Representación gráfica de la depleción del contenido de oxígeno (ppm) en los tanques (A – E) frente al tiempo (en horas). Sobre la depleción se ha superpuesto la línea de regresión, cuyos parámetros se indican abajo.	119
Figura 14. Representación gráfica de los datos de consumo de oxígeno ($\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1}$) con respecto al peso W (g) sobre los que se ha representado la línea de ajuste potencial cuya ecuación se indica.	125

Figura 15. Variaciones diarias de la tasa específica de consumo de oxígeno, VO_2 ($mg\ O_2\ kg^{-1}\ h^{-1} \pm EE$) de la seriola mediterránea par las diferentes frecuencias de alimentación (datos reales). Las flechas indican los momentos en los que se distribuyó el alimento.	133
Figura 16. Variaciones diarias de la tasa específica de consumo de oxígeno, VO_2 ($mg\ O_2\ kg^{-1}\ h^{-1} \pm EE$) con valores restados de la media diaria (datos transformados).	134
Figura 17. Representación de los parámetros del método del Cosinor del VO_2 , en las diferentes frecuencias de alimentación. El anillo concéntrico exterior indica el momento del día (24 horas). El anillo concéntrico interior muestra el fotoperiodo. Las elipses de error representan las áreas de confianza al 95% para cada frecuencia de alimentación. La distancia entre los centros del reloj y de cada elipse se corresponde con la amplitud. El intervalo de confianza (95%) de la acrofase viene representado por la proyección de cada elipse sobre el anillo concéntrico exterior. Dado que ninguna elipse contiene al centro del reloj, el método indica la presencia de ritmos significativos ($p < 0,05$) en todos los casos. Es importante poner de manifiesto que las proyecciones de las elipses de error de FS1 y FS2 sobre el anillo concéntrico exterior se solapan, por lo que sus acrofases no son significativamente diferentes ($p > 0,05$).	135
Figura 18. Evolución del crecimiento en peso a lo largo del experimento. Las barras de error representan la desviación estándar de las medias ($n = 2$).	141
Figura 19. Perfiles de consumo medio de oxígeno diario ($mg\ O_2\ kg^{-1}\ h^{-1} \pm EE$) para ambos tratamientos. Los puntos se corresponden con las medias diarias ($n = 58$) de los valores instantáneos de consumo de oxígeno agrupados en intervalos de 30 minutos.	142
Figura 20. Representación gráfica de las medias diarias de consumo específico de oxígeno, acotadas por sus errores estándar ($n = 3$), a lo largo del experimento. Los puntos corresponden a los días en que se alimentó mientras que los cuadrados corresponden a los días en los que no se suministró alimento.	148
Figura 21. Actograma que representa las acrofases de los ritmos diarios de consumo de oxígeno, acotadas por sus límites fiduciales ($p < 0.05$). Las barras lisas se corresponden con los días en los que se alimentó, y las punteadas a los que no se distribuyó alimento.	149
Figura 22. Valores normalizados de consumo específico de oxígeno en situación de alimentación y ayuno. Las líneas continuas corresponden al ajuste con la función coseno.	150
Figura 23. Variación natural de la temperatura durante la Fase I.	155

Figura 24. Crecimientos de las seriolas en cada tratamiento obtenidos en los controles (inicio y final de cada Fase) a lo largo del experimento (medias \pm EE).....	156
Figura 25. Gráficas que muestran la ingesta aparente en cada tratamiento y en cada una de las Fases (medias \pm EE).....	156
Figura 26. Perfiles de los consumos medios específicos de oxígeno ($\text{mg O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$) en ambas Fases y para cada nivel lipídico. Las barras de error se corresponden con los errores estándar de cada media ($n = 14$)......	157
Figura 27. Valores medios por tratamiento de los porcentajes de grasa en músculo y vísceras. En la escala de la derecha se muestran los valores del índice de condición. Las barras de error se corresponden con los errores estándar de las medias.....	161
Figura 28. Efecto de la anestesia y la manipulación sobre el consumo específico de oxígeno de la seriola. La anestesia se añadió en el minuto 0. Las líneas horizontales indican los niveles previos a los tratamientos.....	165
Figura 29. Efecto de la persecución sobre el consumo específico de oxígeno de la seriola. Las líneas horizontales indican los niveles previos a los tratamientos. La persecución se produjo entre los minutos 0 y 3.	166
Figura 30. Curva teórica de eliminación del formol a lo largo del tiempo en las condiciones del experimento. Las ordenadas representan la concentración teórica de formol presente en el tanque de 2 m^3 tras la adición de 600 cc en el momento 0, cuando la renovación es del 100% hora.....	173
Figura 31. Gráficas de la variación del consumo específico de oxígeno ($\text{mg O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$) con respecto al tiempo (horas : minutos). Las líneas verticales indican los momentos en que se añadió agua o formol.....	177
Figura 32. Gráfica de contorno que muestra la distribución de los datos de pesos medios y temperaturas que se han empleado en la elaboración del modelo. Los valores de la leyenda se corresponden con el número máximo de datos considerado, en cada área coloreada....	181
Figura 33. Gráficos de contorno que muestran las estimaciones del consumo específico de oxígeno ($\ln \text{VO}_2$) en prealimentación y máximo debido a la alimentación, a partir de los parámetros peso medio ($\ln W$) y temperatura ($\ln T$) según el modelo indicado. Los datos de la leyenda son $\ln \text{VO}_2$	184
Figura 34. Isotermas que muestran el comportamiento del consumo específico de oxígeno frente a la temperatura y al peso medio de los individuos.	185