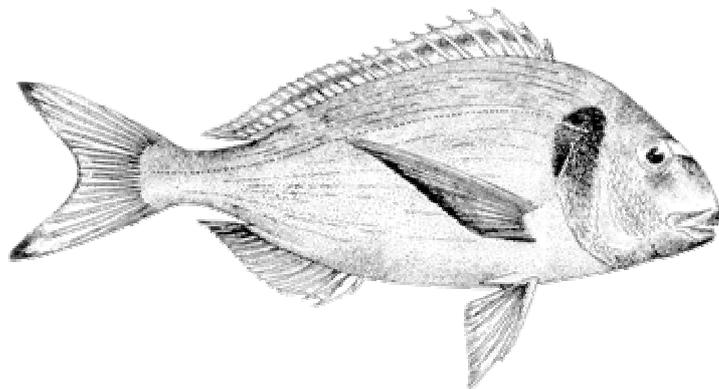




**U**  
UNIVERSITAT DE BARCELONA  
**B**

**INFLUENCIA DE LA TEMPERATURA Y LA SALINIDAD SOBRE  
EL CRECIMIENTO Y CONSUMO DE OXÍGENO  
DE LA DORADA (*Sparus aurata* L.)**

**Anna Calderer Reig**



Departament de Biologia Animal

Barcelona, Juliol de 2001

UNIVERSITAT DE BARCELONA  
Departament de Biologia Animal  
Programa de Biologia Animal  
Bienni 1992-94

**INFLUENCIA DE LA TEMPERATURA Y LA SALINIDAD SOBRE  
EL CRECIMIENTO Y CONSUMO DE OXÍGENO  
DE LA DORADA (*Sparus aurata* L.)**

Memòria presentada per

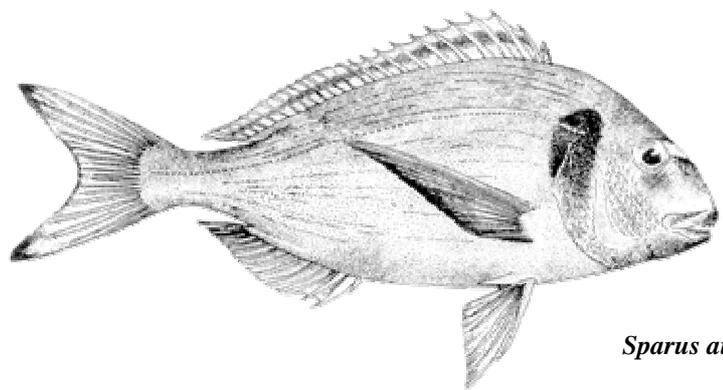
**ANNA CALDERER REIG**

per a optar al grau de  
Doctor en Ciències Biològiques  
per la Universitat de Barcelona

Director de la Tesis

Dr. Francesc Castelló i Orvay  
Professor Titular  
Departament de Biologia Animal  
Facultat de Biologia  
Universitat de Barcelona

Barcelona, Juliol de 2001



*Sparus aurata*

*al Ricard,  
en Sergi i la Mariona  
(pel temps que no us he pogut dedicar)*

*als meus pares  
(per tot el que m'heu donat)*

## AGRAÏMENTS

Voldria agrair molt sincerament  
al *jefe* la seva confiança dipositada en mi durant tant i tant de temps.  
Als companys del laboratori per la bona companyia i concretament a la Mar per  
ajudar-me en tot plegat. A l'Adriana pels seus constants ànims.  
Als alumnes de cinquè que van netejar filtres fins que se'n van cansar.  
Al Parc Zoològic per l'aigua de mar imprescindible pels peixets.  
Al Sr. Ramon per netejar de tant en tant algun dipòsit.  
Al Sr. Pérez per la seva paciència amb la *cuba* d'aigua.  
Al Joan Pérez del servei electrònic de la UB. Al Dr. Planas.  
Al projecte FAR de la UE que va finançar part dels experiments. Al projecte Meros.  
Als amics de sempre, per sempre. Als cangurs.  
Al Joan pels seus ànims i consells.  
A tota la meva família pel seu incondicional recolzament i en especial  
als meus pares, ja que gràcies a ells he pogut arribar fins aquí.  
Al Ricard pel seu amor i infinita paciència.  
Als membres del tribunal i  
gent tota que s'ha llegit i escoltat el rotllo desinteressadament.

A tots, moltes gràcies i fins aviat.

## ÍNDICE

ÍNDICE.....	i
Lista de Tablas .....	v
Lista de Figuras .....	vii
PRÓLOGO .....	ix
<b>CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS.....</b>	<b>1</b>
<b>1. INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>5</b>
LA DORADA Y SU CULTIVO .....	7
Biología de la dorada .....	7
Situación actual de la acuicultura.....	9
Cultivo de la dorada .....	14
FACTORES AMBIENTALES Y CRECIMIENTO.....	16
Crecimiento.....	16
Temperatura .....	17
Luz .....	18
Salinidad .....	19
Concentración de oxígeno disuelto .....	23
Alimentación .....	24
Peso .....	25
Competencia.....	25
FACTORES AMBIENTALES Y CONSUMO DE OXÍGENO.....	26
Metabolismo energético .....	26
Peso corporal.....	30
Temperatura .....	31
Salinidad .....	33
Concentración de oxígeno disuelto .....	34
Alimentación .....	39
Luz (fotoperíodo) .....	41
<b>2. OBJETIVOS .....</b>	<b>43</b>
Justificación .....	45
Objetivos .....	47

<b>CAPÍTULO II. CRECIMIENTO DE LA DORADA.....</b>	<b>49</b>
<b>1. MATERIAL Y MÉTODOS .....</b>	<b>53</b>
DISEÑO EXPERIMENTAL.....	55
Experimento 1: Influencia de la temperatura y la salinidad sobre el crecimiento de alevines de dorada .....	55
Experimento 2: Influencia de la salinidad sobre el crecimiento de juveniles de dorada ...	55
LOTES EXPERIMENTALES .....	56
TANQUES EXPERIMENTALES .....	57
CONDICIONES DE CULTIVO .....	58
MUESTREOS .....	60
Parámetros de crecimiento .....	61
Parámetros morfométricos .....	62
Parámetros de alimentación .....	62
TRATAMIENTO ESTADÍSTICO.....	63
<b>2. RESULTADOS .....</b>	<b>65</b>
INFLUENCIA DE LA TEMPERATURA Y LA SALINIDAD SOBRE EL CRECIMIENTO DE ALEVINES DE DORADA .....	67
Efecto sobre los parámetros de crecimiento.....	67
Efecto sobre los parámetros de alimentación .....	74
INFLUENCIA DE LA SALINIDAD SOBRE EL CRECIMIENTO DE JUVENILES DE DORADA.....	77
Efecto sobre los parámetros de crecimiento.....	77
Efecto sobre los parámetros de alimentación .....	85
<b>3. DISCUSIÓN .....</b>	<b>87</b>
Influencia de la temperatura sobre el crecimiento de alevines de dorada (0 <sup>+</sup> ) .....	89
Influencia de la salinidad sobre el crecimiento de alevines de dorada (0 <sup>+</sup> ).....	90
Influencia de la salinidad sobre el crecimiento de juveniles de dorada (1 <sup>+</sup> ).....	92
Influencia de la salinidad sobre el crecimiento de la dorada (2 <sup>+</sup> ) durante un ciclo anual..	93
Influencia de la salinidad sobre el crecimiento alométrico .....	95
Influencia de la salinidad sobre la supervivencia.....	95
Influencia de la salinidad sobre los parámetros de alimentación .....	97

<b>CAPÍTULO III. CONSUMO DE OXÍGENO DE LA DORADA .....</b>	<b>103</b>
<b>1. MATERIAL Y MÉTODOS .....</b>	<b>107</b>
DISEÑO EXPERIMENTAL.....	109
Experimento 3: Influencia de la temperatura y la salinidad sobre el consumo de oxígeno de la dorada. ....	109
Experimento 4: Influencia de la disminución de la concentración de OD del agua sobre el consumo de oxígeno de la dorada. ....	110
LOTES EXPERIMENTALES .....	110
ACUARIOS EXPERIMENTALES.....	111
CONDICIONES DE CULTIVO .....	111
MUESTREOS .....	112
Medición de la concentración de oxígeno disuelto en el agua .....	112
Determinación del consumo de oxígeno .....	115
Metabolismo estándar (o CO en reposo), metabolismo de rutina y SDA .....	117
Parámetros del CO .....	118
Nivel crítico de OD en el agua.....	119
Frecuencia de ventilación.....	120
TRATAMIENTO ESTADÍSTICO.....	120
<b>2. RESULTADOS .....</b>	<b>123</b>
INFLUENCIA DE LA TEMPERATURA Y LA SALINIDAD SOBRE EL CO .....	125
CO - peso dependiente .....	126
Ritmo diario del CO y efecto de la alimentación. ....	129
Efecto de la temperatura y la salinidad .....	132
Efecto de un ayuno prolongado.....	135
INFLUENCIA DE LA DISMINUCIÓN DE LA CONCENTRACION DE OD EN EL AGUA SOBRE EL CO.....	137
El consumo de oxígeno en normoxia (metabolismo de rutina) .....	137
CO durante hipoxia gradual .....	138
Efecto de la hipoxia sobre la frecuencia de ventilación (FV).....	143
Coste energético de la respiración.....	147
Comportamiento frente a la hipoxia.....	147

<b>3. DISCUSIÓN .....</b>	<b>149</b>
EFECTO DE LA TEMPERATURA Y LA SALINIDAD SOBRE EL CO .....	151
CO-peso dependiente .....	151
Ritmo diario de CO y efecto de la alimentación .....	156
Efecto de la temperatura.....	159
Respuesta respiratoria a la salinidad: osmoregulación .....	161
Efecto del ayuno prolongado.....	166
INFLUENCIA DE LA DISMINUCIÓN DE LA CONCENTRACIÓN DE OD EN EL AGUA SOBRE EL CO .....	167
Concentración crítica de OD ( $OD_{crit}$ ) .....	168
Frecuencia de ventilación.....	171
Coste energético respiratorio.....	174
Comportamiento frente a la hipoxia.....	175
 <b>CAPÍTULO IV. CONCLUSIONES GENERALES .....</b>	 <b>179</b>
 <b>CAPÍTULO V. BIBLIOGRAFÍA .....</b>	 <b>185</b>

## Lista de Tablas

Tabla I. Comparación de las principales características de la acuicultura mundial, europea y mediterránea en el año 1999.....	10
Tabla II. Producción total de la acuicultura en el Mediterráneo y producción total de dorada y lubina por países (en Tm), en el año 1999. ....	11
Tabla III. Producción acuícola en España (1999).....	12
Tabla IV. Composición química del pienso compuesto para engorde de dorada. ....	59
Tabla V. Ecuaciones del crecimiento en peso (y) de la dorada respecto al tiempo (x), mantenida bajo seis condiciones ambientales diferentes.....	67
Tabla VI. Resultados finales del crecimiento y alimentación de la dorada de $4.93\pm 0.85$ g de peso medio inicial y $5.56\pm 0.33$ cm de longitud standard media inicial, bajo seis condiciones diferentes de temperatura y salinidad.....	70
Tabla VII. Análisis de la varianza (ANOVA I y II, test Tuckey) del efecto de la temperatura y la salinidad sobre el crecimiento y la eficacia alimentaria de la dorada.....	71
Tabla VIII. Relaciones alométricas de tipo potencial $y=ax^b$ . (L = Longitud standard; $L_{cef}$ = Longitud cefálica; $A_{cef}$ = Altura cefálica; $A_{m\acute{a}x}$ = Altura máxima corporal). ....	73
Tabla IX. Ecuaciones del crecimiento en peso respecto al tiempo, de la dorada de $13.07\pm 0.20$ g de peso medio inicial, mantenida a 18°C y tres salinidades diferentes.....	79
Tabla X. Ecuaciones del crecimiento en peso respecto al tiempo, de la dorada de $220.56\pm 3.26$ g de peso medio inicial mantenida a tres salinidades diferentes.....	79
Tabla XI. Resultados finales del crecimiento y alimentación de la dorada de $13.07\pm 0.20$ g de peso medio inicial y $8.07\pm 0.17$ cm de longitud media inicial, mantenida a tres salinidades distintas ....	81
Tabla XII. Resultados finales del crecimiento y alimentación de la dorada de $220.56\pm 3.26$ g de peso medio inicial y $20.50\pm 1.45$ cm de longitud media inicial, mantenida a tres salinidades distintas ...	82
Tabla XIII. Relaciones alométricas de tipo potencial $y=ax^b$ . (L = Longitud standard; $L_{cef}$ = Longitud cefálica; $A_{cef}$ = Altura cefálica; $A_{m\acute{a}x}$ = Altura máxima corporal)..	84
Tabla XIV. Análisis de la varianza (ANOVA I y II, test Tuckey) del efecto de la salinidad y el grupo de edad sobre el crecimiento y la eficacia alimentaria de la dorada.....	100
Tabla XV. Concentración de OD correspondiente al 100% de saturación de oxígeno en el agua en función de la salinidad y temperatura de cada condición.....	113
Tabla XVI. Condiciones experimentales y rango de pesos utilizado en el experimento 3 de CO.....	125
Tabla XVII. Relación entre el CO medio diario ( $mgO_2/Kg/h$ ) y el CO de reposo, con el peso de la dorada para cada salinidad y nivel de actividad, a 20 y 24°C de temperatura. ....	127

Tabla XVIII. Relaciones entre los distintos niveles del CO. Valores medios $\pm$ e.s. Se considera el valor de $CO_{SDA}=CO_{medio}-CO_{reposito}$ .....	132
Tabla XIX. Estimación de $Q_{10}$ para el intervalo de 20 a 24°C de temperatura, para cada nivel de actividad y salinidad (valores $\pm$ e.s.).....	133
Tabla XX. Estimación de $Q_{10}$ para la salinidad y para cada nivel de actividad a 20 y 24°C. Existen diferencias significativas entre tramos de salinidad ( $P<0.05$ ). .....	134
Tabla XXI. Condiciones experimentales y rango de depleción de la concentración de OD. El $CO_{ayuno}$ * se ha calculado a partir de las ecuaciones obtenidas en el experimento 3.....	138
Tabla XXII. Ecuaciones que definen la velocidad de descenso de la concentración de OD respecto al tiempo.. .....	139
Tabla XXIII. Ecuaciones logarítmicas correspondientes a la fase dependiente del CO por debajo del $CO_{ayuno}$ , utilizadas en la determinación del $OD_{subcrit}$ , y su equivalente en porcentaje de saturación de OD.....	141
Tabla XXIV. Ecuaciones de regresión correspondientes a la fase dependiente del CO, utilizadas en la determinación del $OD_{crit}$ . Todas las rectas son altamente significativas ( $P<0.0001$ .....	142
Tabla XXV. Frecuencia de ventilación respiratoria (FV en bpm) de la dorada bajo diferentes niveles de actividad y salinidad (para igual superíndice no existen diferencias significativas, $P>0.05$ )... ..	144
Tabla XXVI. Máxima FV (bpm) alcanzada junto a la concentración de OD correspondiente y el CO en ese momento (para igual superíndices no existen diferencias significativas, $P>0.05$ ). .....	146
Tabla XXVII. Ecuaciones de regresión del CO ( $mgO_2/h$ ) de la dorada en función del peso, según el nivel de actividad y salinidad a 20 y 24°C. ....	153
Tabla XXVIII. Comparación del CO de la dorada y otras especies de teleósteos en condiciones ambientales similares a las del presente estudio.....	155
Tabla XXIX. Estimación del consumo de oxígeno total (a) y el requerido para la osmoregulación (b) correspondiente a una dorada de 100g con relación a la salinidad y nivel de actividad a 20 y 24°C de temperatura. ....	163

## Lista de Figuras

Figura 1. Comparación de la producción de las principales especies acuícolas en Catalunya en 1999.....	13
Figura 2. Evolución de la producción total de la acuicultura y la producción total de peces (dorada, lubina, anguila y múgil) en Catalunya en el periodo 1992-1999 (en Tm).....	14
Figura 3. Resumen de los procesos de intercambio iónico y osmoregulación en teleósteos de agua dulce (a) y marinos (b). .....	21
Figura 4. Diagrama generalizado de las relaciones entre el consumo de oxígeno de un pez y la concentración de OD del agua. ....	36
Figura 5. Esquema general de la gestión técnico-económica de una piscifactoría en tierra y los factores que la influyen y se interrelacionan.....	48
Figura 6. Esquema de las medidas morfométricas tomadas a los animales.....	61
Figura 7. Evolución del crecimiento en peso, talla y FCond, de los seis grupos experimentales durante el período de 91 días de experimentación. ....	68
Figura 8. Evolución de la tasa instantánea de crecimiento en peso (G) en el tiempo, de la dorada cultivada bajo seis condiciones experimentales ▲ 12%, ● 22% y ■ 36%, a 28 y 18°C. ....	71
Figura 9. Resultados de los parámetros de alimentación de la dorada, estimados al final del período de experimentación. ....	74
Figura 10. Evolución del crecimiento en peso medio, talla y FCond, de la dorada de 13.07±0.20g de peso medio inicial (grupo 1+), durante un período de 265 días de experimentación (8 meses, aproximadamente) y mantenida a tres salinidades diferentes: ▲ 12%, ● 22% y ■ 36%. ....	78
Figura 11. Evolución de la temperatura del agua, peso medio, talla y FCond de la dorada de 220.56±3.26g de peso medio inicial (grupo 2+), durante un período de 456 días de experimentación (15 meses, aproximadamente) y mantenida a tres salinidades diferentes: ▲ 12%, ● 22% y ■ 36%. ....	80
Figura 12. Evolución de la tasa instantánea de crecimiento (G) en peso de la dorada de 13.07±0.20g (grupo 1 <sup>+</sup> ) y 220.56±3.26g (grupo 2 <sup>+</sup> ), durante un período de 265 y 456 días de experimentación (8 y 15 meses, respectivamente) y mantenida a tres salinidades diferentes.....	83
Figura 13. Evolución estacional del Índice de Eficacia Alimentaria (IEA) de la dorada 2 <sup>+</sup> mantenida a tres salinidades diferentes, durante un ciclo anual. ....	86
Figura 14. Comparación de la tasa de crecimiento instantáneo en peso (G) de la dorada del presente experimento (●) con los resultados obtenidos por Klaoudatos & Conides (1996) (□). ....	91
Figura 15. Comparación de los resultados finales de la tasa de crecimiento (G) y la mortalidad de la dorada en las tres etapas de crecimiento (ANOVA I, test Tuckey).....	96

Figura 16. Comparación de los resultados finales de los parámetros de alimentación de la dorada en las tres etapas de crecimiento (ANOVA I, test Tuckey) .....	98
Figura 17. Esquema del sistema de acuarios experimentales utilizados en la determinación del CO. Las flechas indican la dirección del flujo de agua. Las sondas de oxígeno se encuentran en la entrada y salida de los acuarios. ....	114
Figura 18. Ejemplo de la evolución del CO durante el proceso de introducción y aclimatación de los peces en los acuarios experimentales utilizados en la determinación del CO, a 20°C. El elevado CO inicial es debido al estrés de captura.....	118
Figura 19. Consumo de oxígeno (mgO <sub>2</sub> /Kg/h) respecto al peso de la dorada en estado de reposo (●), en ayunas (○) y con alimentación (▼), aclimatada a tres salinidades y dos temperaturas. ....	128
Figura 20. Coeficientes (valores de b) de las distintas ecuaciones de regresión que relacionan el metabolismo con el peso de la dorada a distintas salinidades (estadísticamente desiguales P<0.05) a 20°C (a) y 24°C (b). CO <sub>reposo</sub> (●), CO <sub>ayuno</sub> (○) y CO <sub>alimentación</sub> (▼). ....	129
Figura 21. Evolución del ritmo diario del CO <sub>medio</sub> (mgO <sub>2</sub> /Kg/h) de la dorada (234.72±8.9g de peso medio), mantenida a 24°C y 36‰ de salinidad durante un ciclo completo de alimentación-ayuno (48 h.). ....	131
Figura 22. Efecto de la salinidad sobre los distintos niveles de CO de la dorada a 20°C (a) y 24°C (b). Valores estandarizados a 100g de peso. CO <sub>reposo</sub> (●), CO <sub>ayuno</sub> (○) y CO <sub>alim</sub> (▼). ....	133
Figura 23. Efecto del ayuno prolongado durante 7 días, sobre el CO <sub>medio</sub> (mgO <sub>2</sub> /Kg/h) de la dorada de varios pesos y condiciones ambientales .....	136
Figura 24. Registros del descenso de la concentración de OD del agua del respirómetro respecto al tiempo en las seis condiciones experimentales. ....	139
Figura 25. Consumo de oxígeno de la dorada en función de la concentración de oxígeno disuelto en el agua. Los puntos representan los valores experimentales del CO.....	140
Figura 26. Efecto de la salinidad y el peso de la dorada sobre la concentración de OD <sub>crit</sub> (media±e.s.). ▼36‰, ○ 32‰, ● 22‰.....	142
Figura 27. Concentración crítica de OD (OD <sub>crit</sub> ) en función del CO. ....	143
Figura 28. Frecuencia de ventilación branquial (FV en bpm) de la dorada en función del descenso de la concentración de oxígeno disuelto en el agua (abscisa inferior) o porcentaje de saturación de OD (abscisa superior).....	145

## PRÓLOGO

Actualmente, la dorada es el principal producto de la acuicultura mediterránea. Una vez puesta a punto su reproducción en el ámbito productivo, la importancia de su estudio radica en la mejora de su cultivo para rentabilizar la producción industrial. Hoy en día, la investigación se centra en el campo alimentario y genético; pero también se trabaja en la obtención de crecimientos más rápidos mediante la manipulación de los factores ambientales, como son la temperatura, el fotoperíodo y la salinidad.

La dorada experimenta a lo largo de su ciclo biológico, un amplio rango de condiciones ambientales debido a sus migraciones estacionales, que le confieren su carácter eurihalino. La razón principal de este trabajo ha sido incrementar el conocimiento de cómo la salinidad afecta el crecimiento durante su ciclo vital y el metabolismo secundario que lo acompaña. Para ello, la experimentación llevada a cabo se ha dividido en dos grupos separados a fin de dar más cohesión a cada serie de experimentos. En un primer grupo se engloban los experimentos realizados sobre aspectos del crecimiento de la dorada y su relación con las variables ambientales. El segundo grupo, reúne los experimentos efectuados en la determinación del consumo de oxígeno de la dorada bajo las mismas variables ambientales.

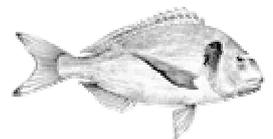
La memoria se divide en cinco capítulos: la introducción y objetivos, dos capítulos de experimentación, las conclusiones finales y la bibliografía. En la introducción se da una visión general de cómo los diversos parámetros ambientales influyen sobre el crecimiento y el consumo de oxígeno de los peces. Seguidamente se expone la justificación a los objetivos propuestos. En el segundo y tercer capítulo se describen por separado, los materiales y métodos utilizados, los resultados y discusión de los experimentos sobre crecimiento y consumo de oxígeno, respectivamente. En las conclusiones finales se reintegran las conclusiones de ambos capítulos.

Este trabajo, con un total de 63 experimentos realizados, tiene un carácter eminentemente práctico. Los resultados obtenidos pretenden aportar datos útiles, de carácter biológico, que permitan al acuicultor planificar más eficazmente la explotación acuícola de la dorada

# CAPÍTULO I.

## INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS

---



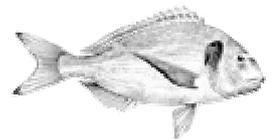


<b>CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS.....</b>	<b>1</b>
<b>1. INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>5</b>
LA DORADA Y SU CULTIVO .....	7
Biología de la dorada .....	7
Situación actual de la acuicultura.....	9
Cultivo de la dorada .....	14
FACTORES AMBIENTALES Y CRECIMIENTO.....	16
Crecimiento.....	16
Temperatura .....	17
Luz .....	18
Salinidad .....	19
Concentración de oxígeno disuelto .....	23
Alimentación .....	24
Peso .....	25
Competencia.....	25
FACTORES AMBIENTALES Y CONSUMO DE OXÍGENO.....	26
Metabolismo energético .....	26
Peso corporal.....	30
Temperatura .....	31
Salinidad .....	33
Concentración de oxígeno disuelto .....	34
Alimentación .....	39
Luz (fotoperíodo) .....	41
<b>2. OBJETIVOS.....</b>	<b>43</b>
Justificación .....	45
Objetivos.....	47



# 1. Introducción

---





## **LA DORADA Y SU CULTIVO**

### **Biología de la dorada**

La dorada (*Sparus aurata* Linné, 1758) es un teleósteo perteneciente a la Familia *Sparidae* y orden Perciformes conformado por 29 géneros y unas 100 especies. Es una especie muy común en el Mediterráneo, que se extiende también por el Mar Negro, el Mar Rojo y las costas orientales del Océano Atlántico, desde Inglaterra hasta las costas de Mauritania (Suau & López, 1976; Bauchot & Hureau, 1986).

Se trata de una especie típicamente litoral, euriterma (5-32°C de temperatura) y eurihalina (4-70‰ de salinidad) que se puede encontrar hasta profundidades de 90m. Los alevines y juveniles viven próximos a la costa, penetrando frecuentemente en las desembocaduras de ríos y lagunas litorales, sobretodo en primavera y verano, donde encuentran mejores condiciones para su alimentación (Audouin, 1962; Suau & López, 1976; Ben-Tuvia, 1979; Arias & Drake, 1990). En otoño migran hacia el mar abierto, en especial los individuos maduros para la reproducción. Se dispersan en zonas costeras, alcanzando fondos marinos comprendidos entre 25 y 50m en busca de condiciones más estables y temperaturas menos extremas (Ben-Tuvia, 1979).

Su dieta natural es preferentemente carnívora, depredadora de especies de fondo, en especial moluscos (bivalvos y gasterópodos), crustáceos, vermes y pequeños peces (Arias, 1976, 1980; Suau & López, 1976; Francescon *et al.* 1987). Con un crecimiento muy variable en función de su localización, se puede considerar que crecen mucho más rápido en zonas semicerradas y salobres, como esteros y lagunas (Arias, 1980; Barbaro *et al.*, 1986; Castelló-Orvay & Calderer, 1993), que en zonas abiertas (Heldt, 1948). En general, se la considera una especie de crecimiento rápido en la naturaleza, que consigue los 300g en el segundo año y los 600g en el tercero, pudiendo alcanzar un tamaño de 70 cm y un peso de 5Kg. Se captura principalmente en otoño cuando migra de las lagunas costeras hacia el mar.

## I. Introducción

---

La dorada es una especie hermafrodita proterándrica. En el mes de septiembre se inicia la maduración, que se prolonga a lo largo del mes de octubre. En noviembre tiene lugar la freza, que puede abarcar un período largo, ya que el desove de cada hembra se produce escalonadamente durante varias semanas (Zohar & Gordin, 1979; Zohar *et al.*, 1984; Arias & Drake, 1990); a partir de abril el único estado presente es el de reposo permaneciendo así hasta el mes de septiembre siguiente. Esta especie efectúa la primera freza a los dos años de edad cuando el animal alcanza un tamaño de 250-300g de peso total (unos 22cm de longitud) como macho. Seguidamente, se inicia la transformación en hembra no afectando la totalidad de los individuos, sino que una parte de ellos mantiene el sexo masculino, pudiendo presentarse el cambio después de frezas sucesivas. En este último caso, estos machos ralentizan enormemente su crecimiento. Para estimular el cambio de sexo, conviene que los jóvenes machos no estén en presencia de hembras, pues éstas inhiben el proceso (Zohar *et al.*, 1984). En cualquier caso, todos los animales con más de 2 Kg de peso son hembras. Durante los meses de máxima actividad reproductora (de septiembre a diciembre) el crecimiento se detiene, incluso se pueden producir pérdidas de peso (Suau & López, 1976; Pitt *et al.*, 1977; Kadmon *et al.*, 1985).

La freza es bentónica (entre 5 y 35 m) y se produce cerca de la costa. En aguas del mediterráneo la época de puesta abarca desde finales de noviembre hasta finales de enero (Marinaro, 1973; Suau & López, 1976) y en la Bahía de Cádiz hasta marzo (Arias & Drake, 1990). Es decir, cuando el fotoperíodo es corto (Lumare & Villani, 1973; Suau & López, 1976; Arias, 1980; Pascual *et al.*, 1989) y la temperatura desciende por debajo de los 19°C, interrumpiéndose por debajo de los 14°C. Cada hembra puede llegar a producir hasta 1.000.000 de huevos planctónicos por Kg de peso, de un diámetro de 0.8-1mm. La larva recién eclosionada mide escasamente 1mm (Villani, 1976) y permanece pelágica durante dos meses tras los cuales se produce la metamorfosis. Esta especie ha sido extensamente descrita y tanto su biología como su comportamiento en cautividad son bien conocidos.

## Situación actual de la acuicultura

La acuicultura es una actividad de creciente importancia en el mundo debido, básicamente, a que el consumo de pescado está en aumento y la pesca extractiva parece haber alcanzado su cota máxima. Tomando los datos de un reciente informe de la FAO<sup>1</sup> la acuicultura proporcionó en 1999 el 34,7% del pescado para consumo humano en el ámbito mundial (32,9 millones de Tm, de los que 19,8 fueron de acuicultura continental y 13,1 de acuicultura marina) y se espera que para el año 2010 este valor alcance el 40% (36 millones de Tm). Los grandes productores de peces son los países asiáticos (China, India, Tailandia), principalmente en agua dulce (carpas, tilapias, etc.) con un 84% de la producción acuícola mundial. Pero estos productos, aunque tienen una gran importancia para sus economías locales, no afectan a los mercados de Europa. En América del Sur destaca el cultivo del salmón en Chile y el langostino en Ecuador, Perú y México, aunque con graves problemas actuales debido a la enfermedad de Taura y a la “mancha blanca”. En América del Norte destaca la gran producción de salmón en Canadá, y en menor proporción, de trucha, bagre, langostino, ostra y salmón en Estados Unidos. En Oceanía los moluscos y el salmón ocupan los primeros puestos<sup>2</sup>.

La producción acuícola europea en el año 1999 sobrepasó los dos millones de toneladas de especies de alto valor comercial (6,4% de la producción mundial), de los que 600.000 Tm fueron de acuicultura continental y 1.500.000 Tm de acuicultura marina. El grupo predominante correspondió a los peces (1.231.000 Tm) con el salmón y la trucha como principal grupo (74%) y Noruega, el Reino Unido e Irlanda como principales productores de salmón y Francia, Italia, Dinamarca y España, entre otros, como principales productores de la trucha arco iris; los ciprínidos (16%); y los peces marinos (principalmente dorada y lubina (10%) producidos en los países mediterráneos.

---

<sup>1</sup> Examen mundial de la pesca y la acuicultura. FAO 2000. <http://www.fao.org/fi/default.asp>

<sup>2</sup> Conclusiones del borrador del libro blanco de la Acuicultura en España. Publicaciones del MAPA. Madrid 1999.

## I. Introducción

---

En cuanto a los moluscos (745.000 Tm en 1999), el mejillón es el principal producto y España el principal productor (46% del total del mejillón producido), siguiendo de lejos Italia, Holanda y Francia. Siguen dentro de este grupo, la producción de ostras, cuyo principal productor es Francia, y las almejas y vieiras, producidas básicamente en Italia.

Tabla I. Comparación de las principales características de la acuicultura mundial, europea y mediterránea en el año 1999 (no incluidas las plantas y algas acuáticas).

	Mundial	Europea	Mediterránea
Producción (Tm)	32,9	2.092.000	1.255.000
% Agua Marina	39,3	71,4	54,3
% Agua Dulce	60,7	28,6	45,7
% Peces	64,9	58,8	45,5
% Crustáceos	5,1	0,0	0,0
% Moluscos	29,6	41,1	54,5
% Otros	0,4	0,1	0,0

En el área mediterránea, la producción acuícola, con sus casi 1,3 millones de Tm en el año 1999 (4% de la producción mundial) es fundamentalmente marina (Tabla I). Aunque la producción de peces es mayoritariamente de agua dulce (trucha, carpa y tilapia), las especies marinas (dorada y lubina) cobran cada año mayor importancia. El cultivo de la dorada y la lubina, desarrollado en los años 90, ha crecido de forma espectacular los últimos años y está presente en la mayoría de países de la cuenca Mediterránea (Le-Breton, 1994). Ambas especies representan el 61% para la dorada y el 37% para la lubina, del total de producción de peces marinos en el mediterráneo, mientras que las 10 especies restantes suman el 2%. El principal productor es Grecia seguido de lejos por Italia y España. Actualmente, Turquía está compitiendo muy fuerte en la producción de dorada (Tabla II).

Tabla II. Producción total de la acuicultura en el Mediterráneo y producción total de dorada y lubina por países (en Tm), en el año 1999. (datos FAOSTAT)<sup>3</sup>

	Producción total acuicultura	Producción de dorada y lubina	Producción de dorada
Grecia	79.270	56.800	32.900
Italia	249.370	12.900	5.700
España	317.800	7.400	6.100
Francia	267.640	4.200	1.110
Portugal	7.530	2.000	1.300
<b>Total U.E.</b>	<b>921.610</b>	<b>83.300</b>	<b>47.110</b>
Turquía	63.000	11.000	11.000
Egipto	226.280	5.500	2.800
Israel	18.780	2.240	2.210
Yugoslavia	8.690	0	0
Malta	2.000	2.000	1.900
Croacia	6.230	1.800	500
Chipre	1.430	1.500	1000
Marruecos	2.800	900	550
Túnez	1.100	290	30
Otros	3.540	100	50
<b>TOTAL</b>	<b>1.255.460</b>	<b>108.630</b>	<b>67.150</b>

La acuicultura española cuenta con dos especies con una producción muy superior a las demás, como son el mejillón (*Mytilus galloprovincialis*) y la trucha (*Salmo gairdneri*), iniciándose su producción industrial hacia los años 40 y 60, respectivamente. En la década de los 80 se inició una nueva variedad de actividades acuícolas centradas principalmente en la costa, con especies marinas tales como el rodaballo (*Scophthalmus maximus*), la dorada (*Sparus aurata*), la lubina (*Dicentrarchus labrax*), la anguila (*Anguilla anguilla*), el salmón atlántico (*Salmo salar*), el langostino japonés (*Penaeus*

<sup>3</sup> <http://apps.fao.org>

## I. Introducción

---

*japonicus*), la almeja japonesa (*Tapes semidecussatus*), la ostra plana (*Ostrea edulis*) y la ostra del Pacífico (*Crassostrea gigas*) (Tabla III).

Tabla III. Producción acuícola en España (1999) (datos FAOSTAT)<sup>3</sup>

Especie	Tm
Mejillón	262.000
Trucha	30.000
Dorada y lubina	7.400
Ostra	4.100
Rodaballo	2.900
Otros moluscos	10.000
Salmón	600
Anguila	400
Otros	500
Total	317.900

Actualmente, la investigación está enfocada hacia la diversificación. Tanto en España como en otros países mediterráneos (principalmente Francia, Italia y Grecia) el estudio de las nuevas especies viables de ser cultivadas se centra en: el lenguado (*Solea senegalensis*), la seriola (*Seriola dumerilii*, *S. quinqueradiata*), la tenca (*Tinca tinca*), el mero (*Epinephelus marginatus*), el dentón (*Dentex dentex*), el sargo picudo (*P. puntazzo*), el pargo (*Pagrus pagrus*), el besugo (*Pagellus bogaraveo*), el alga *Gelidium sesquipedale*, la vieira (*Pecten*), el pulpo (*Octopus*), la cañaílla (*Murex brandaris*) e incluso la rana, con resultados muy variables.

España es el principal mercado Europeo de pescado (consumió 42 Kg per cápita en 2000). Un mercado de especies de alto valor y además centrado en pescado fresco con poca manipulación, condiciones ideales para que la piscicultura se potencie y cubra el déficit de la pesca. Sin embargo, la producción en España en el año 1999 con casi 318.000 Tm, de las cuales casi 50.000 corresponden a peces, supone alrededor del

24% de la demanda de pescado en nuestro país (incluido el mejillón)<sup>4</sup>, muy inferior a la contribución de la acuicultura en el ámbito mundial. Aún así, la acuicultura española es una de las más significativas de la Unión Europea, alcanzando el 1% de la producción mundial en volumen y el 15% de la europea.

En Catalunya la producción acuícola del año 1999 ascendió a 4.776 Tm, de las cuales 1.186 Tm corresponden a la producción de peces (Figura 1). En la figura 2 se puede observar que mientras que la producción de peces aumenta en los últimos años, la producción total se mantiene debido al descenso en la producción de moluscos (ostión y almeja, principalmente). El aumento en la producción de peces corresponde principalmente al cultivo de la dorada y secundariamente de la lubina. En Catalunya también se producen alevines de lubina que en 1999 superó los tres millones de unidades, destinadas mayoritariamente a la exportación.

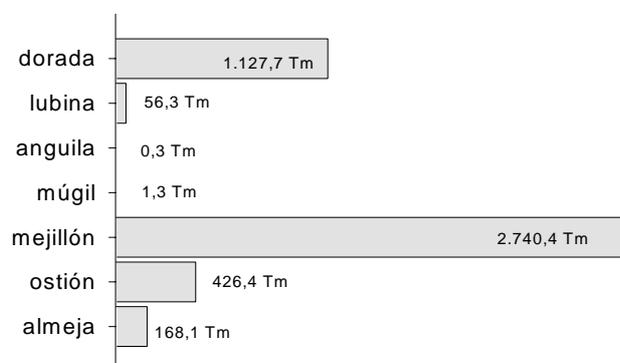


Figura 1. Comparación de la producción de las principales especies acuícolas en Catalunya en el año 1999<sup>5</sup>.

---

<sup>4</sup> Conclusiones del borrador del libro blanco de la Acuicultura en España. Publicaciones del MAPA. Madrid 1999

<sup>5</sup> <http://www.gencat.es/darp/aquicola>

## I. Introducción

---

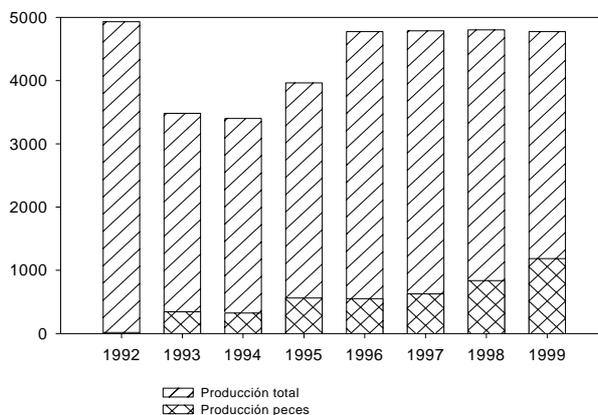


Figura 2. Evolución de la producción total de la acuicultura y la producción total de peces (dorada, lubina, anguila y múgil) en Catalunya en el periodo 1992-1999 (en Tm)<sup>5</sup>. La diferencia corresponde a la producción de moluscos (mejillón, ostión, almeja, chirla, tellina, navaja y berberecho). En el año 1992 el mejillón se produjo en exceso por lo que se procedió a su reordenación.

### Cultivo de la dorada

De carne muy apreciada por los griegos (los cuales la consagraban a la diosa afrodita) los romanos ya criaban la dorada en grandes viveros. Junto con los mújiles, lenguados y anguilas, las doradas han sido cosechadas desde tiempos inmemoriales en esteros y antiguas salinas donde, de una manera completamente extensiva, se controlaba su población. Hoy en día, este tipo de actividad se ha visto desplazada por técnicas más intensivas, hasta alcanzar los niveles propios de la salmonicultura.

A partir de 1989, el cultivo de dorada deja de ser un cultivo experimental, para convertirse en un proceso industrial que ha permitido que la dorada sea un producto de consumo asequible. La posibilidad de que la dorada pueda estar presente en todos los mercados con continuidad durante todo el año y con precios homogéneos (alrededor de 1.200 Ptas./Kg), permite asegurarle un futuro interesante. España está en condiciones de cubrir mercado nacional y de exportar a los países tradicionalmente consumidores. La

---

<sup>5</sup> <http://www.gencat.es/darp/aquicola>

producción de dorada en España en el año 1999 fue de 6.100 Tm, de donde el 24% se destinó a la exportación, siendo Italia el principal mercado de destino. Hoy en día existen en España varias explotaciones de doradas, algunas semi-intensivas en estanques de tierra, y el resto, intensivas, bien sea en jaulas flotantes de distintas formas y tamaños, o bien en estanques de hormigón u otros materiales en tierra firme. La temperatura óptima para esta especie es del orden de 23-25°C, por lo que todas las granjas se encuentran en el mar Mediterráneo, en la región suratlántica de la península y en las Islas Canarias. La producción de dorada en España está inter-relacionada con la de la lubina debido a que sus técnicas de producción son similares y a que muchos cultivadores dedican parte de su instalación al engorde de doradas y otra al engorde de lubinas.

El proceso de engorde comienza con la adquisición de alevines de 1 a varios gramos, suministrados actualmente por criaderos locales, y termina con la obtención de peces de talla comercial (450-500g), al cabo de 12 a 18 meses (según régimen de temperaturas del agua). Aunque Grecia es el líder en la producción de alevines de dorada en el Mediterráneo (160 millones en 1998), le sigue España que, con 70 millones de alevines producidos en 1998, ha logrado ponerse por delante de Italia y Francia.

Actualmente, Catalunya es la tercera comunidad española en importancia en cuanto a producción de cultivos marinos, después de Galicia y Andalucía. Al igual que el resto de España la dorada es la principal especie piscícola que se cultiva de carácter marino. La producción de dorada en Catalunya a pasado de las 7 Tm en el año 1992 a las 1.128 Tm en el año 1999. Esta cantidad representa casi el 95% del total de peces marinos producidos en Catalunya y el 23,6% del total de la acuicultura marina. En estos momentos, existen en Catalunya 15 empresas dedicadas al engorde de dorada, de las cuales 8 son jaulas que producen la mayor parte de la producción total de doradas (61,15%). La importancia del cultivo de dorada en Catalunya recae en que desde el año 1993, la producción de dorada de cultivo supera la extracción pesquera tradicional.

## **FACTORES AMBIENTALES Y CRECIMIENTO**

### **Crecimiento**

El crecimiento es una de las actividades más complejas de cualquier organismo. Es el resultado de una serie de procesos fisiológicos y de comportamiento que, empezando por la ingestión de alimento, termina en la deposición de sustancia animal. Schreck & Moyle (1990) definen el crecimiento como cualquier cambio en el tamaño o cantidad de material corporal, positivo o negativo, temporal o intemporal. Se puede describir en términos de longitud o peso, referido siempre a un intervalo de tiempo. Sin límites en la fuente de alimentación, y para cortos períodos de tiempo, el crecimiento sigue una curva exponencial del tipo:  $P = a \cdot e^{gt}$ , donde  $P$  es el peso,  $t$  el tiempo y  $a$  y  $g$  constantes. Para un instante de tiempo  $t$ , el crecimiento absoluto en peso ( $dP/dt$ ) es mayor en el punto de inflexión de la curva sigmoide; y el crecimiento relativo ( $(dP/dt)/P = dP/Pdt$ ) es generalmente mayor en los estadios juveniles. Esta última derivada corresponde a la tasa instantánea de crecimiento, que multiplicada por 100 equivale al porcentaje del incremento en peso por unidad de tiempo (día) y que llamaremos  $G$  (Ricker, 1979).

Actualmente, el crecimiento se mide para un intervalo de tiempo conocido, más que para un instante particular: siendo  $P_i$  y  $P_f$  los pesos de un pez en los tiempos  $t_1$  y  $t_2$ , estimaremos  $G$  según la ecuación:  $G(\%) = (\ln P_f - \ln P_i) / (t_2 - t_1) \times 100$ .

Existen numerosos factores ambientales, bióticos y abióticos que, interaccionando entre ellos, determinan la tasa de crecimiento a través de las funciones básicas: ingestión, absorción, asimilación, gasto metabólico y excreción (Brett, 1979). Según Stauffer (1973) son al menos tres las variables independientes más importantes implicadas en el crecimiento: la ración de alimento, el tamaño del individuo y la temperatura ambiental.

No se puede considerar el crecimiento con relación a cualquier factor ambiental sin tener en cuenta el consumo de alimento. El crecimiento está ligado inseparablemente a

este factor biótico de tal forma que, cualquier otro factor abiótico interacciona necesariamente entre ambos. Por ejemplo, si la temperatura aumenta, la cantidad de alimento consumido generalmente aumenta al igual que la tasa de digestión. Por lo tanto, es de esperar que los tres factores, alimento, metabolismo y temperatura, interaccionen afectando el crecimiento en una relación progresivamente cambiante. La relación entre G y la ración de alimento, desde el mínimo al máximo consumo, puede explicar muchas de las acciones ambientales que actúan sobre el crecimiento.

La acción de crecer altera el tamaño corporal y por lo tanto es otro factor biótico que cambia continuamente con el tiempo. Por otro lado, los procesos de crecimiento no están libres de la influencia de la temperatura, que actúa siempre en conjunción, nunca en consecuencia, con el resto de factores ambientales. Existen los factores limitantes, que por definición no interaccionan, sino que actúan en serie. No existe la combinación óptima, sino que se da el máximo cuando ninguno es limitante. Es el caso de la ración y el peso, o la ración y el oxígeno.

Las distintas respuestas al crecimiento son el resultado de la interacción entre las múltiples combinaciones de los factores ambientales. La línea de máximo crecimiento representa la óptima condición en términos de dos o más factores ambientales considerados. En este capítulo consideraremos como factores abióticos: la temperatura, la luz o fotoperíodo, la salinidad y la concentración de oxígeno disuelto; y como factores bióticos: la alimentación, el peso y la competencia; todos los cuales se describen a continuación.

### Temperatura

La temperatura actúa como un factor controlador determinando los requerimientos metabólicos y gobernando los procesos relacionados con la transformación del alimento. La mayoría de especies presentan un rápido crecimiento con el aumento de la

## I. Introducción

---

temperatura hasta un cierto punto (temperatura óptima) pasado el cual, generalmente, el crecimiento desciende precipitadamente, por lo que las altas temperaturas resultan adversas. La temperatura óptima de crecimiento aumenta a medida que la especie está más adaptada a aguas más calientes i viceversa.

El mismo efecto acontece con la ración de alimento. El incremento de la temperatura aumenta el apetito hasta un cierto punto a partir del cual lo pierde. La ración máxima aumenta de forma logarítmica, la ración óptima de forma lineal y excepto para bajas temperaturas, la ración de mantenimiento aumenta exponencialmente con el aumento de la temperatura (Brett *et al.*, 1969; Elliott, 1975). La energía disponible para el crecimiento resulta de la diferencia entre la ración máxima y la de mantenimiento, dentro del rango tolerable de temperaturas (Brett, 1976). A bajas temperaturas, la demanda de la ración de mantenimiento se reduce, permitiendo que una fracción mayor de la ración disponible se convierta en crecimiento.

La temperatura es una de las variables más importantes en un cultivo de peces ya que, disponer de la temperatura idónea para un crecimiento más rápido permite la reducción del tiempo de producción y una mejor eficacia alimenticia, con el consecuente ahorro en pienso, etc.

### **Luz**

La luz puede actuar de múltiples maneras (calidad, cantidad y periodicidad) sobre el crecimiento, interaccionando a la vez con otros factores ambientales, particularmente con la temperatura y los ritmos internos del pez (diarios y estacionales). La luz estimula la respuesta pituitaria y consecuentemente el sistema endocrino y simpático. Su periodicidad natural induce la producción de la hormona de crecimiento y otros esteroides anabólicos, y puede influenciar en la actividad locomotora asociada a la estimulación tiroidea. Por otro lado, el fotoperíodo puede ser manipulado en la

smoltificación de salmónidos o para la inducción temprana a la maduración sexual (por estimulación de las vías neuroendocrinas relacionadas con la excreción de sodio o la producción de gonadotropinas), con las respuestas de crecimiento adicionales ya que estas vías son parcial y temporalmente antagónicas con la producción de la hormona del crecimiento (Brett, 1979).

En algunas especies se ha observado que los cambios estacionales de la tasa de crecimiento están más relacionados con la longitud del día que con los cambios de temperatura, con un desfase de un mes (Hogman, 1968). El consumo de alimento aumenta con el fotoperíodo largo y la eficacia de conversión es más elevada (Gross *et al.*, 1965).

### Salinidad

La presión osmótica interna de los fluidos de los peces difiere en mayor o menor grado de la del agua que los rodea. Los peces de agua dulce tienen una concentración osmótica superior a la del medio, mientras que en los peces marinos las sales de sus fluidos corporales se encuentran más diluidas que el agua de mar. La osmoregulación es la capacidad de controlar, tanto el agua como la concentración de electrolitos de los fluidos internos, dentro de límites estrechos cuando el animal se expone a diversas salinidades ambientales.

En especies de agua dulce, el principal problema que produce el gradiente osmótico entre los fluidos internos y los externos, es la pérdida de sales y la entrada de agua a través de las branquias. El mantenimiento del balance interno se solventa mediante un riñón glomerular en el que los solutos filtrados son reabsorbidos, y el exceso de agua eliminada. La orina es muy diluida y producida en grandes cantidades lo que no evita la pérdida de sales, que deben ser reemplazadas en la dieta o mediante transporte activo a

## I. Introducción

---

través de las branquias (Fuentes, 1994; Jobling, 1995) (Figura 3). Las especies estrictamente dulceacuícolas son estenohalinas y mueren en agua marina.

En los teleósteos marinos, con una osmolaridad interna inferior a la del medio, el problema del control iónico es a la inversa: sufren pérdida de agua, principalmente a través de piel y branquias y entrada excesiva de sales por difusión. Esta pérdida de agua osmótica es compensada bebiendo agua de mar y absorbiendo agua por el tubo digestivo. La absorción iónica se inicia al nivel de esófago con lo que el agua que entra en el intestino está menos concentrada que el agua de mar, donde la absorción activa de iones ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  y  $\text{Cl}^-$ ) permite la entrada pasiva de agua. El exceso de iones  $\text{Na}^+$  y  $\text{Cl}^-$  se excreta de forma activa a través de las branquias mediante las *células del cloruro*. Estas células se concentran en branquias y epitelio de cabeza y opérculo. Son células que poseen un gran número de mitocondrias y un extensivo sistema tubular con el sistema  $\text{Na}^+$ - $\text{K}^+$  ATPasa (o bomba de sodio) (McCormick, 1995). Aunque se asociaron primero al transporte de los iones cloruro, son también responsables del transporte de  $\text{H}^+$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{NH}_4^+$  y  $\text{HCO}_3^-$ . El agua residual que contiene la gran mayoría de iones divalentes (solo el 20% es absorbido en el tracto digestivo) y otros iones, son eliminados con las heces. Esta forma de obtención de agua comporta la incorporación de una cantidad extra de sales además de las captadas por difusión a través de las branquias y otras superficies corporales. El exceso de iones divalentes,  $\text{Mg}^{2+}$  y  $\text{SO}_4^{2-}$ , se eliminan por el riñón, mediante mecanismos de secreción tubular. El riñón produce una mínima cantidad de orina isosmótica, ya que la actividad glomerular es baja, con el consiguiente ahorro en agua (Jobling, 1995) (Figura 3). El glomérulo es menor que en los peces de agua dulce, incluso algunos carecen de glomérulo (Fuentes, 1994).

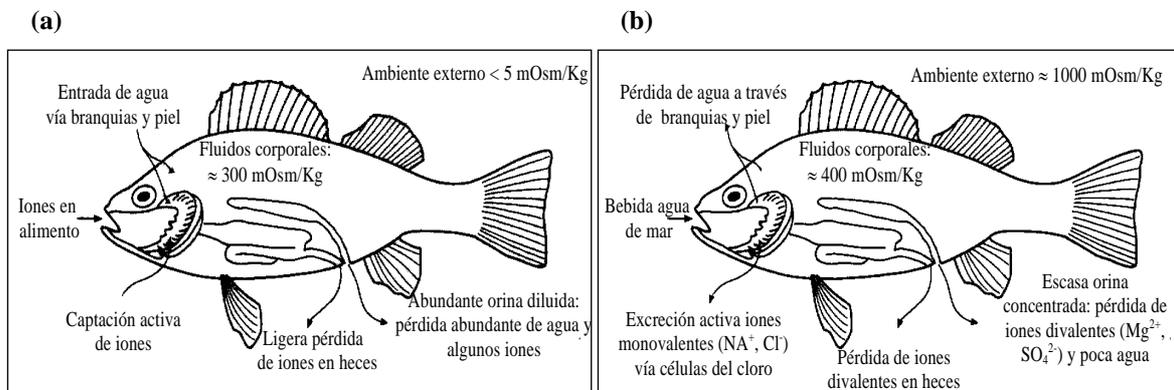


Figura 3. Resumen de los procesos de intercambio iónico y osmoregulación en teleosteos de agua dulce (a) y marinos (b).

La mayoría de los peces sólo toleran salinidades similares a aquellas en las que residen. Sin embargo, hay algunas especies capaces de sobrevivir en un amplio rango de salinidades. Se denominan eurihalinas y los movimientos que realizan a zonas de distintas salinidades, están asociados, a menudo, con su ciclo vital. Existen dos tipos de especies eurihalinas: las que toleran y se adaptan a fluctuaciones rápidas de la salinidad externa; y las que realizan migraciones en algún período de su ciclo vital entre medios dulceacuícolas y marinos. Las primeras viven en estuarios, salinas y zonas litorales (entre las que se incluye la dorada) y pueden experimentar cambios desde agua de mar a agua dulce en el tiempo de un ciclo mareal. El segundo grupo lo conforman las especies que requieren de cambios fisiológicos a largo plazo (e irreversibles) cuando realizan migraciones desde distintas salinidades ambientales (los salmónidos, por ejemplo).

La transferencia brusca de un teleosteo eurihalino entre ambientes de salinidad extrema, conlleva cambios en dos períodos: el período adaptativo y el período regulatorio. En el primer período se producen, inicialmente, cambios en los iones plasmáticos y la presión osmótica, pero al cabo de un tiempo se recuperan los valores plasmáticos originales. En

## I. Introducción

---

el período regulatorio, los niveles iónico plasmáticos y la osmolaridad se regulan finalmente hasta la homeostasis, con lo que se considera al pez adaptado al medio.

Estas especies capaces de mantener su osmolaridad y sus concentraciones iónicas casi invariables en un amplio rango ambiental, tienen que sufrir una serie de modificaciones morfo-funcionales en sus órganos osmoreguladores (branquias, intestino y riñón) durante la adaptación a diferentes salinidades (Fuentes, 1994). Por ejemplo: varían la tasa de filtración glomerular para regular su producción de orina. Ajustan la tasa individual de filtración de cada nefrona y modulan el número de nefronas filtrantes. A mayor salinidad, menor número de glomérulos irrigados y menor número de nefronas filtrando. También se modifica la estructura del glomérulo: reducen la permeabilidad de la membrana reduciendo la filtración. Por consiguiente, cualquiera que sea el mecanismo, los peces necesitan un gasto energético para su regulación osmótica (Farmer & Beamish, 1969) asociado con el transporte activo de iones para mantener el medio interno. Este gasto energético siempre será en detrimento de la energía dedicada al crecimiento.

Se ha estudiado el efecto de la salinidad sobre el crecimiento en una amplia variedad de especies con resultados muy variables (De Silva & Perera, 1976; Alliot *et al.*, 1983; Eisawy & Wassef, 1984; Dendrinós & Thorpe, 1985; McKay & Gjerde, 1985; McCormick *et al.*, 1989; Wurts & Stickney, 1993; Duston, 1994). Las especies de agua dulce pueden tener cierto beneficio en su punto isosmótico, pero por encima de esta concentración, el crecimiento máximo desciende bruscamente. Salinidades del 15‰ pueden ser letales (*Carassius auratus*) por razones osmóticas e iónicas. Especies eurihalinas (*Cyprinodon*, *Tilapia*, *Sparus*) pueden crecer, comparativamente bien, en cualquier punto de 0 a 55‰ de salinidad. No existen muchas referencias sobre el mínimo de salinidad tolerable para especies estrictamente marinas.

## Concentración de oxígeno disuelto

Existe una concentración crítica de OD en el agua para el crecimiento, por debajo de la cual la disminución de la tasa de crecimiento es directamente proporcional a la disminución de la concentración de OD (el descenso en 1ppm puede reducir la tasa de crecimiento en un 30%) (Stewart *et al.*, 1967; Herrmann *et al.*, 1962). Por otro lado, un exceso de la concentración de OD puede ser letal.

Como se verá más adelante, en el momento de la alimentación y horas después, se produce un aumento en la tasa metabólica de los peces. El incremento del consumo de oxígeno es proporcional a la cantidad de alimento ingerido. El oxígeno ambiental puede actuar como un factor limitante de las vías de transformación del alimento, restringiendo el crecimiento y la eficacia de conversión por debajo de un nivel crítico de oxígeno (alrededor de 5 ppm). La reducción de la concentración de oxígeno disponible actúa como una señal para reducir el apetito (Brett, 1979; Jobling, 1994; Thetmeyer *et al.*, 1999). El coste energético de las adaptaciones cardio-respiratorias provocado por un descenso en la concentración de OD del agua, se cobra en detrimento del crecimiento (Randall, 1982).

Teniendo en cuenta que el alimento es la fuerza mayor que dirige el crecimiento, cualquier restricción lo reduce a niveles más bajos. Una ración limitada se acompaña por una baja tasa metabólica y consecuentemente, una reducción en la demanda de oxígeno. Por consiguiente, es de esperar que el nivel crítico de oxígeno descienda con la ración (Fisher, 1963). Esto es debido a la interacción de dos factores limitantes del crecimiento - la alimentación y el oxígeno - que actúan en serie.

Las oscilaciones diarias de la concentración de oxígeno en el agua no son raras en la naturaleza, debidas, fundamentalmente al ciclo de la luz y la fotosíntesis. Stewart *et al.* (1967), Whitworth (1968) y Thetmeyer (1999) comprobaron que el crecimiento era menor en peces sometidos a niveles fluctuantes de oxígeno, comparado con los grupos

control mantenidos a un nivel constante de oxígeno. Es más, una exposición a niveles subcríticos de oxígeno durante un periodo de tiempo es suficiente para reducir la tasa de crecimiento comparable al obtenido con un nivel bajo de oxígeno pero constante, a pesar de que se suministre una buena alimentación durante el período de oxígeno alto.

### **Alimentación**

La ración máxima que conlleva un máximo crecimiento depende de factores relacionados con la frecuencia y la cantidad de alimento: duración de la toma de alimento (tiempo de saciación), cantidad de comida individual (capacidad estomacal), tiempo entre comidas (frecuencia de alimentación), y la interacción de todos ellos (Brett, 1979). También hay que añadir las consecuencias de la influencia de los factores bióticos y abióticos, entre los cuales la temperatura y el peso son los más importantes. Todo ello siempre y cuando la dieta sea la más adecuada para la especie en cuestión.

La demanda de alimento viene impuesta por los requerimientos básicos del pez. A partir de ahí, la demanda adicional viene dictada por su capacidad potencial de crecimiento (influenciada por la hormona del crecimiento). El tiempo de saciación es muy variable según la especie y puede depender o no del peso del animal. Por el contrario, la cantidad de alimento a suministrar, sea en una toma o varias, está muy influenciada por el peso: los peces pequeños consumen cantidades relativamente más grandes; y por la temperatura: la tasa de digestión aumenta con la temperatura y por lo tanto la ingestión diaria también (Elliot, 1975). Esta premisa se aplica en la elaboración de las tablas de alimentación artificial por parte de los fabricantes de piensos compuestos.

Posiblemente, la forma más significativa y simple para indicar que una dieta o nivel de ración, es el adecuado para un organismo, es la capacidad de convertir el alimento en carne: el índice de eficacia alimentaria,  $IEA = (G/R)$ , donde G es el índice de crecimiento en peso y R la ración diaria de alimento, puede ser expresado en términos

de peso húmedo, peso seco o contenido calórico (Brett & Groves, 1979), o multiplicado por 100, como porcentaje.

### **Peso**

Pocas relaciones metabólicas son independientes del tamaño del animal. Los procesos anabólicos del crecimiento no son la excepción. A medida que un animal crece en tamaño, las actividades metabólicas disminuyen su tasa, frecuentemente de forma proporcional al incremento de peso a la potencia de 0.7 ( $P^{0.7}$ ) (Kleiber, 1961). El tamaño tiene un efecto continuo sobre la tasa de crecimiento a lo largo de la vida, sin una fase independiente.

En general, la tasa de crecimiento disminuye con el peso. O bien, el logaritmo de la tasa de crecimiento ( $G$  en %peso/día) disminuye linealmente con respecto al logaritmo del peso ( $P$  en gramos). Mientras que la pendiente de la recta es una característica de familia, el punto de intersección varía según la especie y los factores ambientales (temperatura y salinidad) (Brett & Shelbourn, 1975).

Con el aumento de peso, la ración de mantenimiento desciende y la tasa de pérdida de peso también. Lo mismo sucede con el metabolismo proteico: la retención de nitrógeno respecto al nitrógeno consumido es peso-dependiente, por lo que se acompaña de un descenso en los requerimientos proteicos de mantenimiento (Gerking, 1971). La capacidad potencial de crecimiento disminuye con el peso: la ración máxima disminuye más rápidamente que la ración de mantenimiento.

### **Competencia**

Cuando se considera la influencia de los factores abióticos sobre el crecimiento, es conveniente asumir que cada pez no responde como una entidad independiente. En la

## I. Introducción

---

realidad, la interacción del comportamiento puede tener un gran impacto enmascarando y confundiendo los resultados estrictamente fisiológicos.

La interrelación entre los miembros de una muestra de peces está influenciada por el número, espacio, tamaño y especie. La relación de estos factores con el crecimiento y sus interacciones entre ellos está influenciada, básicamente, por la disponibilidad de alimento (Refstie & Kittelsen, 1976). Los comportamientos agresivos y territoriales requieren de un gasto energético, aumentando los requerimientos de mantenimiento y la supresión del crecimiento en los individuos más pequeños (Magnuson, 1962)

Cuando estas interacciones afectan el crecimiento, la diferencia relativa del peso de los miembros de una población generalmente aumenta - los más grandes crecen más rápido mientras que los más pequeños se retrasan. Es decir, aumenta la varianza de la frecuencia de distribución de los pesos con el tiempo y se evalúa con el coeficiente de variación [ $CV=100 \times (SD/mediana)$ , en %] (Yamagishi, 1969). En la dorada, el coeficiente de variación aumenta con el peso y está asociado a la agresividad y canibalismo.

## **FACTORES AMBIENTALES Y CONSUMO DE OXÍGENO**

### **Metabolismo energético**

Los animales necesitan un aporte de energía química para poder realizar sus funciones vitales, como alimentarse, crecer o reproducirse. El uso conjunto de energía química se denomina generalmente como metabolismo energético. Esta energía se obtiene principalmente a través de la oxidación de los alimentos. La tasa metabólica o metabolismo energético por unidad de tiempo, se puede cuantificar de tres formas diferentes: determinando la diferencia entre el valor energético de todo el alimento ingerido y el valor energético de todos los productos de excreción; o bien, midiendo la producción total de calor del organismo, mediante calorímetros (*calorimetría directa*); o

bien, determinando la cantidad de oxígeno utilizado en los procesos de oxidación (suponiendo que no se da metabolismo anaeróbico) (Schmit-Nielsen, 1983). Este último método se denomina *calorimetría indirecta* y es el utilizado en este trabajo.

La razón por la cual puede utilizarse el oxígeno como medición práctica de la tasa metabólica es porque la cantidad de calor producido por cada litro de oxígeno utilizado en el metabolismo, es un factor que permanece casi constante, independientemente de si se oxida grasas, carbohidratos o proteínas. La determinación del consumo de oxígeno es el método utilizado universalmente para medir la tasa metabólica de los peces (Degani *et al.*, 1985). Para ello, se utilizan diversos tipos de respirómetros provistos de electrodos de oxígeno polarográficos que realizan una medición precisa y en continuo de la concentración de oxígeno en el medio. Los respirómetros pueden ser de flujo continuo o cerrado. En los primeros, la determinación del consumo de oxígeno se calcula a partir de la diferencia entre la concentración de oxígeno a la entrada y a la salida del sistema. En los segundos el consumo de oxígeno se determina a partir de la disminución de la concentración de oxígeno en el interior de la cámara debido a la respiración de los organismos en su interior.

La tasa metabólica o consumo de oxígeno (CO) de los peces puede clasificarse, según la utilización de la energía, en varios niveles de actividad: metabolismo estándar, metabolismo de rutina y metabolismo activo (Fry, 1971; Heath, 1987). Brett & Groves (1979) distinguen dos tipos de metabolismo activo: el metabolismo relacionado con la alimentación (metabolismo de consumo) y el metabolismo en actividad máxima (metabolismo activo).

El **metabolismo estándar** (MS) corresponde al metabolismo mínimo de mantenimiento de los peces en reposo y en estado de post-absorción del alimento (Edwards *et al.*, 1972). Representa el coste de la regulación homeostática en el animal, es decir, los requerimientos energéticos necesarios para el bombeo de la sangre, la regulación de su

## I. Introducción

---

composición iónica, la conducción nerviosa y reparación de tejidos. Es difícil medir el MS ya que es necesario que el pez permanezca sin movimiento, por lo que es casi imposible tener un pez quieto sin provocarle estrés. Generalmente se mide el CO a varias velocidades de natación y se extrapola al movimiento 0.

El **metabolismo de rutina** (MR) describe al pez comiendo, creciendo, madurando sexualmente o realizando cualquier otra actividad que eleve su metabolismo estándar (Winberg, 1960). Es la tasa metabólica cuando se está realizando una actividad espontánea normal (Brett & Groves, 1979; Waller, 1992), por lo que se obtienen valores muy variables ya que no se elimina el movimiento. Fry (1971) lo define como la tasa mínima observada en peces donde su tasa metabólica está influenciada por la actividad aleatoria bajo condiciones ambientales donde los movimientos están presumiblemente restringidos y el pez está protegido de estímulos externos. En ausencia de corrientes horizontales, como ocurre en los acuarios, los peces nadan tranquilamente de forma constante. La tasa mínima de CO de rutina se consigue con peces en reposo, estos valores dan una aproximación del nivel del MS.

El **metabolismo activo** (MA) es el metabolismo medido cuando el pez nada a la máxima velocidad sostenible (Fry, 1971; Brett, 1972; Brett & Groves, 1979). Es decir, cuando es forzado a realizar la máxima actividad de que es capaz durante un período de tiempo prolongado, que implica la obtención de energía por vía aeróbica. En general, se ha confirmado que existe una relación de tipo exponencial entre el CO y la velocidad de natación (Muir *et al*, 1965; Kutty, 1968; Beamish, 1970; Soofiani & Priede, 1985). Por consiguiente, a la máxima velocidad sostenible el CO también es máximo. Pero la capacidad máxima puede superarse puntualmente en casos de huida de depredadores o de captura del alimento donde se rebasa ampliamente el MA. Esto es posible por la obtención de energía por vía anaeróbica, generando lo que se denomina *deuda de oxígeno* caracterizada por un elevado CO una vez finalizado el ejercicio. En estos casos,

es importante medir además, la producción de anhídrido carbónico y la producción de lactato para detectar las posibles etapas de anaerobiosis.

La diferencia entre el MS y el MA proporciona el *margen de actividad disponible* o *margen metabólico* (“metabolic scope”) (Fry, 1947). El margen de actividad disponible significa la amplitud o los límites entre los que puede oscilar el metabolismo aeróbico, una vez cubiertas las necesidades mínimas para mantener el animal vivo (Heath, 1987). Dentro de este margen se incluyen los requerimientos energéticos para la locomoción y los procesos ligados a la alimentación, procesos mutuamente excluyentes. Algunas especies de tipo bentónico, con un margen metabólico reducido, cuando se alimentan requieren prácticamente de todo el margen, por lo que no se mueven hasta finalizado el proceso. En peces pelágicos y en períodos de elevada actividad, como son las migraciones, ven ocupado su margen metabólico por la actividad física, por lo que se alimentan poco o nada.

En el **metabolismo relacionado con la alimentación** o metabolismo de consumo (o “Specific Dynamic Action”: SDA) se produce un incremento de la tasa metabólica por encima de los niveles mínimos debido a la ingestión y absorción del alimento (Brett *et al.*, 1969) (ver el apartado sobre alimentación más adelante).

El MR es el nivel de metabolismo medido más frecuentemente y su importancia recae en que se aproxima más a las condiciones reales que el MS o MA, el cual, este último supone un nivel de actividad continuado que en raras ocasiones se produce en la naturaleza. El MR es el reflejo de la actividad espontánea, el grado del cual refleja la respuesta al efecto directo del ambiente. En contrapartida, las condiciones experimentales, especialmente el nivel de actividad, suele estar menos definido que en el caso del MS (actividad cero o mínima) o del MA (realizado a una determinada velocidad de natación). Este hecho dificulta la comparación de resultados.

## I. Introducción

---

Entre los factores externos que pueden modificar la tasa metabólica suelen distinguirse dos grupos: entre los primeros están la temperatura, el fotoperíodo, la salinidad, etc., que actúan simultáneamente compensando sus efectos; son los *factores controladores*. El segundo grupo, el de los *factores limitantes*, está formado por aquellos que intervienen directamente en las cadenas de procesos metabólicos: los metabolitos, el alimento, el agua y los gases respiratorios (Fry, 1971). El límite superior de la tasa metabólica está controlado por el factor que se encuentra a más baja concentración y que en el caso de la respiración es el oxígeno. Los factores ambientales que influyen sobre el coste metabólico de mantenimiento, se les llama factores *encubridores* (o *enmascaradores*). Un ejemplo es la salinidad que afecta los requerimientos energéticos para la regulación osmótica e iónica.

La especie, el peso, el nivel de actividad, la hora del día, el efecto de grupo, la densidad de carga, el estadio vital, el nivel de excitación o estrés, e incluso las características fisiológicas como la capacidad de las branquias de extraer oxígeno del agua y la eficacia del sistema circulatorio, del corazón y del intercambio gaseoso al nivel de tejidos, son factores internos del animal que también influyen en el CO (Brett, 1964; Stevens & Randall, 1967; Brett & Zala, 1975; Preez *et al.*, 1986; Davenport *et al.*, 1990; Paul *et al.*, 1990; Christiansen *et al.*, 1991; Cai & Summerfelt, 1992).

### **Peso corporal**

En general, el peso corporal se relaciona con la tasa metabólica según la ecuación alométrica siguiente:  $CO = a \cdot P^b$ , o bien  $\log CO = \log a + b(\log P)$  (Liao, 1971), donde CO es la cantidad de oxígeno consumido por hora ( $mgO_2/h$ ),  $a$  es la tasa metabólica por unidad de peso (o intersección de la línea de regresión log-log),  $b$  el exponente del peso (o pendiente) y P el peso. Los coeficientes  $a$  y  $b$  son característicos de cada especie. El exponente  $b$  se determina empíricamente y expresa la tasa de cambio del CO al variar el

peso. En peces es generalmente próximo a 0,8 (Winberg, 1960; Paloheimo & Dickie, 1966).

La tasa metabólica específica de masa, también denominada *intensidad metabólica*, es la tasa metabólica de una unidad de masa de tejido (o sea, cantidad de oxígeno consumido por kilo y por hora). Se determina dividiendo ambos términos de la ecuación anterior por el peso P:

$$CO / P = a P^b / P = a P^{(b-1)}$$

Aunque en términos absolutos, el CO aumenta con el tamaño, la tasa metabólica específica disminuye al aumentar el peso corporal. Debido al elevado porcentaje de músculo en peces mayores (del 35% a 10g pasa al 65% a 1000g en salmón) el descenso esperado en la tasa respiratoria de los tejidos con el incremento del tamaño está ampliamente compensado por el incremento relativo en masa del tejido “trabajador” (Brett & Groves, 1979).

### Temperatura

La temperatura es uno de los factores de mayor influencia sobre la tasa metabólica en tanto que ésta representa la suma de una serie de procesos que, en definitiva, corresponden a reacciones químicas (Richards *et al.*, 1977). En los peces, por ser organismos poiquiloterms, su metabolismo está muy relacionado con la temperatura ambiental (Ege & Krogh, 1914; Beamish, 1964b; Beamish & Mookherjii, 1964; Brett *et al.*, 1969; Smirnov *et al.*, 1987). Por ello, la relación entre temperatura y tasa metabólica en condiciones de reposo es tal que incrementos de la temperatura producen un aumento aproximadamente exponencial de la tasa metabólica del tipo:  $y = b \cdot a^x$ . Los peces tienen una temperatura óptima para cada actividad metabólica y para el crecimiento.

## I. Introducción

---

El aumento de la tasa metabólica provocado por un incremento de 10°C en la temperatura se denomina  $Q_{10}$ , o *coeficiente de temperatura*. Si consideramos  $R_2$  y  $R_1$  como las tasas metabólicas a dos temperaturas  $t_2$  y  $t_1$  y utilizando el símbolo habitual  $Q_{10}$ , la ecuación será:

$$R_2 = R_1 \cdot Q_{10}^{(t_2 - t_1 / 10)} \quad \text{o bien:} \quad \log R_2 = \log R_1 + \log Q_{10} \cdot (t_2 - t_1 / 10)$$

Se puede observar que  $\log R_2$  aumenta linealmente con el cambio de temperatura ( $t_2 - t_1$ ). Gráficamente se obtiene una recta. Para determinar el  $Q_{10}$  cuando se han observado dos velocidades a dos temperaturas diferentes aplicaremos:

$$\log Q_{10} = (\log R_2 - \log R_1) \cdot (10 / t_2 - t_1) \quad \text{ó bien:} \quad Q_{10} = (R_2 / R_1)^{(10 / t_2 - t_1)}$$

A menudo,  $Q_{10}$  no se mantiene constante a lo largo de toda la gama de temperaturas que puede tolerar un animal. Lo más común es que  $Q_{10}$  disminuya con el aumento de la temperatura (Fry & Hart, 1948; Kanungo & Prosser, 1959; Beamish, 1964b); pero también puede aumentar (Brett, 1964). En algunos casos  $Q_{10}$  se mantiene constante con el aumento de temperatura (Beamish & Mookherjee, 1964; Beamish, 1970). Por todo ello, es imprescindible definir exactamente las condiciones de experimentación. De forma muy general, podría decirse que un aumento de 10°C en la temperatura provoca un aumento del doble (o triple) de la tasa metabólica.

El nivel de actividad también influye sobre la relación entre tasa metabólica y temperatura. Al aumentar la temperatura, la tasa metabólica activa aumenta más rápidamente que la tasa standard, hasta alcanzar un máximo a una temperatura óptima (Fry & Hart, 1948; Brett, 1964). La demanda energética para la ventilación y la circulación asociada es excesiva más allá de la temperatura óptima, restringiendo el suministro creciente de oxígeno hacia los tejidos. De igual manera se hace evidente el carácter limitante del oxígeno a altas temperaturas ya que el nivel de saturación de

oxígeno disminuye con la temperatura (Brett, 1964; Beamish, 1970; Randall, 1970; Fry, 1971).

Numerosos estudios demuestran el efecto de la temperatura sobre el CO de varias especies (Fry & Hart, 1948; Fry, 1957, 1971; Beamish, 1964b, 1970; Beamish & Mookherjee, 1964; Brett, 1964; Brett *et al.*, 1969; Liao, 1971; Muller-Feuga *et al.*, 1978; Brett & Groves, 1979; Morris & North, 1984; Eccles, 1985; Tytler & Calow, 1985; Soofiani & Priede, 1985; Smirnov *et al.*, 1987; Guinea & Fernández, 1991; Kaufman & Wieser, 1992), pero pocos hacen referencia a la dorada (Dosdat, 1984; Quantz & Tandler, 1984; Woo, 1990; Lemarie *et al.*, 1992; Guinea & Fernández, 1997).

### Salinidad

Como se ha visto en el capítulo anterior, los peces pueden regular sus iones plasmáticos de tal forma que la concentración osmótica interna de sus fluidos (entre 300 y 400 mOsm/Kg) sea equivalente al  $10\pm 2\%$  de salinidad, dependiendo de la tolerancia, capacidad de regulación y salinidad ambiental (Holmes & Donaldson, 1969). Los mecanismos fisiológicos que definen la osmoregulación ya se han descrito en el capítulo anterior.

De los estudios realizados sobre el coste osmoregulador de diferentes especies, basado en la tasa metabólica bajo varios rangos de salinidad, se derivan conclusiones diferentes. Algunos autores observaron que la tasa metabólica aumentaba con la salinidad (Hickman, 1959; Moser & Hettler, 1989). Nordlie & Leffler (1975) notaron que la tasa de respiración de *Mugil cephalus* no variaba significativamente a salinidades por debajo de su valor isosmótico. No obstante, numerosos estudios sobre otras especies indican que el CO es mínimo cerca de su salinidad isosmótica (Rao, 1968, 1971; Farmer & Beamish, 1969; Hettler, 1976; Nordlie, 1978; Wohlschlag & Wakeman, 1978; VonOertzen, 1984; Nordlie *et al.*, 1991). Según una revisión realizada por Nordlie

(1978), éste sugiere que existen, al menos, cuatro modelos generales de respuesta metabólica a los cambios de salinidad, haciendo difícil, por no decir imposible, evaluar directamente el coste de la regulación iónico/osmótica a partir del MS o el MR. Estos modelos son los siguientes: en el modelo I, la tasa de CO no se altera con la salinidad; en el II, la tasa de CO es mínima a la salinidad isosmótica con la sangre y aumenta a salinidades inferiores o superiores; en el modelo III, la tasa de CO es mínima a la salinidad óptima, diferente de la salinidad isosmótica; y por último, el modelo IV correspondería a las especies cuya tasa de CO es máxima a la salinidad óptima. Morgan & Iwama (1991) incluyen un quinto modelo, o mejor dicho, reorganizan los dos últimos modelos en tres: en el modelo III la tasa de CO es mínima en agua dulce y se incrementa con la salinidad; en el IV, la tasa de CO es máxima en agua dulce y disminuye hacia la salinidad isosmótica (no tolera salinidades altas); y en el V, la tasa metabólica es mínima en agua de mar y aumenta a salinidades inferiores.

Por otro lado, la salinidad determina la disponibilidad de oxígeno en el agua: cuando la salinidad aumenta, disminuye el contenido de oxígeno disuelto en el agua, cuyas repercusiones en la tasa metabólica se comentan en el apartado siguiente.

### Concentración de oxígeno disuelto

En el medio acuático la concentración de OD fluctúa con frecuencia debido a los cambios en la fotosíntesis y la respiración. La mayoría de los teleósteos están adaptados a hacer frente a estas fluctuaciones, de tal forma que mantienen su tasa metabólica constante a pesar de la disminución del oxígeno ambiental, al menos hasta una cierta tensión crítica de OD ( $OD_{crit}$ ) (Neill *et al.*, 1994). A estas especies se las refiere como *oxireguladoras* (Hughes, 1973; Rantin & Johansen, 1984) y al intervalo de tensiones en el cual se comportan como tales, *margen de regulación* o de independencia del oxígeno (Fry & Hart, 1948; Hugues, 1981). Otras especies, sin embargo, condicionan el CO a la concentración de OD en el agua (Hall, 1929), denominándose *oxiconformes*, de tal

manera que su tasa respiratoria desciende gradualmente con el oxígeno ambiental, al menos por debajo del 100% de saturación (*margen de conformidad* o de dependencia del oxígeno) (Hugues, 1981).

De forma general, se podría decir que la mayoría de peces actúan como oxireguladores cuando la concentración de OD es la normal en el ambiente, para pasar a oxiconformes cuando se rebasa la concentración de  $OD_{crit}$  (Neill *et al.*, 1994). Este punto, que indica cuando la captación de oxígeno pasa de ser independiente de la concentración de OD a dependiente, varía según la especie, la temperatura y otras condiciones ambientales.

La oxiregulación se consigue mediante mecanismos compensatorios que incrementan la captación de oxígeno en el sistema de intercambio de gases, manteniendo el suministro necesario de oxígeno a los tejidos a pesar de la reducción del oxígeno disponible (Dejours, 1981). Principalmente, se incrementa la ventilación branquial y la perfusión (Randall, 1982; Neill *et al.*, 1994) y la función cardíaca (Hughes, 1973; Holeyton, 1980; Rantin *et al.*, 1993; Claireaux *et al.*, 1995). La oxiconformidad, es el resultado de la ausencia o limitación de estos mecanismos compensatorios por lo que el animal no puede satisfacer su demanda de oxígeno y se ve obligado progresivamente a reducir actividades como la natación, alimentación o crecimiento, e incluso en casos extremos, es incapaz de sobrevivir. Los animales que toleran exposiciones prolongadas a niveles de oxígeno 0, han de obtener necesariamente, su energía metabólica de reacciones no oxidativas (metabolismo anaerobio) (Schmit-Nielsen, 1983).

Escasea la literatura sobre el efecto de la salinidad sobre este punto crítico de saturación de oxígeno. Job (1969b) comprobó que la disminución de la carga osmótica del medio permite a los peces ser más activos en la zona dependiente de la concentración de OD. Esto se manifiesta por la habilidad de captar más oxígeno de un medio isosmótico que de un medio hipo o hiperosmótico, principalmente debido a la reducción del estrés osmótico (Job, 1959, 1969b).

## I. Introducción

---

Existen numerosas investigaciones sobre los requerimientos básicos de oxígeno para la vida de los peces. La mayoría se refieren a especies de agua dulce, donde se ha visto que algunas especies son altamente resistentes a bajos niveles de oxígeno, como es el caso de la carpa (*Cyprinus carpio*) o el carpín (*Carassius auratus*), que puede sobrevivir durante 22 h bajo una anoxia total (Heath, 1987). Por el contrario, muchos peces nadadores rápidos y activos son muy sensibles a las bajas concentraciones de oxígeno en el agua, como son los salmónidos. Los requerimientos mínimos en oxígeno en especies marinas han sido menos estudiados.

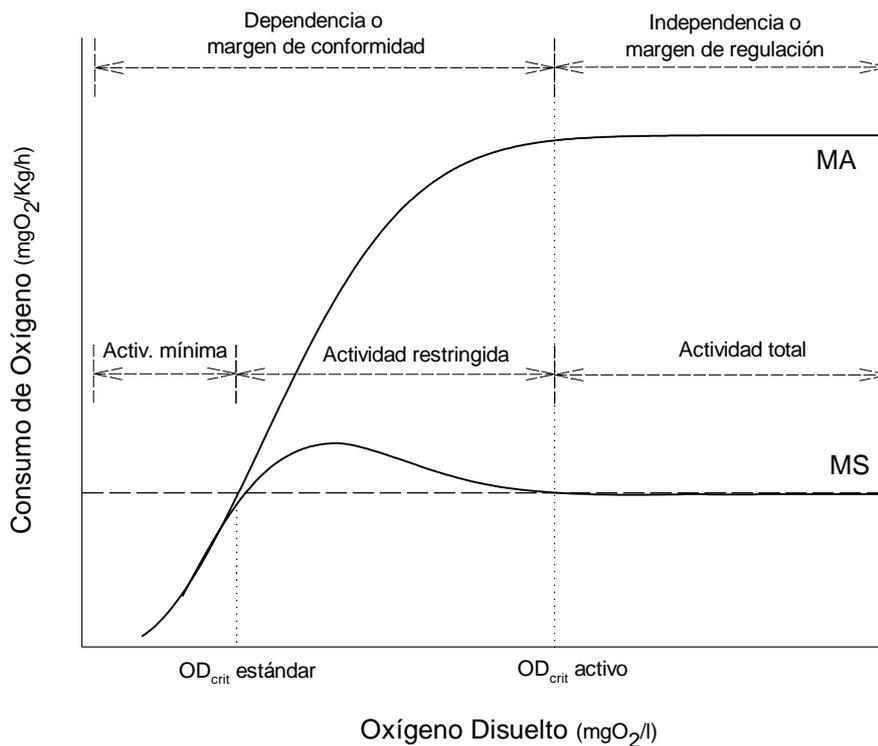


Figura 4. Diagrama generalizado de las relaciones entre el consumo de oxígeno de un pez y la concentración de OD del agua. Aunque las zonas de “dependencia” e “independencia” respiratoria se definieron originalmente respecto al metabolismo activo (MA), actualmente también se aplican estos términos respecto al metabolismo estándar (MS) (Hugues, 1981, modificado).

Neill *et al.* (1994), observaron que los  $OD_{crit}$  están subordinados a la tasa metabólica y constituyen una continuidad que dibuja las restricciones impuestas por el oxígeno ambiental sobre la máxima actividad de los animales. Esta continuidad se extiende desde el  $OD_{crit}$  en peces metabolizando a la tasa metabólica estándar, hasta un  $OD_{crit}$  activo muy cercano a la saturación del aire en individuos en actividad total. El margen metabólico de los peces (diferencia entre el MA y el MS) se incrementa monótonicamente con la concentración de OD desde 0 en el  $OD_{crit}$  en MS hasta un máximo en el  $OD_{crit}$  activo correspondiente a la saturación de aire. Claireaux & Lagardère (1999) llaman a esta continuidad, la curva de  $OD_{crit}$  (Figura 4).

### *Hipoxia ambiental*

El término hipoxia se refiere a cualquier condición en la cual la cantidad de OD en el agua está por debajo del nivel normal (Heath, 1987). Hay varias causas potenciales de hipoxia. En lagos estratificados, el hipolimnion es generalmente hipóxico. En zonas donde la concentración de nutrientes es muy elevada, los blooms de algas pueden producir un descenso importante del oxígeno por la noche cuando la respiración de las plantas se combina con el de los animales acuáticos. Todo ello, y junto a condiciones meteorológicas especiales, puede producir condiciones de hipoxia local en hábitats marinos.

Durante el transcurso de la captación de oxígeno en las branquias hasta su destino final (mitocondria celular), las moléculas de oxígeno encuentran una serie de resistencias en la transferencia del gas en cada paso de la cadena respiratoria (membrana branquial, paso a través de los fluidos, reacción con la Hb, fluidos del tejido, membrana celular y mitocondria) que hacen disminuir gradualmente su presión parcial. Las diferentes adaptaciones se pueden producir en cualquier punto de la cadena respiratoria, y pueden ser de carácter inmediato, como incrementar la ventilación y la reactivación de las lamelas inactivas en normoxia (Heath, 1987), o a largo plazo, como serian los cambios genéticos (Hugues, 1981).

## I. Introducción

---

Así pues, la primera respuesta general de los peces frente a una situación de hipoxia consiste en el aumento de la frecuencia de ventilación y el volumen respiratorio, asociado al descenso del ritmo cardiaco (Claireaux *et al.*, 1995). Mientras que el incremento del volumen y la frecuencia de ventilación aseguran el suministro de oxígeno en la superficie respiratoria, la bradicardia se acompaña de un aumento del volumen cardíaco (Randall, 1970), incrementando el flujo sanguíneo a través de las branquias y, consecuentemente, el intercambio gaseoso (Satchell, 1960).

La cantidad de oxígeno que puede contener la Hb con relación a la tensión de oxígeno no es lineal. Es decir, cuando disminuye la tensión, el contenido en oxígeno de la sangre permanece virtualmente invariable hasta que se alcanza un punto crítico donde la curva de disociación empieza a descender (Heath, 1987). Durante la hiperventilación, la alcalosis respiratoria es superior a la acidosis metabólica que resulta de la suplenia inadecuada del oxígeno en los tejidos y la consecuente lactacidosis. El aumento del pH plasmático será transmitido a los eritrocitos y la afinidad Hb-oxígeno aumentará. La curva de disociación del oxígeno por la Hb es diferente para cada especie y es un carácter adaptativo al medio (Nikinmaa & Salama, 1998).

El control del ritmo ventilatorio se lleva a cabo, principalmente, en núcleos de la médula oblonga. Mecanorreceptores en los músculos respiratorios y de los arcos branquiales colaboran en la regulación de la tasa y la profundidad respiratorias. Cuando desciende el contenido en oxígeno de la sangre arterial, es detectado por quimiorreceptores branquiales y comunicado mediante nervios craneales a los centros reguladores que determinaran los ajustes ventilatorios (Navarro & Gutierrez, 1993; Randall, 1993; Randall *et al.*, 1998).

La respuesta fisiológica a la hipoxia precisa de un gasto energético para mantener la homeostasis. El incremento de la ventilación branquial aumenta la demanda de oxígeno debido al aumento del trabajo de los músculos branquiales (Gerald & Cech, 1970;

Lomholt & Johansen, 1979; Rantin & Johansen, 1984; Rantin *et al.*, 1992; Fernandes *et al.*, 1995). Este gasto energético se produce en detrimento de la energía disponible para la alimentación, el crecimiento, el desarrollo gonadal o la locomoción (Stewart *et al.*, 1967; Brett, 1979; Randall, 1982; Rantin *et al.*, 1993; Jobling, 1994; Neill *et al.*, 1994; Cruz-Neto & Steffensen, 1997; Thetmeyer, 1999).

### *Aclimatación a la hipoxia ambiental*

Se considera que el  $OD_{crit}$  es inferior para especies que están mejor adaptadas a la hipoxia ambiental. Se ha demostrado que cuando los peces son expuestos lentamente a una hipoxia progresiva, esto permite que se den los cambios necesarios para aumentar la eficiencia de extracción de oxígeno del agua (Ott *et al.*, 1980; Heath, 1987). Es el caso de algunas especies marinas y estuarinas que presentaron conformidad respiratoria cuando se las transfería rápidamente a una hipoxia ambiental, pero cuando el contenido en oxígeno disminuía lentamente se mostraron como reguladoras (Heath, 1987).

Beamish (1964a) sugirió que se producía respiración anaerobia a concentraciones de OD muy bajas. Peces aclimatados a bajas concentraciones de OD no solo tienen un MS bajo sino que el metabolismo de cualquier actividad es inferior al que presentarían si estuvieran aclimatados a valores de saturación de OD (Heath, 1987). Esta aclimatación parece influir en la capacidad de un pez de permitirse la respiración anaerobia.

### **Alimentación**

Después de la ingesta de alimento, los peces incrementan su tasa metabólica de una forma característica (Hettler, 1976; Tandler & Beamish, 1981; Jobling, 1983). Este fenómeno se denomina *Specific Dynamic Action* (SDA) (o *Acción Dinámica Específica*) y se manifiesta como un pico en el CO algunas horas después de la ingesta por encima del 100% del nivel anterior a la alimentación, para descender progresivamente durante el proceso digestivo hasta el nivel previo a la alimentación (Brett & Zala, 1975).

## I. Introducción

---

La ración y la temperatura afectan la *duración del SDA*, que es el tiempo comprendido entre la ingesta y el restablecimiento de los niveles basales. Al aumentar la cantidad de alimento suministrado aumenta la duración del SDA (Beamish, 1974; Lucas & Priede, 1992). El efecto de la temperatura es inverso, el aumento de la temperatura produce una reducción de la duración del SDA al aumentar la tasa de digestión y evacuación gástrica (Jobling & Davies, 1980; Soofiani & Hawkins, 1982).

Cuando la *magnitud del SDA* se expresa como CO por encima de un determinado nivel de prealimentación, existe una correlación positiva con la cantidad de alimento ingerido de forma que dicho consumo es mayor al aumentar la dieta (Tandler & Beamish, 1979; Vahl & Davenport, 1979; Jobling & Davies, 1980; Soofiani & Hawkins, 1982). Sin embargo, cuando la magnitud del SDA se expresa como porcentaje de la energía ingerida, los valores obtenidos varían poco, representando una media de alrededor de un 15% para peces carnívoros y omnívoros (Muir & Niimi, 1972; Beamish, 1974; Schalles & Wissing, 1976). La composición de la dieta también puede influir de forma que el efecto es mayor con dietas con contenidos proteicos más altos (Jobling & Davies, 1980; Carter & Brafield, 1992). La temperatura puede incrementar la tasa metabólica acelerando el ritmo e incrementando la ingestión diaria de alimento (Brett, 1976; Hamada & Maeda, 1983).

La mayoría de ecofisiologistas definen el SDA como el coste del procesamiento y asimilación del alimento. Kleiber (1961) lo definió como el incremento de calor observado después de la alimentación. Los fisiólogos implican múltiples procesos de naturaleza diversa: trabajo intestinal (Jobling, 1983); oxidación de aminoácidos (Krebs, 1964); síntesis proteica/crecimiento (Ashworth, 1969; Brooke & Ashworth, 1972; Alvear & Brooke, 1978; Jobling, 1981; Houlihan *et al.*, 1988; Brown & Cameron, 1991). Lyndon *et al.* (1992) estimaron que el incremento de la síntesis proteica en todo el animal podría representar entre un 23 y un 44% del SDA.

Debido a que el conjunto de procesos implicados en el concepto del SDA son experimentalmente difíciles de separar, Beamish (1974) prefirió utilizar el término de *SDA aparente* para referirse a todos ellos. A parte de los procesos estrictamente fisiológicos, el SDA aparente también incluye el gasto energético generado por la actividad muscular producida por la búsqueda del alimento y la competencia por el mismo. El intento de separar la tasa SDA de la actividad asociada es un tanto difícil (Jobling, 1994).

### Luz (fotoperíodo)

La relación existente entre la luz y el CO se da, fundamentalmente, a través del nivel de actividad y la concentración de OD que provocan los ciclos de presencia o ausencia de luz (fotoperíodo). Existen modelos cíclicos de actividad sincronizados con el fotoperíodo (ritmos circadianos, diarios o estacionales) que muestran una elevada actividad en fase de luz u oscuridad, dependiendo de la especie. Por consiguiente, es muy importante especificar exactamente la hora del día en que se realizan las medidas ya que existen peces que muestran ritmos circadianos, que incluso persisten bajo regímenes de luz constante u oscuridad. El efecto de la luz sobre la tasa metabólica sugiere que este factor puede actuar como inductor del ritmo diario observado (Requena *et al.*, 1997).

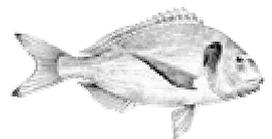
**En conclusión**, de entre los factores ambientales que influyen en los procesos básicos que gobiernan el crecimiento, la temperatura se identifica como el factor controlador. El suministro de alimento, oxígeno, hormonas o las restricciones del tamaño pueden actuar como factores limitantes; y, la salinidad impone una carga metabólica en la regulación interna del organismo.

La tasa metabólica de los peces varía enormemente según la especie, la zona climática (fotoperíodo y temperatura), el tamaño, el nivel de actividad (que incluye el estado alimentario) y la salinidad (la regulación osmótica tiene un coste energético elevado). Por todo ello, el rango de actividad potencial viene controlado por los factores ambientales y por la capacidad del organismo de compensar esta variabilidad. Es decir, los organismos están en continuo ajuste al ambiente fluctuante. La dependencia o independencia respiratoria de una especie será el resultado de una combinación de factores como: su capacidad oxireguladora, la temperatura, el nivel metabólico, el tiempo de exposición a la hipoxia, y el tipo de confinamiento en el respirómetro. Por lo tanto, el diseño experimental puede influir decisivamente en las conclusiones sobre una especie (Heath, 1987).

Se han realizado numerosos experimentos para mejorar la estrategia de alimentación y las condiciones de cultivo. La calidad, cantidad y frecuencia del alimento determinan el apetito, respuesta alimenticia y digestibilidad; las horas de luz, el espacio, densidad, y cobertura afectan la excitabilidad y actividad natatoria, determinando el nivel de gasto energético diario; las cantidades exactas del alimento suministrado y el peso, son necesarias para determinar con precisión la eficacia de conversión. Todo ello puede interaccionar con los factores ambientales. Por lo tanto, el conocimiento de como los factores ambientales y de conducta afectan el crecimiento y el metabolismo servirá para la mejora del diseño de experimentos y del cultivo de peces en sí. Se puede considerar que el crecimiento y la bioenergética son inseparables en tanto que implican la canalización de la energía del alimento y los requerimientos básicos de mantenimiento.

## 2. Objetivos

---





## **Justificación**

Las empresas dedicadas al cultivo de peces basan su éxito, fundamentalmente, en la modelización de los procesos biológicos más relacionados con los aspectos productivos, que permiten una buena gestión de la explotación. Es decir, la optimización de la tecnología para maximizar el rendimiento económico. Los factores que determinan el rendimiento de una explotación piscícola en tierra son, básicamente: la compra de alevines y alimento, el gasto energético y el personal, en cuanto a costes de producción; y, por otro lado, el ciclo biológico de la especie que determina el tiempo de producción (Figura 5, pág. 48).

El coste asociado directamente a la impulsión y conducción del agua es el principal factor que incide en el gasto energético de una explotación piscícola. El caudal de agua que determina la cantidad de animales que puede vivir en un volumen dado, viene controlado por el aporte suficiente de oxígeno para los procesos anabólicos de los peces y por la eliminación de sus productos catabólicos. Al mismo tiempo, los caudales circulantes también condicionan el coste de los tratamientos realizados directamente en el agua (sanitarios, oxigenación, fertilización, etc.). Por consiguiente, el conocimiento de los requerimientos en oxígeno de los peces permitirá determinar con mayor exactitud los caudales de agua necesarios, con el consecuente ahorro energético, o bien calcular las capacidades de carga soportables. Por lo tanto, es un factor a tener muy en cuenta en los diseños de los sistemas de producción y en el transporte de animales.

Desde hace muchos años, se ha ido demostrando que existe una estrecha relación entre la fisiología de los animales acuáticos y los factores ambientales. Las variables crecimiento (que determina el tiempo de producción), alimentación y consumo de oxígeno están correlacionadas entre sí de tal forma que el crecimiento condiciona, a través del peso, la tasa de alimentación y el consumo de oxígeno; y el alimento

## I. Objetivos

---

determina el ritmo de crecimiento y el consumo de oxígeno (Figura 5, pág. 48). De entre los factores ambientales que condicionan estas variables, la temperatura y la salinidad juegan un papel importante.

Así como se ha estudiado repetidamente la influencia de la temperatura sobre el crecimiento y el consumo de alimento en muchas especies (Brett *et al.*, 1969), las referencias sobre la relación de estos parámetros con la salinidad son pocas, sobretodo en el caso de la dorada (Chervinski, 1979, 1984; Chervinski & Chanin, 1985; Klaoudatos & Conides, 1996).

Como especie eurihalina que es, la dorada puede soportar cambios en la salinidad ambiental durante sus migraciones, gracias a mecanismos osmoreguladores. Estos procesos conllevan un coste energético, por lo que el consumo de oxígeno se ha estimado en función de la salinidad. Por otra parte, se ha visto que algunas especies modifican su nivel de tolerancia a la salinidad, con el tamaño del pez (Moser & Gerry, 1989; Moser & Miller, 1994). En este estudio se compara el crecimiento y supervivencia de la dorada a partir de diferentes pesos y salinidades, a fin de comprobar si la dorada sufre cambios ontogénicos de sensibilidad a la salinidad.

En cualquier cultivo de peces, hay que tener muy en cuenta el oxígeno del agua, ya que, como factor limitante de la respiración, crecimiento y demás actividades, puede ser letal en casos extremos de hipoxia. Bajo estas condiciones, los peces muestran tasas inferiores de crecimiento y elevada mortalidad (Doudoroff & Shumway, 1970; Brett & Blackburn, 1981) y reducen la tolerancia al amonio (Thurston *et al.* 1981). Por consiguiente, el conocimiento de la resistencia de la dorada a situaciones de hipoxia es esencial para la optimización de su cultivo. La tasa respiratoria y el ritmo de ventilación branquial pueden considerarse indicadores de la alteración de las condiciones ambientales o el estado fisiológico del pez, y por consiguiente, nos revelan información sobre la reciente y actual actividad, aclimatación y estrés del animal (Cech, 1990).

## Objetivos

Así pues, el principal objetivo del presente trabajo de investigación consistió en realizar una aproximación a las condiciones más idóneas de temperatura, salinidad y concentración de OD en el agua, para el cultivo en tierra de la dorada. Para ello, se evaluó la influencia de las variables ambientales, temperatura, salinidad y concentración de OD, sobre dos de los factores que influyen directamente en el rendimiento de un cultivo: el crecimiento de los animales y el consumo de oxígeno o metabolismo asociado. Los objetivos principales de la experimentación se concretaron en los siguientes:

1. Determinar y comparar las condiciones de temperatura y salinidad más idóneas para el mejor crecimiento y eficacia alimentaria de los alevines de dorada.
2. Comprobar la existencia de cambios ontogénicos de sensibilidad a la salinidad a lo largo de su ciclo vital; y determinar el punto de inflexión a partir del cual se produce el cambio de salinidad preferencial para el crecimiento.
3. Determinar y comparar el consumo de oxígeno de la dorada bajo distintas condiciones de temperatura y salinidad para obtener la tasa metabólica de la dorada en función de las variables estudiadas.
4. Evaluar el efecto de la alimentación y el ayuno sobre el consumo de oxígeno de la dorada a fin de determinar el metabolismo de consumo y definir los momentos de máximo y mínimo flujo de agua en el sistema de cultivo.
5. Estudiar y comparar la respuesta metabólica y comportamiento respiratorio de la dorada frente al descenso del oxígeno disuelto en el agua y establecer los niveles críticos soportables por la especie.

Y, en definitiva, aportar datos útiles de carácter biológico que permitan al acuicultor planificar más eficazmente la explotación del cultivo de la dorada.

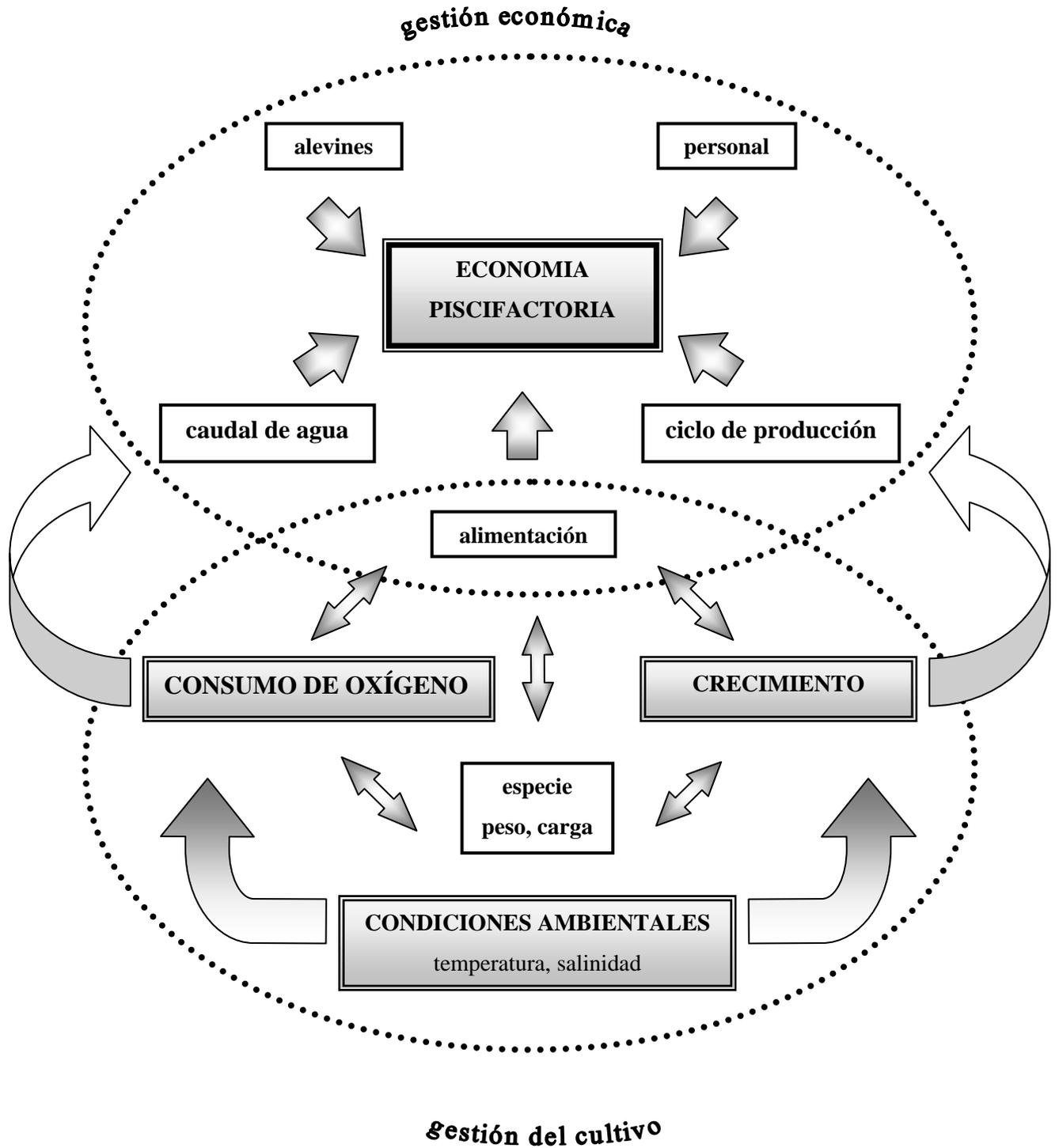


Figura 5. Esquema general de la gestión técnico-económica de una piscifactoría en tierra y los factores que la influyen y se interrelacionan.