



**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MÉXICO**



FACULTAD DE CIENCIAS

**Efecto de la temperatura en la tasa metabólica y la tolerancia a la hipoxia de
*Girardinichthys multiradiatus***

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS

P R E S E N T A:

PAOLA MONTSERRAT MENDEZ ARZATE

DIRECTOR DE TESIS:

Jóse Fernando Méndez Sánchez

TOLUCA, ESTADO DE MÉXICO

2021

TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN	5
INTRODUCCIÓN	6
ANTECEDENTES	10
DEFINICIÓN DE TEMPERATURA.....	10
TEMPERATURA PREFERIDA	10
TEMPERATURA CORPORAL DE ECTOTERMOS	11
TERMORREGULACIÓN EN PECES.....	12
METABOLISMO	13
TASA METABÓLICA RUTINARIA.....	14
TASA METABÓLICA RUTINARIA Y CAMBIOS EN LA TEMPERATURA	14
DEFINICIÓN DE HIPOXIA Y COMO LOS ORGANISMOS LA TOLERAN	15
CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS GENERALES DE <i>Girardinichthys multiradiatus</i>	17
DESCRIPCIÓN DE LAS ALTERACIONES DE LA DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT DE GIRARDINICHTHYS MULTIRADIATUS	17
COEFICIENTE DE TEMPERATURA.....	19
JUSTIFICACIÓN	20
HIPOTESIS	21
OBJETIVOS	21
MATERIAL Y MÉTODO	22
ORGANISMOS	22
TEMPERATURA PREFERIDA	23
CONSUMO DE OXÍGENO	24
PRUEBAS ESTADÍSTICAS.....	27
RESULTADOS	27
TEMPERATURA PREFERIDA DE GIRARDINICHTHYS MULTIRADIATUS.....	27
CONSUMO DE OXÍGENO(MO_2)	29
EFECTO DE LA TEMPERATURA Y SU SENSITIVIDAD.....	29
EFECTO DEL TIPO DE CAUTIVERIO.....	29
INTERACCIÓN ENTRE EL TIPO DE CAUTIVERIO Y TEMPERATURAS	30
MO_2 AL INTERIOR DEL GRUPO SILVESTRE Y SU SENSITIVIDAD A LA TEMPERATURA	30
MO_2 AL INTERIOR DEL GRUPO SEMI CAUTIVERIO Y SU SENSITIVIDAD A LA TEMPERATURA	30
MO_2 AL INTERIOR DEL GRUPO CAUTIVERIO Y SU SENSITIVIDAD A LA TEMPERATURA.....	31

MO_2 Y CATEGORÍA DE PEZ (SEXO Y ESTADO DE DESARROLLO) EXPUESTO A DIFERENTES TEMPERATURAS.....	33
CATEGORÍA DE PEZ (SEXO Y ESTADO DE DESARROLLO).....	33
$\dot{M}O_2$ Y LA INTERACCIÓN POR CATEGORÍA DE PEZ A DIFERENTES TEMPERATURAS.....	33
TOLERANCIA A LA HIPOXIA DE G. MULTIRADITUS Y SENSITIVIDAD TÉRMICA ENTRE TIPO DE CAUTIVERIO.....	36
P_{CRIT} Y SENSITIVIDAD A LA TEMPERATURA.....	36
EFECTO DEL TIPO DE CAUTIVERIO.....	37
INTERACCIÓN DEL TIPO DE CAUTIVERIO Y TEMPERATURA EN LA TOLERANCIA A LA HIPOXIA.....	37
TOLERANCIA A LA HIPOXIA Y SENSITIVIDAD A LA TEMPERATURA DEL GRUPO SILVESTRE.....	38
TOLERANCIA A LA HIPOXIA Y SENSITIVIDAD A LA TEMPERATURA DEL GRUPO SEMI CAUTIVERIO.....	38
TOLERANCIA A LA HIPOXIA Y COEFICIENTE DE TEMPERATURA DEL GRUPO CAUTIVERIO A 15°, 20° Y 25° C.....	38
P_{CRIT} Y CATEGORÍA DE PEZ (SEXO Y ESTADO DE DESARROLLO) EXPUESTO A DIFERENTES TEMPERATURAS.....	41
CATEGORÍA DE PEZ (SEXO Y ESTADO DE DESARROLLO).....	41
P_{CRIT} Y LA INTERACCIÓN CATEGORÍA DE PEZ A DIFERENTES TEMPERATURAS.....	41
DISCUSIÓN.....	44
TEMPERATURA PREFERIDA DE G. MULTIRADIATUS.....	44
EFECTO DE LA TEMPERATURA SOBRE EL MO_2	48
VARIACIÓN DEL MO_2 POR TIPO DE CAUTIVERIO.....	50
VARIACIÓN DEL MO_2 ENTRE CATEGORÍA DE PEZ (SEXO Y ESTADO DE DESARROLLO).....	51
EFECTO DE LA TEMPERATURA SOBRE EL P_{CRIT}	53
TOLERANCIA A LA HIPOXIA ENTRE TIPOS DE CAUTIVERIO.....	55
TOLERANCIA A LA HIPOXIA ENTRE DIFERENTES ESTADOS DE DESARROLLO Y SEXO.....	56
SENSITIVIDAD DEL CAMBIO DE TEMPERATURA DE 15°-25°C SOBRE EL MO_2 Y TOLERANCIA A LA HIPOXIA DE G. MULTIRADIATUS.....	58
CONCLUSIONES.....	58
LITERATURA CITADA.....	60

RESUMEN

Las diferentes especies de peces prefieren una temperatura que refleja la temperatura de homeostasis fisiológica en su ambiente. También, los individuos en poblaciones naturales, manifiestan un consumo de oxígeno ($\dot{M}O_2$) y una tolerancia a la hipoxia (P_{crit}) que reflejan los procesos de aclimatación y adaptación en relación con la disponibilidad de oxígeno en el ambiente. La especie endémica *Girardinichthys multiradiatus* de la Cuenca Alta del Río Lerma enfrenta de manera constante variantes en la temperatura y en la presión parcial de oxígeno en los cuerpos de agua que habita en ambientes de alta montaña. En este trabajo se determinó que *Girardinichthys multiradiatus* tiene una temperatura preferida de 20°C, estableciéndose el límite inferior en 15°C y el superior en 25 ° C. Se calculó el ($\dot{M}O_2$), (P_{crit}), y la sensibilidad de ambas a la temperatura (Q_{10}) a un grupo proveniente de una población silvestre, a uno en semi cautiverio y un grupo que se ha mantenido en cautiverio al menos por dos generaciones. El grupo silvestre presentó $\dot{M}O_2$ de $9.7 \pm 0.4 \mu\text{mol O}_2/\text{g/h}$ con un Q_{10} de 3.4 y P_{crit} de 6.5 ± 0.3 con un Q_{10} de 0.39 . El grupo en semi cautiverio mostró un ($\dot{M}O_2$ de $11.3 \pm 0.4 \mu\text{mol O}_2/\text{g/h}$ con un Q_{10} de 1.9 y P_{crit} de 5.6 ± 0.3 de kPa con un Q_{10} de 0.37. Por ultimo el grupo experimental cautiverio mostro un el $\dot{M}O_2$ de $11.4 \pm 0.4 \mu\text{mol O}_2/\text{g/h}$ con un Q_{10} de 3,6 y P_{crit} de 7.0 ± 0.3 kPa con Q_{10} de 0.51. Ambas variables presentaron una relación inversa entre ellas y efectos significativos debidos a la temperatura; en todos los grupos el $\dot{M}O_2$ máximo y el P_{crit} mínimo fue a los 25°C, de forma inversa el valor de $\dot{M}O_2$ más bajo y el mas alto de P_{crit} fue a los 15°C. Por último, entre sexos estado de desarrollo y estado reproductivo, solo los recién nacidos tienen el mayor $\dot{M}O_2$

($14.5 \pm 0.5 \mu\text{mol O}_2/\text{g/h}$) y significativamente diferente los machos y hembras juveniles, adultos y hembras grávidas ($9.3 \pm 0.5 \mu\text{mol O}_2/\text{g/h}$). Mientras que las hembras adultas grávidas mostraron el P_{crit} más alto de $9.2 \pm 0.3 \text{ kPa}$ y las hembras adultas el P_{crit} más bajo de $4.7 \pm 0.3 \text{ kPa}$. Estas diferencias muestran que *G. multiradiatus* es altamente tolerante a los cambios ambientales a los que se expone, al poder manejar los cambios de temperatura que difieren con su temperatura preferida, que le permite lidiar fisiológicamente con variantes en la disponibilidad de O_2 ambiental. Mientras que las diferencias entre el estado de desarrollo y sexo son momentos indicados del desarrollo que les permiten incrementar estrategias de adecuación (sobrevivencia y reproducción) para maximizar o minimizar el gasto energético fisiológico.

INTRODUCCIÓN

En los animales poiquiloterms la temperatura es un factor gobernador de la actividad metabólica, es decir la actividad metabólica es dependiente la temperatura ambiental y por ello los organismos tienen una temperatura preferida, temperatura que ciertos individuos de la población seleccionan dentro de un gradiente, para mantenerse en homeostasis fisiológico dentro de las posibilidades que les brinda el hábitat (Calosi *et al.*, 2008). La temperatura influye en las funciones vitales como: la respiración, circulación sanguínea, irritabilidad, reproducción, entre otros (Garduno *et al.*, 2019). Modificaciones en la temperatura ambiental pueden exceder los límites fisiológicos tolerados por las especies acuáticas, lo cual puede ser observado principalmente en la distribución biogeográfica de las diversas especies acuáticas (Zuckerman y Suski, 2016). La temperatura preferida se relaciona con los

límites máximos o mínimos de temperatura que un organismo puede soportar. Los organismos acuáticos que habitan gran montaña son más susceptibles a variaciones en la temperatura (Ranwala & Miller, 2012), ya que en zonas geográficas de gran altitud hay menor absorción y reflexión de la radiación, aumentando la intensidad de la radiación solar, produciendo un calentamiento intenso y rápido durante el día, mientras que por las noches la cantidad de radiación escapa con mayor facilidad a la atmosfera, disminuyendo la temperatura (Inzunza, 2019). En el Alto Lerma, zona a la que pertenece la especie de estudio, ha presentado cambios ecológicos como: urbanización, industrialización, tratamiento de aguas, sedimentación de componentes tóxicos, acumulación de materia orgánica, invasión y uso antropogénico (Pérez, 2017). Además, de ser una zona reporta con alta contaminación atmosférica (Cedeño y Torres, 2013). En la localidad El Cerrillo Piedras Blancas, en la delegación San Cayetano de Morelos, ubicado en el Municipio de Toluca, Estado de México se sitúan dos bordos, reservorios donde se refugian poblaciones de *Girardinichthys multiradiatus*, dos de ellas se encuentran en el Bordo Ex Hacienda (ExH) y el Bordo San Elías (SE), ambos bordos presentan variación notoria en el volumen del agua (Pérez, 2017) debido al manejo antropogénico, lo cual conlleva a variantes en la temperatura (Garduno *et al.*, 2019). Las variantes en las variables fisicoquímicas del ambiente, son un efecto de la influencia antropogénica en los ambientes, es decir, las actividades humanas actuales como: automotores e instalaciones que generan altas emisiones de CO₂, agricultura y ganadería industrializada, por mencionar unos ejemplos. Este origen antropogénico en cambios drásticos en la escala de temperatura en un sistema climático global es referido como cambio climático (Vilchis y Garrocho, 2018).

En la zona del Alto Lerma, es una zona perteneciente a la se ha registrado el incremento de gases invernadero, entre ellos del CO₂ que tiene por consecuente un aumento de 0.15°C en la temperatura superficial por década, debido al gran incremento de la zona industrial en Alto Lerma (IMTA, 2009).

El Alto Lerma pertenece a la zona metropolitana de Toluca, donde se presentan una enorme actividad económica principalmente por la zona industrial y el incremento habitacional que trae consigo cambios importantes en el uso del suelo, densidad poblacional, disminución de las áreas verdes, y mayor concentración de CO₂ dentro de la atmosfera (Vilchis y Garrocho, 2018).

Las zonas de gran altitud como montañas, son uno de los principales componentes ambientales globales, que a su vez son una fuente principal de agua y minerales así como un lugar de gran biodiversidad, en estas zonas de elevada altitud como lo es el Alto Lerma, el cambio climático tiene un gran impacto, ocasionando cambios en los gradientes térmicos (Sharma *et al.*, 2009), generando grandes pérdidas y ganancias de temperatura en el agua se da con mayor facilidad lo cual afecta de forma directa la fisiología de los animales acuáticos (Zuckerman & Suski, 2016). Los organismos acuáticos presentan variación en sus respuestas fenotípicas debido a la variación de temperatura y disponibilidad de oxígeno ambientales. Dos aspectos fenotípicos fisiológicos importantes en estos organismos son la tasa de consumo de oxígeno ($M O_2$) y la tolerancia a la hipoxia (P_{crit}), las cuáles nos indican la susceptibilidad de los organismos en condiciones ecológicas diferentes y amenazantes para una especie. Debido a la variación drástica de temperatura ambiental en la región del Alto Lerma, es interesante realizar estudios

sobre las respuestas fisiológicas de los organismos acuáticos para comprender su desempeño y susceptibilidad y tener un panorama claro para proponer estrategias de conservación de las especies y sus hábitats (Comunicación personal, Méndez-Sánchez, 2020).

Dentro de la región del Alto Lerma se encuentran distribuidas algunas especies endémicas, entre ellas está el goodeido *Girardinichthys multiradiatus*, una especie con amplia distribución en el Estado de México, que a pesar de las condiciones deplorables de la cuenca sigue sobreviviendo y refugiándose en los sistemas acuáticos artificiales. Esta especie se ha reportado como tolerante a la hipoxia además de presentar baja tasa metabólica, comparada con otras especies, indicando que presenta adaptaciones fisiológicas a elevadas altitudes y variación dial, temporal y espacial de factores bióticos y abióticos (Garduno *et al.*, 2019). *G. multiradiatus* es una especie que debe ser estudiada ampliamente debido a su historia evolutiva, su viviparidad y sobre todo por sus actual existencia y resistencia a cambios ambientales. Considerando lo anterior en el presente estudio queremos comprender cómo *G. multiradiatus* enfrenta fisiológicamente diferentes temperaturas que se pueden presentar en sus ambientes tanto natural como artificial, para ello nos hemos planteado las siguientes preguntas: ¿Cuál es la temperatura preferida de *Girardinichthys multiradiatus* en dos cuerpos de agua artificiales dentro de la cuenca alta del río Lerma? ¿Cuáles son los valores del P_{crit} y $\dot{M}O_2$ a 15°C, 20°C y 25°C de *Girardinichthys multiradiatus* y cómo estas respuestas fisiológicas varían por población, sexo, estado reproductivo y estado de desarrollo? Establecer estos aspectos servirá como un indicador para conocer la vulnerabilidad de *Girardinichthys multiradiatus* y otras especies con fisiología similar

ante los efectos del cambio climático.

ANTECEDENTES

DEFINICIÓN DE TEMPERATURA

La temperatura se utiliza para expresar la medida de la energía térmica en un cuerpo, organismo, ambiente u objeto (Lea *et al.*, 2016). Principalmente se utilizan tres escalas para medir la temperatura: 1) la escala centígrada o Celsius, con la unidad grado centígrado (°C); 2) escala Kelvin, la unidad es el kelvin (°K); 3) escala Fahrenheit, la unidad es el Fahrenheit (°F). Con esas unidades se representa la pérdida o ganancia de calor de un individuo. (Comunicación personal, Burggren, 2019). Los cambios en la temperatura ambiental, afecta directamente a los organismos son acuáticos quienes son ectotermos en su mayoría, la temperatura del agua que les rodea juega un papel influyente en sus rutinas diarias como: la tasa de respiración, tasa de consumo de alimento y asimilación, tasa de crecimiento, comportamiento y reproducción, así como en la distribución de los organismos en los ecosistemas (Lea *et al.*, 2016; Chabot, 2016).

TEMPERATURA PREFERIDA

La temperatura preferida es la seleccionada por una muestra de los individuos de una población cuando tiene la posibilidad de elegir dentro de un gradiente de temperaturas. Representa la temperatura que permite mantener las tasas metabólicas estables, es decir cuando el organismo se encuentra en

homeostasis fisiológica y es a esa temperatura en la que los organismos pueden pasar mayor tiempo, cabe resaltar que la temperatura preferida es específica para cada especie (Singh *et al.*, 2013; Watson y Warren, 2016; Reyes- Hernández, 2009). Sin embargo, la temperatura preferida también puede ser distinta entre poblaciones o entre individuos, ya que puede haber cambios ontogénicos y de historias de vida con compensaciones relevantes en la etapa reproductiva, dimorfismo sexual y forrajeo entre otros (Morgan, 2001). Por otro lado, se tiene la temperatura óptima, que es la temperatura donde un organismo tiene la capacidad aeróbica máxima para llevar a cabo sus actividades optimizándolas. La temperatura preferida y óptima pueden llegar a coincidir, sin embargo, esta no es una regla general, esto depende de cada especie y su fisiología (Reyes- Hernández, 2009; Pérez *et al.*, 2003). La temperatura preferida de los peces usualmente es medida indirectamente para determinar su tasa de consumo de oxígeno rutinaria, esto se usa para indicar la salud de un animal y al mismo tiempo el gasto de energía total ante una actividad (Holker, 2006).

TEMPERATURA CORPORAL DE ECTOTERMOS

Los vertebrados se clasifican en dos grupos de acuerdo con la relación que tienen con su temperatura corporal y el ambiente (Guderly, 2004): 1) animales poiquilotermos, aquellos cuya temperatura corporal oscila con la del medio ambiente (Singh *et al.*, 2013). 2) homeotermos, aquellos que tienen la capacidad de regular su temperatura corporal dentro de un margen, siendo independiente de la temperatura ambiental. Pero, estos términos no son precisos para algunos animales; por ejemplo, algunos mamíferos no pueden mantener temperaturas

estables. Por lo cual y de acuerdo con Singh *et al.* (2013) es mejor referirse a los organismos con otra clasificación, es una clasificación relacionada con la fuente de calor corporal. Distinguiéndose: 1) Ectotermos, organismos cuyo calor proviene en su mayoría del ambiente, estando más conformes con una temperatura corporal cercana a su temperatura ambiental. 2) Endotermos, cuando el calor proviene de una actividad metabólica, permitiendo mantener una temperatura corporal casi constante y distinta a la temperatura ambiental. Los peces en su mayoría son clasificados como ectodermos poiquilotermos. Sin embargo, también hay peces que son catalogados poiquilotermos homeotermos y heterotermos (atún y pez espada) (Guderley,2004).

TERMORREGULACIÓN EN PECES

Los peces al ser en su mayoría organismos ectotermos (excluyendo a algunos Escombroideos y Lamprideos como el “pez luna” *Lampris guttatus* (Wegner *et al.*, 2015) termorregulan por medio de ciertos despliegues conductuales como el desplazamiento libre de un microclima a otro hasta elegir un hábitat térmico favorable, esto sucede ya que viven en ambientes acuáticos heterotermos (Reyes - Hernández, 2009). Estos microhábitats térmicos suelen estar relacionados a la temperatura preferida (Neill & Magnuson, 1974). Permitiendo que el organismo tenga la energía necesaria para llevar a cabo la reproducción, crecimiento, alimentación y otros gracias al homeostasis en la que se encuentra (Pérez *et al.*, 2003).

METABOLISMO

El metabolismo es un término utilizado para explicar todas las reacciones químicas que generan energía para que un organismo pueda estar en homeostasis fisiológico, pudiendo así reproducirse, desarrollarse, alimentarse, mantener estructuras, responder a cambios ambientales y otros (Neeraj, 2015).

El metabolismo está dividido en dos categorías: Catabolismo, referente a “degradativo” donde se lleva a cabo la descomposición de moléculas complejas en sus componentes simples (Braeckman,2009). Gran parte de los sustratos desglosados del catabolismo son empleados como productores de energía en forma de ATP (Adenosin Tri Fosfato) que la célula requiere (Palmer, 2019). Anabolismo, referente a “constructivo”, esta vía es contraria al catabolismo, donde se crean sustancias orgánicas complejas (Braeckman,2009). En esta vía se producen pequeñas moléculas que no están lo suficientemente disponibles en los alimentos, así como las macromoléculas, siendo principalmente las proteínas y ácidos nucleicos, para lograr esto, se requiere de un poder reductor, usando principalmente NADPH (Palmer,2019). En la mayoría de los animales el catabolismo es aerobio y se puede medir cuantitativamente con el consumo de oxígeno, que es la relación estequiométrica del número de moléculas de oxígeno necesarias para catabolizar uno molécula de glucosa completamente, lo que también guarda una relación precisa con la energía generada (Hill *et al.*, 2016).

TASA METABÓLICA RUTINARIA

La tasa metabólica de los animales, incluyendo peces, es influenciada mediante el nivel de actividad de diversos factores, el estado fisiológico, el tamaño corporal, que puede variar más de 10 veces en los animales ectotérmicos. La tasa metabólica en peces puede ser medida de manera indirecta mediante la tasa de consumo de oxígeno. Los organismos pueden subsistir debido a una tasa metabólica mínima. (Sloman, 2000; Kita *et al.*, 2000). La tasa metabólica rutinaria se mide cuando el organismo se encuentra tranquilo en una posición estática pero aun exhibe, movimientos espontáneos que le permiten mantenerse vivo, es decir movimiento opercular, y movimiento de aletas para mantenerse en la misma posición, lo cual es un consumo energético mínimo (Hill *et al.*, 2016).

TASA METABÓLICA RUTINARIA Y CAMBIOS EN LA TEMPERATURA

Temperaturas más bajas tienen consecuencias, como lo son un decremento en la velocidad de nado, tasa de crecimiento, alimentación, y tasa de digestión, de igual manera hay cambios en la composición estructural de enzimas y proteínas, estructura de la membrana, regulación ácido base, y en el balance osmótico. En ambientes hipóxicos la selección conductual de temperaturas bajas ayuda a contrarrestar los efectos de bajo oxígeno al decrecer la tasa metabólica debido a una lenta reacción bioquímica además de que la cantidad de oxígeno inspirado por las branquias tiende a aumentar. Lo mismo sucede cuando el organismo se encuentra bajo una fase de estrés ante un cambio de temperatura que difiere a su temperatura de aclimatación. Como consecuencia el volumen de ventilación

opercular decrece un 24 a 37 % cuando la temperatura decrece de 3 a 5 %. Sin embargo, la solubilidad del oxígeno en el agua aumenta un 21% a medida que a temperatura descende. La afinidad sanguínea del oxígeno es más alta: baja temperatura ocasiona mayor afinidad sanguínea al oxígeno, el pH sanguíneo (Guderley, 2004; Chabot, 2016). 3. La concentración de GTP y ATP en las células sanguíneas decrece como una respuesta ante la hipoxia. Causando un incremento en la afinidad del oxígeno. El hecho de que un pez pueda estar en sitios hipóxicos implica hacer caso a la teoría de optimización, es decir un organismo maximiza la tasa neta de la toma de recursos o minimiza el costo para obtener la cantidad de recurso necesaria. Esto puede suceder al seleccionar sitios con baja temperatura ante ambientes hipóxicos (Schurmann & Steffensen, 1992). Por otra parte, las temperaturas elevadas incrementan la evaporación del agua y la salida de oxígeno en los cuerpos de agua, provocando también ambientes más hipóxicos, sin embargo, la ganancia de calor tiene severos efectos en los organismos como lo es (Chabot, 2016): incremento del consumo de oxígeno, reducción de actividad motora, cambios en el comportamiento y biogeografía para poder termorregular y encontrar microclimas más agradables (Schurmann & Steffensen, 1992).

DEFINICIÓN DE HIPOXIA Y COMO LOS ORGANISMOS LA TOLERAN

Existen tres conceptos claves para entender la disponibilidad del oxígeno ambiental y la relación con los organismos (Reardon & Chapman, 2010). 1) Normoxia: Es la presión parcial de oxígeno (PO_2) ambiental en la cual la especie ha evolucionado, 2) Hipoxia: hace referencia a una disminución de la PO_2 en la cual la especie ha evolucionado, 3) Anoxia es la falta absoluta de la PO_2 en comparación

al ambiente en el que la especie ha evolucionado (Richards *et al.*, 2009). Además, la presión parcial de oxígeno es menos estable en agua que en el aire. En ambientes acuáticos de agua dulce la fluctuación de oxígeno ocurre con mayor frecuencia en comparación con los ambientes acuáticos marinos (Schurmann y Steffensen, 1992). La fotosíntesis, respiración de otros organismos, oscilaciones en la temperatura, estancamiento del cuerpo de agua, cobertura de hielo, y la eutrofización son factores que contribuyen a dichas fluctuaciones (Schurmann y Steffensen, 1992). Eventos hipóxicos y anóxicos están ligados con la muerte de varias especies de peces, tanto de agua dulce como agua salada. La hipoxia en la que una especie puede llevar a cabo ciertos procesos fisiológicos no es la misma en otras especies. La disminución de la concentración de oxígeno ambiental puede o no ser funcional para los organismos. La tolerancia, ocurre en respuesta al rango de variaciones ambientales sin afectar la fisiología animal, pero las funciones se cumplen con menor eficiencia que de forma óptima. Mientras que, en la resistencia, se dan cambios fisiológicos para mantener la homeostasis del organismo a pesar de variaciones ambientales amplias que (McBryan, *et al.*, 2013).; Existen dos formas de enfrentar los cambios ambientales: Conformación o regulación. Los animales conformadores, son aquellos que se conforman con los cambios ambientales externos e internamente siguen el mismo camino, es decir no tienen mecanismos para regular, como ventaja los conformadores evitan costos de energía, pero sus células están expuestas a cambios relacionados con el ambiente. Los reguladores, son aquellos que mantienen su estado fisiológico independiente al cambio ambiental, y cambia solo hasta que ya no es posible, los reguladores tienen la ventaja de que las funciones celulares son más estables, pero tiene un costo energético elevado (Randall *et al.*, 1997)

CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS GENERALES DE *Girardinichthys multiradiatus*

Girardinichthys multiradiatus es una especie de agua dulce endémica de la cuenca alta del Río Lerma, comúnmente conocida como: Mexclapique, Doradilla, barrigón, pez Amarillo, siendo una de las pocas especies de peces vivíparos (Miller, 2005; Navarrete-Salgado *et al.*, 2007). La especie se caracteriza por presentar un distintivo dimorfismo sexual tanto en la morfología interna como externa. Los machos típicamente de longitudes (38 - 42 mm más pequeñas que las hembras (48 - 52 mm), en cuanto a la ornamentación muestran aletas más grandes y una coloración más vistosa con tonos entre tornasol y dorados, además presentan un andropodio evolucionado que se desarrolla entre las semanas 1-10 después del nacimiento, permitiendo la fecundación interna; las hembras con longitudes más grandes, muestran aletas más cortas y una coloración muy opaca entre tonos grises y con ligeros destellos dorados; las crías al nacer presentan restos de una pseudo placenta, permitiendo la nutrición de los embriones por parte de la madre. Actualmente la especie se encuentra catalogada como en peligro de extinción en la lista roja de la IUCN (2020) pero no en la NOM- 059 (Navarrete-Salgado *et al.*, 2007; Méndez-Arzate, 2016; Pérez- Guerra, 2018).

DESCRIPCIÓN DE LAS ALTERACIONES DE LA DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT DE GIRARDINICHTHYS MULTIRADIATUS

La distribución actual de *Girardinichthys multiradiatus* presenta modificaciones, debido al uso antropogénico que se les da a los cuerpos de agua que habitan, además, de la constante contaminación ocasionada por la construcción de obras hidráulicas, otros factores que afectan su distribución son totalmente ambientales, la altitud, temperatura y la disponibilidad de oxígeno disuelto juegan un rol muy importante en los aspectos fisiológicos, sobre todo repercutiendo en la

sobrevivencia de la especie. *Girardinichthys multiradiatus* ha generado ventajas ante las variantes de su ambiente natural, en comparación con *Skiffia lermaense*, *Girardinichthys turneri*, *Allodontichthyspolylepsis*, *Allotoca gosline*, etc. las cuales están extintas debido a sus limitaciones fisiológicas ante ambientes poco constantes (Trujillo- Jiménez y Espinosa de los Monteros Viveros, 2006; Méndez-Arzate, 2016; Mendez-Sanchez, *et al.*, 2016; Caballero-Viñas, *et al.*, 2017; Pérez-Guerra, 2017).

La especie se ha reportado habitando cuerpos de agua con un pH entre 7.0-9.8, con temperatura oscilante entre 14 ° hasta 22.9°C en un solo día (Garduno *et al.*, 2019) con bajo nivel de oxígeno debido al efecto de la altitud en la presión parcial de O₂ y la demanda de respiración por parte de otros organismos acuáticos, se les puede encontrar a la orilla de los cuerpos de agua, prefiriendo zonas poco profundas con maleza acuática y abundancia de materia orgánica disuelta (Méndez-Arzate, 2016).

La importancia de *Girardinichthys multiradiatus* se enfoca a su endemismo, viviparidad y su sobrevivencia en cuerpos de agua de alta montaña (mayor a 2400 msnm) afectados por fertilizantes, lo cual conlleva exponerse a condiciones drásticas, esta capacidad está relacionada con su homeostasis y sus límites ante diversos factores (Garduño *et al.*, 2019).

COEFICIENTE DE TEMPERATURA

El coeficiente de temperatura también conocido como Q_{10} es un valor que es resultado del aumento o disminución de 10°C de la temperatura, permitiendo medir la velocidad de reacción de alguna variable influenciada por ese cambio de temperatura (Abubakar *et al.*, 2017). La temperatura es una variable que esta relacionada con las reacciones químicas, así como la señalización de control enzimático, además de otros procesos celulares, el valor del Q_{10} que implica un cambio en la tasa de reacción de una variable que sea dependiente a la temperatura es de 2, y cuando hay una independencia el valor (Q_{10} es < 1.0) (Kotov *et al.*, 2007).

En investigaciones con respecto a procesos metabólicos el valor del Q_{10} esta en un intervalo de 2 a 3 (Abubakar *et al.*, 2017). Emplear este valor de sensibilidad térmica o coeficiente de temperatura (Q_{10}) en estudios sobre metabolismo y tolerancia a la hipoxia han aportado información sobre el efecto del cambio de temperatura en la actividad energética de los organismos vivos, y sus procesos adaptativos a lo largo de sus historias de vida (Kotov, 2007).

JUSTIFICACIÓN

Girardinichthys multiradiatus es una especie que ha evolucionado en alta montaña: donde la hipoxia ambiental es parte de su desarrollo diario. Además, habita cuerpos de agua naturales y artificiales temporales en los que enfrenta cambios drásticos, en el volumen de agua principalmente, en temporada de sequía donde muchos cuerpos de agua desaparecen o el bajo volumen conlleva a la concentración de nutrientes que junto con el incremento de temperatura afectan directamente el consumo de oxígeno, mientras que en temporada de lluvias ocurre lo contrario, aunque existe mayor escorrentía de suelos y por tanto, además del incremento en el volumen de agua hay incremento de sólidos suspendidos y disueltos en el agua. Evaluar la respuesta de la especie ante variación de temperatura no permite comprender cómo sobrevive y nos aportará más información sobre su aclimatación y su ecofisiología. Además, de ser un indicador de como la especie podría estar respondiendo ante la actual situación del cambio climático.

HIPOTESIS

- 1) *Girardinichthys multiradiatus* presenta variación de temperatura preferida entre los diferentes grupos: silvestre (S), semicautiverio (SC) y cautiverio (C), procedentes de una población ubicada a gran altitud.
- 2) *Girardinichthys multiradiatus* de la población Ex Hacienda presenta variación en $\dot{M}O_2$ y P_{crit} por efecto de los factores temperatura, grupos, sexo, estado reproductivo y de desarrollo.

OBJETIVOS

- 1) Determinar el promedio, el límite máximo y el límite mínimo de temperatura preferida dos poblaciones de *Girardinichthys multiradiatus* en condiciones de laboratorio.
- 2) Analizar la posible relación de la temperatura preferida con el $\dot{M}O_2$ y P_{crit} de *Girardinichthys multiradiatus* de una población, entre temperaturas, grupos, sexos, estado reproductivo y estado de desarrollo.
- 3) Evaluar la sensibilidad del $\dot{M}O_2$ y P_{crit} a través de Q_{10} .

MATERIAL Y MÉTODO

ORGANISMOS

El estudio se realizó con 216 individuos de la especie *Girardinichthys multiradiatus* provenientes de los humedales artificiales Bordo Ex Hacienda (BExH) localizado en el paralelo Norte 19° 24'59.70", y el meridiano Oeste 99° 41'49.51" con una altitud de 2612 msnm y Bordo San Elías (BSE) localizado en el paralelo Norte 19° 24'25.03" y el meridiano oeste 99° 41' 11.15". Pertenecientes al municipio de Toluca en la localidad del Cerrillo Piedras Blancas, Estado de México (Garduño *et al.*, 2019).

Los peces fueron transportados al laboratorio de Ecofisiología animal de la Universidad Autónoma del Estado de México, Toluca, para ser aclimatizados para la determinación del consumo de oxígeno y tolerancia a la hipoxia. Después de su captura, los peces de cada categoría fueron separados en peceras de 40 litros, con filtración, agua saturada de oxígeno ($PO_2 = 15$ kPa a la altitud de Toluca 2650 msnm) y a temperatura ambiente de $20 \pm 0.1^\circ$ C (Meteoblue, 2019). Además, se les administró un tratamiento preventivo con azul de metileno (1 gota por litro) por 7 días. Posteriormente se trasladaron y mantuvieron en aclimatación por 15 días en

un sistema automatizado de recirculación continua de agua Z-Hábitat Pentair© con las siguientes condiciones: 100% de agua saturada de oxígeno una temperatura = 20 ± 1.9 °C, pH = 8.3 ± 0.2 , conductividad = 550 ± 20.1 μ S/cm, dureza = 200 ± 50 mg CaCO₃, un fotoperiodo de 14/10 horas luz/ oscuridad con luz artificial, alimentados *ad libitum* con hojuelas Tretramin Plus tropical flakes ©.

Se prepararon 3 grupos con diferentes condiciones de estudio: 1) Grupo silvestre (SI) Ex Hacienda: Peces originarios del bordo ex Hacienda que fueron capturados e inmediatamente transportados a las instalaciones del Laboratorio de Ecofisiología animal en la Facultad de Ciencias de la UAEMex, 2) Grupo semi-cautiverio (SC): Peces provenientes de ambos bordos que fueron translocados en 2012-2014 a dos estanques artificiales instalados en la facultad de ciencias y que fueron aclimatados a dichas condiciones desde entonces y 3) Grupo en cautiverio laboratorio (CL) Ex Hacienda: Peces provenientes del BExH aclimatados por más de 6 meses a condiciones de laboratorio en un sistema de recirculación de 400 L Z-HABITAT (Pentair©).

TEMPERATURA PREFERIDA

Para determinar la temperatura preferida se utilizaron 60 peces provenientes de ambos bordos Ex Hacienda y San Elías. Para determinar la temperatura preferencial por individuo se utilizó un sistema de gradiente térmico de agua con desplazamiento horizontal libre construido a partir de un medio tubo de PVC de 206 cm de longitud y 7 cm de ancho, el cual fue marcado a la mitad a los 104 cm, con un volumen total de 31.7 litros. En el extremo izquierdo la temperatura del gradiente se controló con un enfriador PRENDO® FC10 de 720 W a 4° C mientras que en el

extremo contrario se controló la temperatura con un calentador SUNNY de 200W con un aro de cobre a la temperatura de 42 ° C. En cada extremo se colocó una cabeza de poder con filtro SUNNY SPF 200 con el que se mantuvo un flujo constante de agua dirigido hacia el interior del gradiente (200 l/min). Se colocaron 8 piedras aireadoras cada 15 cm para mantener temperatura y oxígeno homogéneos a lo largo del sistema de gradiente.

Horizontalmente dentro del sistema la temperatura del gradiente cambiaba en 1 ° C cada 5 centímetros alejándose de los extremos, disminuyendo a partir del extremo caliente (42 ° C) y aumentando desde el extremo frío (4° C), creando un gradiente de temperatura con el punto medio a 20 ° C. El disturbio térmico y osmótico fue evitado usando agua estandarizada a las condiciones del sistema de recirculación de 400 L Z-HABITAT (Pentair©), con el cual se aclimato a los peces 24 horas previas. Los individuos se colocaron en el punto medio del gradiente se dejaron a los peces por tiempo aproximado de 30 minutos hasta que dejaban de moverse dentro del gradiente y al final de este periodo se registró la temperatura de ese sitio, y así se denominó la temperatura preferida de cada individuo.

CONSUMO DE OXÍGENO

Se emplearon solo individuos de la localidad Ex Hacienda (ExH), los cuales fueron categorizados en tres 3 grupos, cada una con sus condiciones propias de aclimatación.

Se hizo uso del equipo Witrox 4 Loligo ® Systems de respirometría cerrada, con 8 cámaras de cristal individuales, cuatro medianas con los volúmenes 41, 40, 39, 45 ml y cuatro pequeñas con los volúmenes: 3.9, 4.0, 4.1, 3.9 ml. En cada respirómetro se contó con un sensor de oxígeno PreSens® SP-PSt3-NAU colocado al interior de las cámaras. Mientras que en el exterior una fibra óptica fue colocada a la interfaz inalámbrica del Witrox 4. La adquisición y registro de datos fue realizada en una laptop usando el software AutoResp™. El sensor optodo dentro de las cámaras permitió registrar los datos del consumo de oxígeno directamente en el software AutoResp™. Cada cámara fue calibrada con agua de las peceras a 0 % de O₂ con sulfito de sodio Na₂SO₃ al 5% y el 100 % de O₂ (74.7 kPa) (Mendez - Sanchez y Burggren, 2017). Posteriormente en el software se registró la presión atmosférica, en hectopascales a una altitud de 2650 msnm que corresponden a 747.0 hPa (74.7 kPa) = 15 % de oxígeno en esta altitud.

Las cámaras de respirometría fueron colocadas en un baño de agua estándar saturada de oxígeno que se mantuvo a la temperatura experimental requerida 15°C, 20°C y 25°C con una fluctuación <0.5°C, la temperatura se controló calentando o enfriando el agua con un recirculador PRENDO® FC 10 de 720 W. Las cámaras fueron selladas después de la aclimatación para evitar la entrada y salida de oxígeno. Después de cerrar las cámaras con los individuos dentro se iniciaron las mediciones del consumo de oxígeno rutinario ($\dot{M}O_2$) con los peces en estado de reposo. Para evitar el estrés de los individuos se utilizó una tapa de plexiglax opaca y se cubrió con toallas de algodón blancas las paredes del acuario. Además, se controló el ruido externo durante el experimento.

Todos los organismos fueron etiquetados y el tamaño de muestra fue el

siguiente, incluyendo hembras y machos: (n= 216), estableciendo la siguiente variable categoría de pez: recién nacidos (no mayores a dos semanas después del nacimiento, (0.01 g – 0.27 g)), juveniles (0.10-0.44 g), adultos (0.37- 0.85 g) y hembras grávidas (0.7003-1.038 g) de los tres grupos (S, SC, CL) de la población ExH.

Dentro de las cámaras los peces se aclimataron a las condiciones del experimento por 5 minutos, mientras las cámaras se mantuvieron abiertas y el respirómetro se encontraba en continuo flujo con agua saturada de oxígeno a la temperatura experimental en turno: 15 ° C, 20 ° C y 25 °C. Al final de la aclimatación, se inspeccionó que no hubiese burbujas de aire dentro de las cámaras. En el momento que el pez se encontraba en un aparente estado relajado (sin movimientos de aletas y opérculos acelerados y sin intentar escapar de las cámaras), las cámaras fueron cerradas y se iniciaron las mediciones del $\dot{M}O_2$.

Por este método se midió la tasa metabólica estándar $\dot{M}O_2$ individual (mmol/kg/hr) y la presión parcial crítica de oxígeno P_{crit} (kPa) en tres temperaturas diferentes (15 ° C, 20 ° C y 25 ° C). Se determinó la tasa rutinaria del $\dot{M}O_2$ promedio de manera individual, y la presión parcial crítica P_{crit} (kPa) fue determinada como el punto de inflexión donde ya no se puede sostener el $\dot{M}O_2$ de forma regulada (Mendez - Sanchez & Burggren, 2017). Así mismo se determinó la sensibilidad metabólica a la temperatura tanto para el $\dot{M}O_2$ y P_{crit} para las diferentes poblaciones con un rango de temperatura de 15° a 25 ° C; para lo cual se calculó el coeficiente de temperatura Q_{10} usando la ecuación de Van't Hoff :

$$Q_{10} = \left(\frac{R_2}{R_1} \right)^{\left(\frac{10}{T_2 - T_1} \right)}$$

Donde: R1 y R2 es el consumo de oxígeno a la Temperatura de 15 °C y T° de 25°C respectivamente (Watson & Burggren 2016).

PRUEBAS ESTADÍSTICAS

Para determinar la variación de la temperatura preferida se analizaron los datos con un ANOVA de dos vías, con los factores población y estadio de desarrollo.

Los datos fueron analizados con un Modelo Lineal Generalizado tipo III para determinar diferencias significativas de las variables dependientes $\dot{M}O_2$ y P_{crit} , con los factores: Temperatura, grupos y Sexo-Estado de desarrollo. La distribución de las variables respuesta fueron evaluadas con la prueba de Kolmogorov -Smirnov para datos no censurados.

Para en análisis de datos se empleó el Software Statgraphics Centurion XVI, versión 16.1.03.

RESULTADOS

TEMPERATURA PREFERIDA DE GIRARDINICHTHYS MULTIRADIATUS

Después de que los individuos de *G. multiradiatus* fueron expuestos al gradiente, su temperatura preferida mostro diferencias significativas entre poblaciones ($F= 8.690$; $gl= 2,59$; $p<0.001$) como se observa en la figura 1. Los individuos del grupo SC de ExH presentan la temperatura preferida más baja con un valor medio de $19^{\circ}\text{C} \pm 2.2$. Los individuos del grupo SC de SE presentan la temperatura preferida más alta con un valor medio de $22^{\circ}\text{C} \pm 3.6$. La media global fue de $20.7 \pm 3.3^{\circ}\text{C}$, de esta se eligió 20°C como temperatura de trabajo para

aclimatar a todos los individuos en condiciones de cautiverio. Después los individuos se aclimataron en peceras con las temperaturas experimentales de 15, 20 y 25°C para las determinaciones de $\dot{M}O_2$ y P_{crit} .

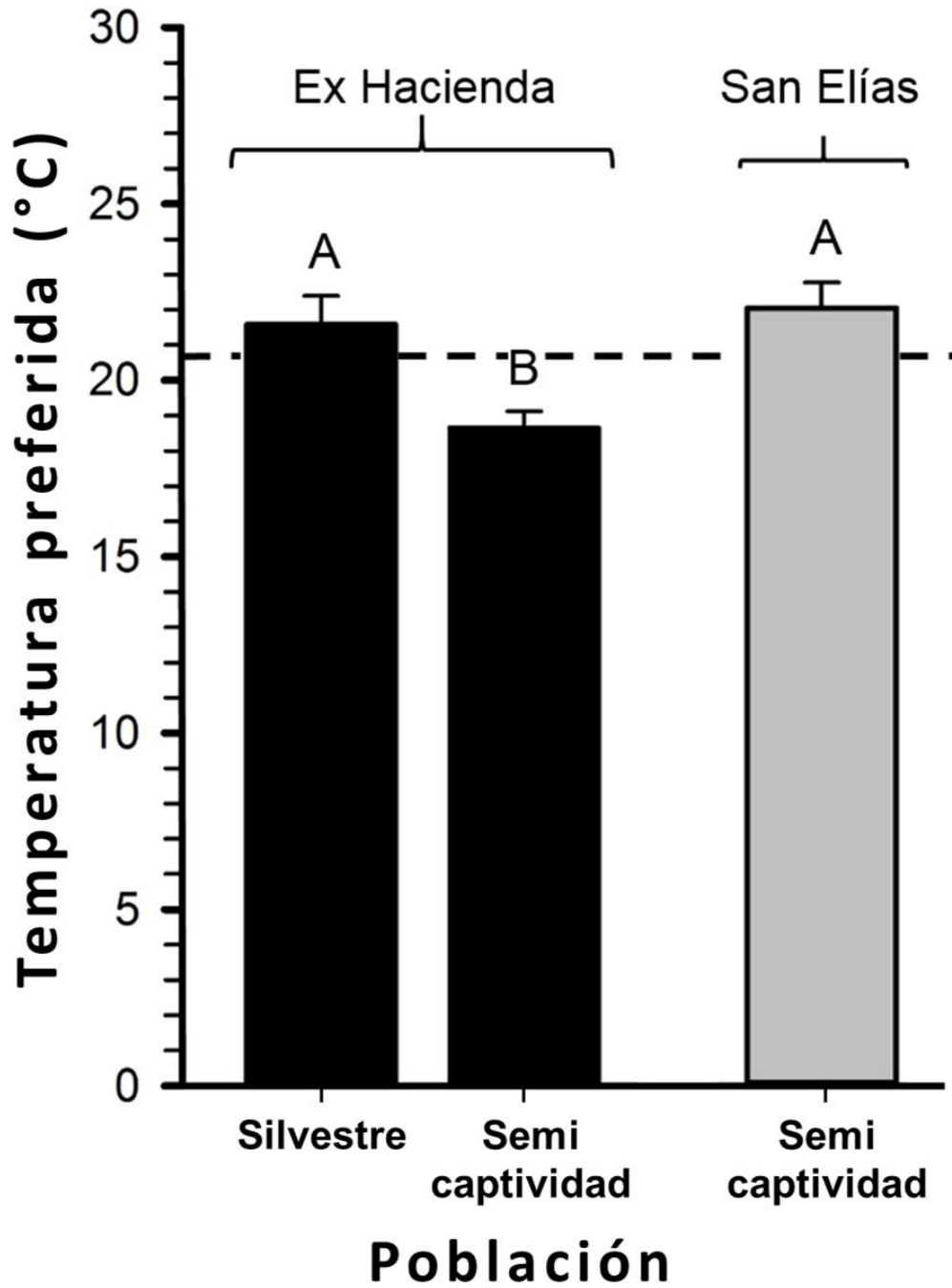


Figura 1. Temperatura preferida de *G. multiradiatus* en dos poblaciones del Alto Lerma. La media global se indica con la línea punteada. Las medias se muestran con el límite superior de la barra y el error estándar son el límite superior del bigote. Las letras diferentes muestran diferencias significativas entre las poblaciones.

CONSUMO DE OXÍGENO ($\dot{M}O_2$)

EFEECTO DE LA TEMPERATURA Y SU SENSITIVIDAD

El $\dot{M}O_2$ fue significativamente diferente entre temperaturas ($F= 48.652$; $g,l= 2,215$; $p<0.001$) de forma global se observan detalles en las gráficas d, e y f de la figura 2. El $\dot{M}O_2$ global más bajo fue a 15°C con un valor medio de $8.4\pm 0.4 \mu\text{mol O}_2/\text{g/h}$. Mientras que el mayor se registró a 25°C con un valor medio de $14.1\pm 0.4 \mu\text{mol O}_2/\text{g/h}$.

Los grupos de peces S y C mostraron el valor de Q_{10} de $15-20^\circ\text{C}$ muy similar (1.8 y 1.9 respectivamente) y más alto que los peces en SC (1.4) ver Figura 2 d,e,f y Tabla 1.

EFEECTO DEL TIPO DE CAUTIVERIO

De manera general el $\dot{M}O_2$ presentó diferencias estadísticamente significativas por tipo de cautiverio ($F= 4.961$; $g,l= 2,215$; $p=0.008$), sin considerar el efecto de la temperatura y categoría de pez. Lo anterior se observa en la figura 2, comparando de manera global las gráficas a, b y c. El grupo S presentó el $\dot{M}O_2$ más bajo con un valor medio de $9.7\pm 0.4 \mu\text{mol O}_2/\text{g/h}$.

Mientras que los grupos SC y C presentaron los valores más altos de $\dot{M}O_2$ ($11.3 \pm 0.4 \mu\text{mol O}_2/\text{g/h}$ y $11.4\pm 0.4 \mu\text{mol O}_2/\text{g/h}$ respectivamente).

INTERACCIÓN ENTRE EL TIPO DE CAUTIVERIO Y TEMPERATURAS

El $\dot{M}O_2$ es afectado significativamente por la interacción entre los factores tipo de cautiverio y temperaturas ($F=2.581$; $gl= 4,215$; $p=0.038$). El grupo C mostro el $\dot{M}O_2$ más bajo con un valor medio de $7.8\pm 0.7 \mu\text{mol } O_2/\text{g/h}$ a 15°C (figura 2 d), mientras que el grupo SC mostro el $\dot{M}O_2$ más alto con un valor medio de $14.2\pm 0.7 \mu\text{mol } O_2/\text{g/h}$ a 25°C (figura 2, e).

$\dot{M}O_2$ AL INTERIOR DEL GRUPO SILVESTRE Y SU SENSITIVIDAD A LA TEMPERATURA

Los individuos del grupo S presentaron diferencias significativas en el $\dot{M}O_2$ entre las temperaturas de 15°C y 25°C ($F=2.581$; $gol= 4,215$ y $p=<0.001$) (figura 2 – a) y entre las temperaturas de 20°C y 25°C ($F= 2.581$; $gl= 4,215$ $p=<0.001$). El Q_{10} de 15°C a 25°C sobre el $\dot{M}O_2$ de los individuos del grupo S tiene un valor de 1.8 (figura 2d, tabla 1,).

$\dot{M}O_2$ AL INTERIOR DEL GRUPO SEMI CAUTIVERIO Y SU SENSITIVIDAD A LA TEMPERATURA.

Los individuos del grupo SC presentaron diferencias significativas del $\dot{M}O_2$ entre las temperaturas de 15°C y 25°C ($F=2.581$; $gol= 4,215$ $p=<0.001$) (figura 2b), Los individuos del grupo SC presentaron diferencias significativas del $\dot{M}O_2$ entre las temperaturas de 20°C a 25°C ($F=2.581$; $g,l= 4,215$) El Q_{10} de 15°C a 25°C sobre el $\dot{M}O_2$ de los individuos del grupo SC tiene un valor de 1.4 (figura 2e, tabla 1).

$\dot{M}O_2$ AL INTERIOR DEL GRUPO CAUTIVERIO Y SU SENSITIVIDAD A LA TEMPERATURA

Los individuos del grupo C presentaron diferencias significativas del $\dot{M}O_2$ entre las temperaturas de 15° C y 20° C (F= 2.581; g,l= 4,215 y p=<0.001) (figura 2c), así mismo entre las temperaturas de 15° C y 25° C (F= 2.581; g,l= 4,215 y p=<0.001) y entre 20° C y 25° C (F= 2.581; g,l= 4,215 p= < 0.001). El Q_{10} de 15°C a 25°C sobre el $\dot{M}O_2$ de los individuos del grupo C tiene un valor de 1.9 (figura 2f, tabla 1).

Tabla 1. Q_{10} 15°-25°C PARA EL $\dot{M}O_2$ POR TIPO DE CAUTIVERIO.

Grupo	$\bar{x} \dot{M}O_2 \mu\text{mol O}_2/\text{g/h}$		$Q_{10} 15^\circ\text{C} - 25^\circ\text{C}$
	15 °C	25 °C	
Silvestre	7.2	13.4	1.9
Semi cautiverio	10.1	14.2	1.4
Cautiverio	7.8	14.9	1.9

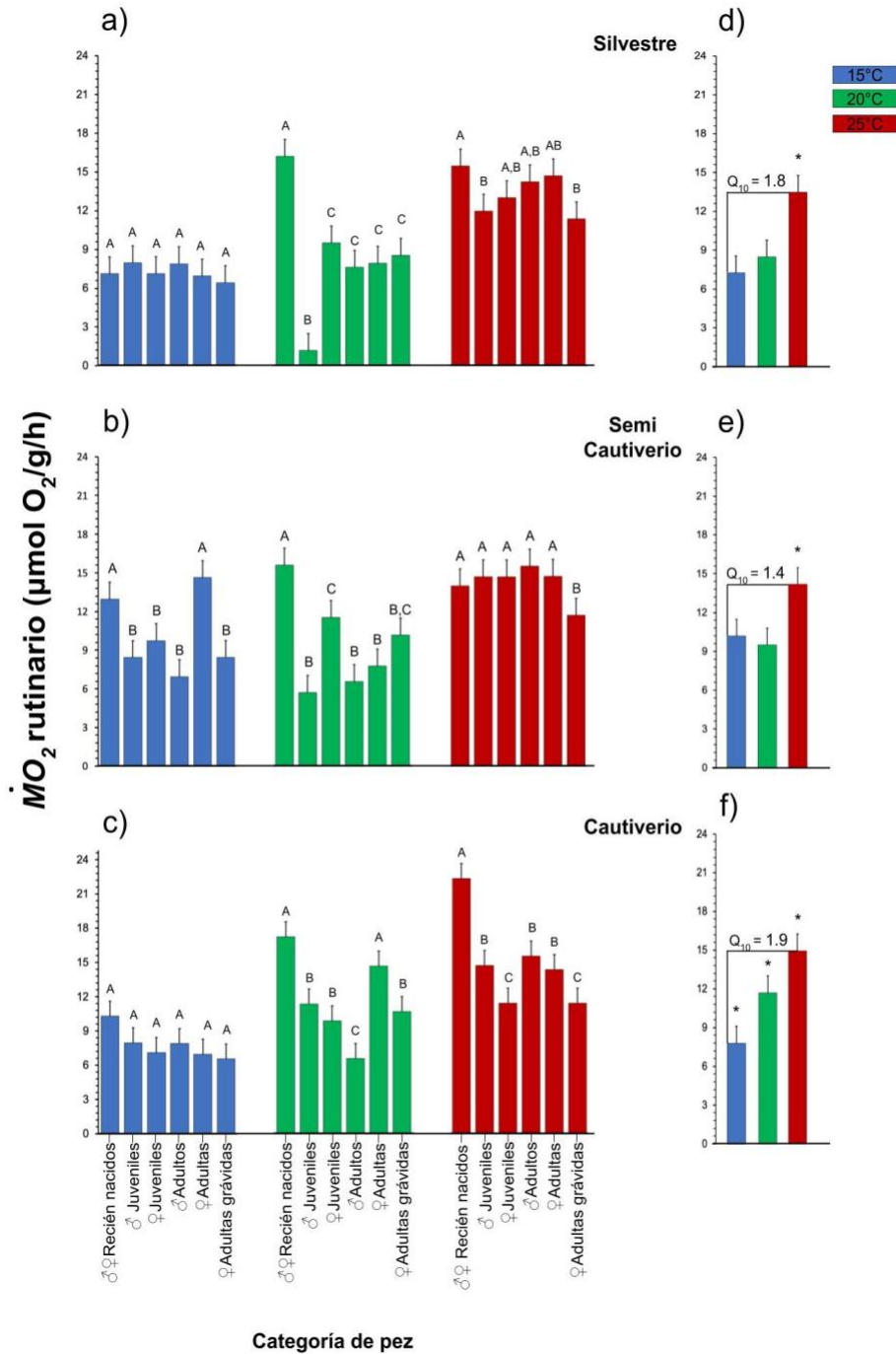


Figura 2. $\dot{M}O_2$ de *G. multiradiatus* entre el tipo de cautiverio. Se muestran las diferencias entre los grupos y dentro de los grupos en las temperaturas 15, 20 y 25°C. Las medias semuestran en el límite superior de la barra y el error estándar son el límite superior del bigote. Las letras sobre las barras muestran diferencias significativas dentro de los grupos de las tres temperaturas. El valor del Q_{10} muestra la sensibilidad del consumo de oxígeno en el

cambio de temperatura de 15°C a 25°C. a) Representa al grupo silvestre, b) al grupo semicautiverio y c) al grupo cautiverio; d), e) y f) muestran las medias globales del $\dot{M}O_2$ por temperatura y el Q_{10} respectivamente.

$\dot{M}O_2$ Y CATEGORÍA DE PEZ (SEXO Y ESTADO DE DESARROLLO) EXPUESTO A DIFERENTES TEMPERATURAS

CATEGORÍA DE PEZ (SEXO Y ESTADO DE DESARROLLO)

El $\dot{M}O_2$ presentó diferencias estadísticamente significativas entre las categorías de pez del presente estudio (ver metodología) ($F= 14.355$; $g,l= 5,215$; $p<0.001$). Los recién nacidos presentaron el mayor $\dot{M}O_2$ con un valor medio de $14.5\pm 0.5 \mu\text{mol O}_2/\text{g/h}$, contrario a los machos juveniles y las hembras grávidas quienes mostraron los $\dot{M}O_2$ más bajos con los valores medios 9.3 ± 0.5 y $9.4\pm 0.5 \mu\text{mol O}_2/\text{g/h}$.

$\dot{M}O_2$ Y LA INTERACCIÓN POR CATEGORÍA DE PEZ A DIFERENTES TEMPERATURAS

Como patrón general se observa que el $\dot{M}O_2$ entre todos los tipos de cautiverio es muy homogéneo a 15°C y 25°C, que son las temperaturas que se pueden considerar como estresantes (figura 2-a,b,c y tablas 2,3,4). Todos los grupos de cautiverio presentan la variación máxima entre sexos y estados de desarrollo a 20°C, esta temperatura es muy cercana a la temperatura preferida y permite diferenciar particularidades para el sexo y el estado de desarrollo. En el grupo S a 15 °C, los machos juveniles presentaron el $\dot{M}O_2$ más alto con un valor medio de $7.9\pm 1.2 \mu\text{mol O}_2/\text{g/h}$ mientras que las hembras adultas grávidas presentaron el $\dot{M}O_2$ más bajo con un valor medio de $6.4\pm 1.3 \mu\text{mol O}_2/\text{g/h}$ (Figura 2a y tabla 2).

En el grupo S a 20°C, los recién nacidos presentaron el $\dot{M}O_2$ más alto con un valor medio de $16.2 \pm 2.1 \mu\text{mol O}_2/\text{g/h}$, los machos juveniles presentaron el $\dot{M}O_2$ más bajo con un valor medio de $1.1 \pm 0.07 \mu\text{mol O}_2/\text{g/h}$ (figura 2a y tabla 2). A 25°C, los recién nacidos presentaron el $\dot{M}O_2$ más alto con un valor medio de $15.4 \pm 2.1 \mu\text{mol O}_2/\text{g/h}$, las hembras adultas grávidas presentaron el $\dot{M}O_2$ más bajo con un valor medio de $8.4.1 \pm 3.0 \mu\text{mol O}_2/\text{g/h}$ (figura 2a y tabla 2).

En el grupo SC a 15°C, los recién nacidos presentaron el $\dot{M}O_2$ más alto con un valor medio de $12.9 \pm 1.9 \mu\text{mol O}_2/\text{g/h}$, los machos adultos presentaron el $\dot{M}O_2$ más bajo con un valor medio de $6.9 \pm 0.7 \mu\text{mol O}_2/\text{g/h}$ (figura 2b y tabla 3). A 20°C, los recién nacidos presentaron el $\dot{M}O_2$ más alto con un valor medio de $15.5 \pm 1.9 \mu\text{mol O}_2/\text{g/h}$, los machos juveniles presentaron el $\dot{M}O_2$ más bajo con un valor medio de $5.6 \pm 1.4 \mu\text{mol O}_2/\text{g/h}$ (figura 2b y tabla 3). A 25°C, las hembras adultas presentaron el $\dot{M}O_2$ más alto con un valor medio de $14.7 \pm 0.9 \mu\text{mol O}_2/\text{g/h}$, las hembras adultas grávidas presentaron el $\dot{M}O_2$ más bajo con un valor medio de $11.6 \pm 1.0 \mu\text{mol O}_2/\text{g/h}$ (figura 2c y tabla 4).

Por otro lado, en el grupo C a 15°C, los recién nacidos presentaron el $\dot{M}O_2$ más alto con un valor medio de $10.3 \pm 0.4 \mu\text{mol O}_2/\text{g/h}$, las hembras adultas grávidas presentaron el $\dot{M}O_2$ más bajo con un valor medio de $6.5 \pm 0.5 \mu\text{mol O}_2/\text{g/h}$ (figura 2c y tabla 4). Mientras que, a 20°C, los recién nacidos presentaron el $\dot{M}O_2$ más alto con un valor medio de $17.1 \pm 1.4 \mu\text{mol O}_2/\text{g/h}$, los machos adultos presentaron el $\dot{M}O_2$ más bajo con un valor medio de $6.5 \pm 0.4 \mu\text{mol O}_2/\text{g/h}$ (figura 2c y tabla 4). A 25°C, los recién nacidos presentaron el $\dot{M}O_2$ más alto con un valor medio de 22.2 ± 2.6

$\mu\text{mol O}_2/\text{g/h}$, las hembras juveniles y hembras adultas grávidas, ambas presentaron $\dot{M}\text{O}_2$ más bajo con un valor medio de $11.3 \pm 0.19 \mu\text{mol O}_2/\text{g/h}$ (figura 2c y tabla 4).

TABLA 2. CONSUMO DE OXÍGENO ($\mu\text{mol O}_2/\text{g/h}$) DE *Girardinichthys multiradiatus* DEL GRUPO SILVESTRE

CATEGORÍA DE PEZ	Temperatura								
	15°C			20°C			25°C		
	n	$\bar{x} \pm \text{S.E}$	Intervalo	n	$\bar{x} \pm \text{S.E}$	Intervalo	n	$\bar{x} \pm \text{S.E}$	Intervalo
Recién nacidos	4	7.1±2.2	0.8-11.3	4	16.2±2.1	9.8-19.0	4	15.4±2.1	19.6-11.3
Machos juveniles	4	7.9±1.2	5.4-11.2	4	1.1±0.07	1.08-1.3	4	11.9±0.1	11.4-12.2
Hembras juveniles	4	7.1±0.4	6.1-8.5	4	9.5±0.5	8.2-11.0	4	13.01±1.3	10.4-16.2
Machos adultos	4	7.9±0.7	6.0-9.5	4	7.6±0.7	6.6-9.6	4	14.2±1.0	11.9-16.0
Hembras adultas	4	6.9±0.7	5.1-8.6	4	7.9±0.9	5.6-9.3	4	14.7±0.8	13.0-16.4
Hembras adultas grávidas	4	6.4±1.3	5.1-10.5	4	8.5±1.6	5.4-12.8	4	8.4±3.01	4.7-17.5

TABLA 3. CONSUMO DE OXÍGENO ($\mu\text{mol O}_2/\text{g/h}$) DE *Girardinichthys multiradiatus* DEL GRUPO SEMI CAUTIVERIO

CATEGORÍA DE PEZ	Temperatura								
	15°C			20°C			25°C		
	n	$\bar{x} \pm \text{S.E}$	Intervalo	n	$\bar{x} \pm \text{S.E}$	Intervalo	n	$\bar{x} \pm \text{S.E}$	Intervalo
Recién nacidos	4	12.9±1.9	9.6-18.5	4	15.5±1.9	10.1-19.0	4	13.9±0.8	11.9-15.6
Machos juveniles	4	8.4±1.1	5.4-11.2	4	5.6±1.4	1.3-7.1	4	14.6±1.8	11.4-19.8
Hembras juveniles	4	9.7±1.6	7.5-14.5	4	11.5±1.0	9.0-13.2	4	14.6±0.4	13.8-14.6
Machos adultos	4	6.9±0.7	5.1-8.6	4	6.5±0.4	5.6-7.4	4	15.5±0.2	14.8-16.2
Hembras adultas	4	14.6±1.2	11.2-17.3	4	7.7±0.6	6.5-9.4	4	14.7±0.9	12.8-16.4
Hembras adultas grávidas	4	8.4±3.0	4.7-17.5	4	10.1±1.2	7.7-12.6	4	11.6±1.0	9.9-12.0

TABLA 4. CONSUMO DE OXÍGENO ($\mu\text{mol O}_2/\text{g/h}$) DE *Girardinichthys multiradiatus* DEL GRUPO CAUTIVERIO

CATEGORÍA DE PEZ	Temperatura								
	15°C			20°C			25°C		
	n	$\bar{x} \pm \text{S.E.}$	Intervalo	n	$\bar{x} \pm \text{S.E.}$	Intervalo	n	$\bar{x} \pm \text{S.E.}$	Intervalo
Recién nacidos	4	10.3±0.4	9.3-11.3	4	17.1±1.4	15.1-21.3	4	22.2±2.6	14.4-24.2
Machos juveniles	4	7.9±1.2	5.4-8.1	4	11.3±0.6	9.4-12.5	4	14.6±1.8	11.4-19.8
Hembras juveniles	4	7.1±0.4	6.1-8.5	4	9.8±0.5	8.5-11.0	4	11.3±1.9	8.4-16.9
Machos adultos	4	7.9±0.7	6.0-9.5	4	6.5±0.4	5.6-7.4	4	15.5±0.2	14.8-16.2
Hembras adultas	4	6.9±0.7	5.1-8.6	4	14.6±1.2	11.2-17.3	4	14.3±0.6	13.2-15.4
Hembras adultas grávidas	4	6.5±0.5	5.7-7.9	4	10.6±1.0	7.7-12.6	4	11.3±1.9	8.7-16.9

TOLERANCIA A LA HIPOXIA DE G. MULTIRADITUS Y SENSITIVIDAD TÉRMICA ENTRE TIPO DE CAUTIVERIO

P_{crit} Y SENSITIVIDAD A LA TEMPERATURA

El P_{crit} presento diferencias estadísticamente significativas entre las tres temperaturas 15°, 20° y 25 ° C ($F= 42.129$; $g,l= 2,215$; $p=<0.001$) (Figuras 3 d,e,f y tablas 6,7,8). De forma global el P_{crit} más bajo fue a 20 ° C con un valor medio de 4.5 ± 0.3 kPa y el mayor a 15 ° C con un valor medio de 9.2 ± 0.3 kPa (figuras 3 d,e,f y tablas 6,7,8). Los peces sometidos a 25°C mostraron la mayor tolerancia a la hipoxia; por el contrario, los peces sometidos a 15°C fueron menos tolerantes a la hipoxia.

Hubo diferencias significativas entre 15° C y 20° C ($F=42.129$, $g,l=2, 215$, $p<0.001$) y entre 15° C a 25° C ($F=42.129$, $g,l=2, 215$ y $p<0.001$) ver figuras 3-d,e y f).

En cuanto al Q_{10} este fue muy similar entre los grupos S y SC siendo el más alto el de C (figura 3 gráficas d, e y f; tabla 5).

EFEECTO DEL TIPO DE CAUTIVERIO

El P_{crit} presentó diferencias estadísticamente significativas entre los tres grupos de estudio ($F= 5.972$; $g,l= 2,215$; $p=0.003$). El grupo SC presentó el P_{crit} más bajo con un valor medio de 5.6 ± 0.3 kPa (figura 2 b, tabla 7). Mientras que el grupo C presentó el valor más alto de P_{crit} con el valor medio 7.0 ± 0.3 kPa (figura 2 c y tabla 8). De manera global el grupo de SC sería el más tolerante a la hipoxia.

Las diferencias estadísticamente significativas fueron entre los tipos de cautiverio: S y SC ($F=5.972$, $g,l=2, 215$ y $p=0.049$) (figuras 2 a, b y tablas 6 y 7). También entre el grupo SC y C ($F=5.972$, $g,l=2,215$ y $p=0.002$) (figura 2 b, c y tablas 7 y 8).

INTERACCIÓN DEL TIPO DE CAUTIVERIO Y TEMPERATURA EN LA TOLERANCIA A LA HIPOXIA

El P_{crit} es afectado significativamente por la interacción de los tipos de cautiverio y temperatura ($F=4.15$; $g,l= 4,215$; $p=0.0000$) véase (Figura 3-a,b,c y tablas 6,7,8). De esta interacción se interpreta que el grupo S mostró el P_{crit} más bajo con un valor medio de 4.5 ± 0.3 kPa a 20° C (figura 3a y tabla 6), este sería el grupo más tolerante a la hipoxia. Sin embargo, mostró el P_{crit} más alto con un valor medio de 9.2 ± 0.3 kPa a 15° C. Este grupo sería el menos tolerante a la hipoxia

(figura 3 a y tabla 6). Este grupo S en promedio presenta la variación mas alta en el P_{crit} (figura 3a y tabla 6) por lo que seria el mas más plástico por efecto de la temperatura.

TOLERANCIA A LA HIPOXIA Y SENSITIVIDAD A LA TEMPERATURA DEL GRUPO SILVESTRE

Los individuos del grupo S presentaron diferencias significativas en el P_{crit} entre las temperaturas de 15° C y 20 °C y 25°C ($F=4.15$, $g,l=4,215$ y $p=0.0000$) véanse figura 3a y tabla 6.

Por otro lado, el Q_{10} de 15°C a 25°C sobre la tolerancia a la hipoxia de los individuos del grupo S tiene un valor de 0.6, veáanse (figura 3 d y tabla 5).

TOLERANCIA A LA HIPOXIA Y SENSITIVIDAD A LA TEMPERATURA DEL GRUPO SEMI CAUTIVERIO

Los individuos del grupo SC presentaron diferencias significativas en el P_{crit} entre las temperaturas de 15° C, 20° C y 25°C (4.15 , $g,l=4,215$ y $p=0.0000$) (figura 3b y tabla 7). El Q_{10} de 15°C a 25°C sobre la tolerancia a la hipoxia de los individuos del grupo SC tiene un valor de 0.6 (figura 3 e y tabla 5).

TOLERANCIA A LA HIPOXIA Y COEFICIENTE DE TEMPERATURA DEL GRUPO CAUTIVERIO A 15°, 20° Y 25° C

Los individuos del grupo C presentaron diferencias significativas en el P_{crit} entre las temperaturas de 15° C y 20° C ($p=0.000$) (figura 3f y tabla 8). Además, el Q_{10} de 15°C a 25 °C sobre la tolerancia a la hipoxia de los individuos del grupo cautiverio tiene un valor de 0.7 (figura 3f y tabla 5).

TABLA 5. Q_{10} 15°C-25°C PARA EL P_{CRIT} POR GRUPOS.

Grupo	P_{crit} (kPa)		Q_{10} 15°C - 25°C
	15 °C	25 °C	
Silvestre	9.2	5.8	0.6
Semi cautiverio	7.3	4.5	0.6
Cautiverio	9.3	6.6	0.7

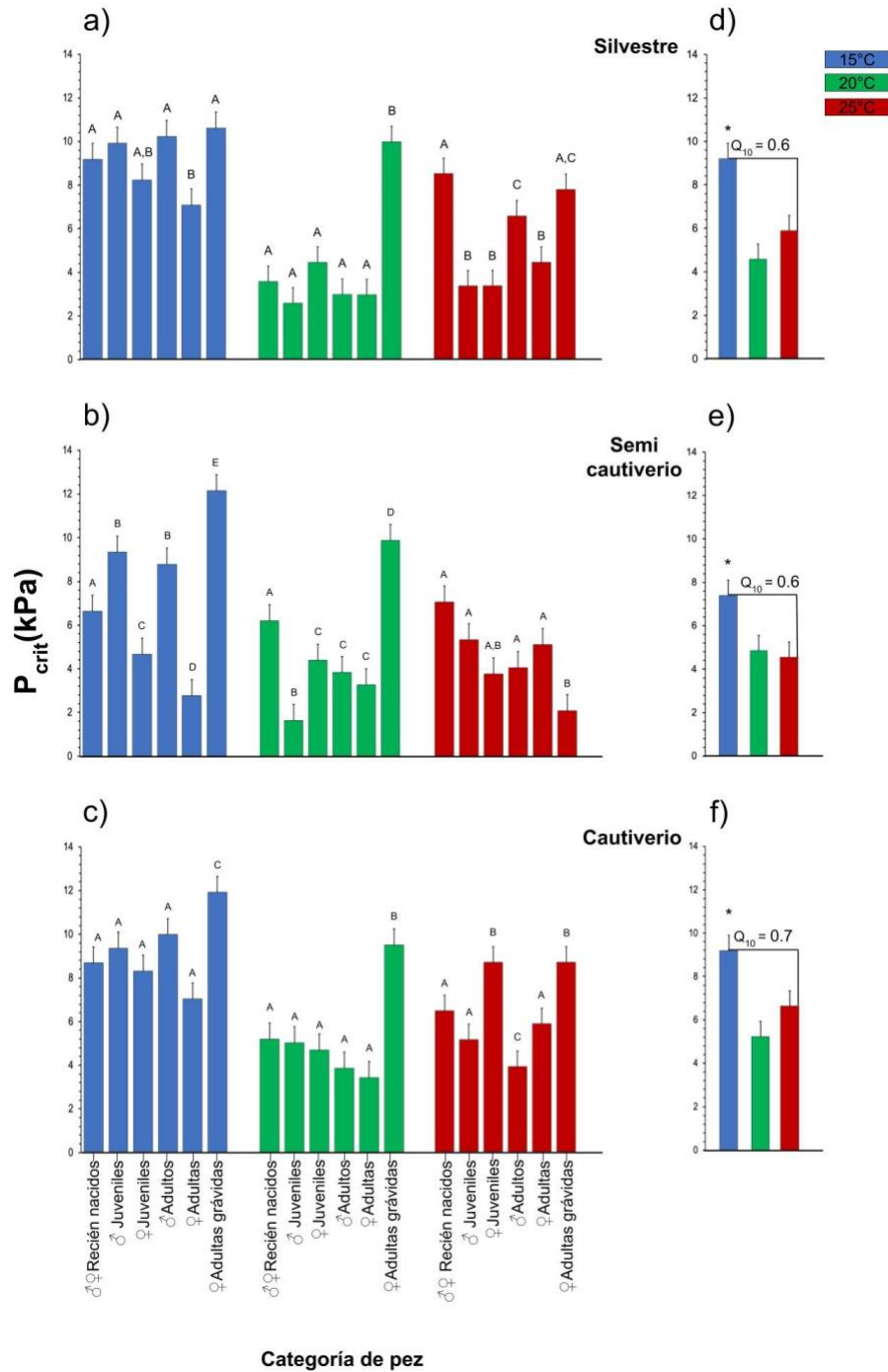


Figura 3. Tolerancia a la hipoxia P_{crit} de *G. multiradiatus* entre diferentes tipos de cautiverio y diferentes temperaturas. Las medias de cada grupo se muestran con el límite superior de cada barra y el error con el límite superior del bigote. Las letras diferentes muestran diferencias significativas entre y dentro de los tipos de cautiverio en las tres temperaturas. Las letras entre paréntesis representan: a) grupo silvestre, b) grupo semi cautiverio, c) grupo cautiverio, d), e) y f) las medias globales por temperatura y Q_{10} por tipo de cautiverio respectivamente; el * indica el grupo que presentó diferencias significativas con respecto al de 20°C.

P_{CRIT} Y CATEGORÍA DE PEZ (SEXO Y ESTADO DE DESARROLLO) EXPUESTO A DIFERENTES TEMPERATURAS

CATEGORÍA DE PEZ (SEXO Y ESTADO DE DESARROLLO)

El P_{crit} presento diferencias estadísticamente significativas entre las categorías de pez del presente estudio (F= 24.174; g,l= 5,215; p=<0.001) (Figura 3a,b, c y tablas 6, 7, 8). Las machos juveniles presentan el P_{crit} más bajo con un valor medio de 1.6±1.2 kPa (figura 3b y tabla 7), mientras que las hembras adultas grávidas presentan el P_{crit} más alto con un valor medio de 12.1±0.5kPa (figura 3b y tabla 7).

P_{CRIT} Y LA INTERACCIÓN CATEGORÍA DE PEZ A DIFERENTES TEMPERATURAS

El P_{crit} es significativamente afectado por la interacción de los factores categorías de pez y temperaturas (F= 7.583; g,l= 10,215; p=<0.001) véanse figuras 3a,b,c y tablas 6,7,8. Los grupos S y C presentaron la variación máxima entre sexos y estados de desarrollo a 25°C, una temperatura estresante que aumenta el P_{crit}, donde se distinguen diferencias para el sexo y estado desarrollo. Los machos juveniles del grupo SC expuestos a 20° C presentaron P_{crit} más bajo con un valor medio de 1.6±1.2 kPa. (figura 2b y tabla 7). Las hembras adultas grávidas del grupoSC expuestas a 15°C presentaron el P_{crit} más alto con un valor medio de 12.1±0.5 kPa (figura 2b y tabla 7).

En el grupo S a 15°C, las hembras adultas presentaron el P_{crit} más bajo con un valor medio de 7.0 ± 0.2 kPa, las hembras adultas grávidas presentaron el P_{crit} más alto con un valor medio de 10.6 ± 0.8 kPa véanse Figura 3a y tabla 6. A 20°C, los machos juveniles presentaron el P_{crit} más bajo con un valor medio de 2.6 ± 0.3 kPa, las hembras adultas grávidas presentaron P_{crit} más alto con un valor medio de 10.3 ± 1.4 kPa (figura 3a y tabla 6). A 25°C, los machos juveniles presentaron el P_{crit} más bajo con un valor medio de 3.4 ± 0.6 kPa, las hembras adultas grávidas presentaron el P_{crit} más alto con un valor medio de 8.8 ± 0.2 kPa (figura 3a y tabla 6).

En el grupo SC a 15°C, las hembras adultas presentaron el P_{crit} más bajo con un valor medio de 2.7 ± 0.3 kPa, las hembras adultas grávidas presentaron el P_{crit} más alto con un valor medio de 12.1 ± 0.5 kPa (figura 3b y tabla 7). A 20°C, los machos juveniles presentaron el P_{crit} más bajo con un valor medio de 1.6 ± 1.2 kPa, las hembras grávidas adultas presentaron el P_{crit} más alto con un valor medio de 9.8 ± 0.8 kPa (figura 3b y tabla 7). A 25°C, las hembras adultas grávidas presentaron el P_{crit} más bajo con un valor medio de 2.0 ± 0.2 kPa, los recién nacidos 7.0 ± 0.2 kPa presentaron el P_{crit} más alto con un valor medio de 11.9 ± 0.2 kPa (figura 3b y tabla 7).

En el grupo C a 15°C, las hembras adultas presentaron el P_{crit} más bajo con un valor medio de 7.0 ± 0.1 kPa, las hembras grávidas adultas presentaron el P_{crit} más alto con un valor medio de 11.9 ± 0.2 kPa (figura 3c y tabla 8). A 20°C, las hembras adultas presentaron el P_{crit} más bajo con un valor medio de 3.4 ± 0.1 kPa, las hembras grávidas adultas presentaron el P_{crit} más alto con un valor medio de

9.4±0.1 kPa (figura 3c y tabla 8). A 15°C, los machos adultos presentaron el P_{crit} más bajo con un valor medio de 4.0±0.2 kPa, las hembras grávidas adultas presentaron el P_{crit} más alto con un valor medio de 8.9±2.5 kPa (figura 3c y tabla 8).

TABLA 6. TOLERANCIA A LA HIPOXIA (kPa) DE *Girardinichthys multiradiatus* DEL GRUPO SILVESTRE

CATEGORÍA DE PEZ	Temperatura								
	15°C			20°C			25°C		
	n	$\bar{x} \pm S.E$	Intervalo	n	$\bar{x} \pm S.E$	Intervalo	n	$\bar{x} \pm S.E$	Intervalo
Recién nacidos	4	9.1±0.09	8.9-9.4	4	3.7±0.2	3.2-4.2	4	8.8±0.7	7.04-10.4
Machos juveniles	4	9.9±0.4	9.1-11.03	4	2.6±0.3	2.1-3.5	4	3.4±0.6	1.7-4.2
Hembras juveniles	4	8.2±0.4	7.3-9.5	4	4.6±0.3	3.8-5.5	4	3.4±0.4	2.0-4.3
Machos adultos	4	10.2±0.3	9.1-10.8	4	3.0±0.4	2.8-3.4	4	6.8±0.2	6.3-7.4
Hembras adultas	4	7.0±0.2	6.5-7.6	4	3.0±0.3	2.3-3.5	4	4.6±0.4	3.4-5.4
Hembras adultas grávidas	4	10.6±0.8	9.3-12.8	4	10.3±1.4	7.4-12.3	4	8.0±0.2	8.8-7.4

TABLA 7. TOLERANCIA A LA HIPOXIA (kPa) DE *Girardinichthys multiradiatus* DEL GRUPO SEMI CAUTIVERIO

CATEGORÍA DE PEZ	Temperatura								
	15°C			20°C			25°C		
	n	$\bar{x} \pm S.E$	Intervalo	n	$\bar{x} \pm S.E$	Intervalo	n	$\bar{x} \pm S.E$	Intervalo
Recién nacidos	4	6.6±1.3	4.4-10.4	4	6.1±0.4	5.2-7.2	4	7.0±0.2	6.4-7.4
Machos juveniles	4	9.3±0.3	8.8-10.2	4	1.6±1.2	0.9-2.6	4	5.3±0.5	3.8-6.2
Hembras juveniles	4	4.6±0.3	3.8-5.6	4	4.3±0.2	3.6-4.8	4	3.7±0.5	2.08-4.6
Machos adultos	4	8.7±0.3	7.9-9.6	4	3.8±0.1	3.4-4.1	4	4.0±0.2	4.5-3.5
Hembras adultas	4	2.7±0.3	2.01-3.4	4	3.2±0.3	2.5-3.9	4	5.0±0.2	4.7-5.6

Hembras adultas grávidas	4	12.1±0.5	10.4-12.9	4	9.8±0.8	8.0-11.9	4	2.0±0.2	1.5-2.4
---------------------------------	---	----------	-----------	---	---------	----------	---	---------	---------

TABLA 8. TOLERANCIA A LA HIPOXIA (kPa) DE *Girardinichthys multiradiatus* DEL GRUPO CAUTIVERIO

CATEGORÍA DE PEZ	Temperatura								
	15°C			20°C			25°C		
	n	$\bar{x} \pm S.E$	Intervalo	n	$\bar{x} \pm S.E$	Intervalo	n	$\bar{x} \pm S.E$	Intervalo
Recién nacidos	4	8.6±1.9	4.1-13.7	4	5.1±0.2	4.3-5.6	4	6.6±0.4	6.1-7.9
Machos juveniles	4	9.3±0.7	8.1-11.0	4	4.9±0.2	4.6-5.6	4	5.3±0.5	3.6-6.2
Hembras juveniles	4	8.3±0.5	7.3-9.5	4	4.6±0.3	3.8-5.6	4	8.9±2.5	4.8-13.9
Machos adultos	4	9.9±0.5	9.1-11.5	4	3.8±0.1	3.4-4.1	4	4.0±0.2	4.0±0.2
Hembras adultas	4	7.0±0.1	6.6-7.2	4	3.4±0.6	1.8-4.8	4	6.0±0.6	4.7-7.3
Hembras adultas grávidas	4	11.9±0.2	11.3-12.3	4	9.4±0.1	8.9-9.8	4	8.9±2.5	4.3-12.8

DISCUSIÓN

TEMPERATURA PREFERIDA DE *G. MULTIRADIATUS*

La temperatura preferida de *G. multiradiatus* fue determinada usando la media global de los datos de las dos poblaciones empleadas (ver metodología), el valor de la temperatura preferida de la especie es de 20.7°C±3.3 (figura 1). Demostrando que la especie no puede considerarse una especie de agua cálida o tropical (24 a 28°C, Herbert *et al.*, 2010), sino que su preferencia tiende más a lo frío (Morgan & Metcalfe, 2001). Fry (1947), menciona que la temperatura preferida

es aquella en la que el animal gravitará (se mantendrá estable en un solo punto) dentro del gradiente térmico sin tener influencia de su historia térmica previa. Este tipo de temperatura preferida es conocida como temperatura aguda preferida por que se mide dentro de un intervalo de tiempo de dos horas o menos (Morgan & Metcalfe, 2001). Los organismos ectotermos están altamente influenciados por la temperatura ambiental, cuando la temperatura no es la ideal, los organismos emplean la termorregulación conductual moviéndose para buscar y seleccionar los mejores sitios dentro del intervalo de temperatura disponible, es decir, son aquellos microhábitats en los cuales los organismos se congregan manteniendo homeostasis fisiológica (Noyola *et al.*, 2012).

En el estudio realizado por Fangue *et al* (2009), menciona que la temperatura preferida de *Fundulus heteroclitus* fue independiente de la temperatura de aclimatación previa. Lo cual sugiere que *G. multiradiatus* tiene una temperatura preferida independientemente a la temperatura a la que fue expuesta previamente dentro de su periodo de aclimatación. Específicamente, en el grupo S no es posible saber la fluctuación de temperatura a la que los individuos fueron pre expuestos. Aun así, su temperatura preferida, no fue diferente al grupo en SC y aunque significativa no muy distante del grupo C. La misma independencia de la temperatura de aclimatación ha sido reportada para otras especies como *G. holbrooki* cuya temperatura preferida es 35°C (Pyke, 2005); *Cyprinus carpio* con una temperatura preferida de 32°C (Pitt *et al.*, 1956); *Oncorhynchus mykiss* 16.1°C (Schurmann *et al.*, 1991); *Gasterosteus aculeatus* 15.2°C (Smirnov & Smirnova, 2019).

La temperatura preferida en ambientes normóxicos corresponde a una temperatura donde el organismo podrá llevar a cabo y de manera eficiente sus funciones fisiológicas como: reacciones bioquímicas, tener adecuadas tasas de alimentación, crecimiento, tasas metabólicas, velocidad de nado, reproducción (Fangue *et al.*, 2009). También, esta temperatura preferida influye en la composición como la estructura de las enzimas y proteínas, estructura de las membranas, la regulación ácido base y el balance osmótico de las células (Schurmann & Steffensen, 1992). Sin embargo, la elección de la temperatura preferida puede ser distinta de un ambiente a otro, pero sin ser muy diferente hablando a nivel especie, los peces al vivir en zonas muy heterogéneas con respecto a la temperatura tienen a seleccionar una temperatura que les permitirá ser eficiente en ese momento y tiempo en relación con sus funciones fisiológicas (Díaz *et al.*, 2007).

Un estudio previo realizado por Garduño *et al.*, (2019) reportó que la temperatura media anual de los bordos Ex Hacienda y San Elías es de $17.7 \pm 0.03^{\circ}\text{C}$ y $18.9 \pm 0.01^{\circ}\text{C}$. Estos valores representan una clara influencia de las condiciones abióticas del ambiente sobre el factor temperatura preferida de la especie. De igual manera los datos en el presente estudio indican que los individuos de Ex Hacienda del grupo C prefieren la temperatura más fría mientras que los individuos del grupo S prefieren una temperatura más cálida $21 \pm 2.8^{\circ}\text{C}$. Siendo lo opuesto a lo reportado para el bordo, el ambiente de ambos bordos es en promedio de 2°C a 3°C más bajo de lo preferido, esto sugiere que los peces están en constante estrés térmico hacia lo frío. En temperaturas frías el gasto energético fisiológico es menor. (Figura1). Por otro lado, los individuos de la población San Elías del grupo SC prefieren la

temperatura más cálida. La búsqueda de temperaturas cálidas involucra mayor gasto energético en las épocas del año en que el agua está por debajo de los 20°C. Esto puede explicarse porque estos peces han sido más tolerantes térmicamente al cambio del ciclo hidrológico en el Alto Lerma (Maderrey y Jimenez, 2000) a diferencia de otros peces que se han extinguido o están muy amenazados en esta misma zona (Mendez- Sanchez *et al.*, 2002).

Estas diferencias en la temperatura están relacionadas con el actual impacto del cambio climático ocasionando afección directa en la biodiversidad (Maderrey y Jimenez, 2000), además, el disturbio antropogénico, la urbanización, la mala pesca, cambio en el uso del suelo y agua, así como la invasión de especies exóticas provocan que las poblaciones comiencen a experimentar cambios extremos en la fisiología. Los efectos de estos factores no solo se han reportado en la temperatura, también en la conductividad, pH, TDS (total de sólidos disueltos), transparencia, profundidad, salinidad, PO₂ (presión parcial de oxígeno), también otras especies pertenecientes a la zona alta del Río Lerma, experimentan estos cambios (Lyons *et al.*, 2000; Mendez- Sanchez *et al.*, 2002; Pérez-Guerra, 2017; Garduño *et al.*, 2019; Cedeño y Torres, 2013; Méndez- Arzate, 2016).

La altitud es otro factor muy importante en la variación de temperatura en los ecosistemas, *G. multiradiatus* es una especie endémica de la Cuenca Alta del Río Lerma y las poblaciones del estudio se distribuyen en altitudes a partir de los 2600 msnm (Garduño *et al.*, 2019). Esto impone una limitante en el oxígeno en el aire y disuelto en el agua (15 kPa de presión parcial de oxígeno), 25% menos que a nivel del mar (21 kPa) (Altitude.org, 2020)

Los ambientes de elevadas altitudes han presentado cambios extremos en la temperatura, tendiendo a ser cada vez más fríos, o cada vez más calientes y esto también está relacionado con la latitud. Sin embargo, durante el último siglo la temperatura global en el planeta ha incrementado aproximadamente 0.75°C (Rangwala & Miller, 2012). Algunos estudios indican que las regiones montañosas presentan un ritmo de calentamiento más rápido, al menos en una época del año, que en las zonas de baja elevación, por ellos las condiciones abióticas se encuentran constantemente en oscilación (Rangwala & Miller, 2012; Zuckerman & Suski, 2016). Debido a estas modificaciones en la temperatura se ha observado que las especies que viven en zonas elevadas van cambiando su distribución biogeográfica (Rangwala & Miller, 2012), permitiéndoles encontrar temperaturas más acordes a sus necesidades fisiológicas (Calosi *et al.*, 2008).

EFEECTO DE LA TEMPERATURA SOBRE EL $\dot{M}O_2$

La temperatura presento un efecto significativo en las tasas metabólicas de los grupos. Todos los grupos de individuos a 25°C tuvieron un $\dot{M}O_2$ mayor (Ver figura 2 d,e,f) . Cuando la temperatura ambiental incrementa hay un gran efecto en la actividad y gasto energético conduciendo a cambios en la termorregulación del organismo o compensación fisiológica por mayor gasto energético (Auer, 2018). Las temperaturas elevadas aceleran muchos procesos fisiológicos como lo son un aumento en las reacciones bioquímicas y fisiológicas como: lo es el incremento de las tasas metabólicas (Rey *et al.*, 2015).

Lo mismo ha sido reportado y discutido por Lee *et al* (2003) mencionando que se ha encontrado la misma dependencia del incremento de temperatura y la aceleración en la tasa del $\dot{M}O_2$ en *Salmo trutta*, *Sarotherodon mossambicus*, *Micropterus salmoides*.

El incremento en el $\dot{M}O_2$ es la respuesta al incremento de temperatura, esto es una clara evidencia de un ajuste fisiológico para confrontar un cambio que esta dentro de un limite máximo de temperatura para la especie (Braeckman *et al.*, 2009).

G. multiradiatus mostro diferencias en la sensibilidad térmica en un rango de 15° a 25 ° C, el valor de Q_{10} en la tasa del $\dot{M}O_2$ es de 1.8. para el grupo S, el Q_{10} del grupo SC es de 1.4 y para el grupo C es de 1.9 (figura 2d,e,f). El Q_{10} más alto de los grupos S y C muestra una tendencia a cambios aparentes en la tasa del $\dot{M}O_2$, ya que estos valores se acercan a un valor de 2 (tabla 1). El coeficiente de temperatura se empleó para entender como una el consumo de oxígeno respondió ante un cambio de 10°C, con ello estimar el gasto energético que conlleva mantenerlo (Watson & Burgggren, 2016). Los valores de $Q_{10} = 1$ o menores indican que la característica o función es insensitiva al cambio de temperatura; mientras que un $Q_{10} = 2$ o mayor demuestran que la temperatura es causante de un estrés sobre cierta función, donde se da un gasto energético al doble o mayor dependiendo el valor del Q_{10} (Elshout *et al.*, 2013; Burggren *et al.*, 2019; Comunicación directa, Burggren, 2020).

En este estudio se reporta que el $\dot{M}O_2$ incrementa de 1.4 a 1.9 el valor de Q_{10} . En peces el valor de Q_{10} para el $\dot{M}O_2$ al incrementar 10°C la temperatura es

típicamente entre 1.5 y 2, siendo lo esperado en relación con el efecto que las reacciones bioquímicas presentan al incrementar la temperatura (McBryan,2013). Este incremento de la tasa rutinaria del $\dot{M}O_2$ también ha sido reportado en especies como en *Horabagrus brachysoma*, *Micropterus salmoides*. (Dalvi, *et al.*, 2009; Díaz *et al.*, 2007). Por lo que el grupo S y C mostraron un $\dot{M}O_2$ sensible al cambio de temperatura en el intervalo de 15°C a 20°C (figura 2- d,e,f).

VARIACIÓN DEL $\dot{M}O_2$ POR TIPO DE CAUTIVERIO

La evaluación del $\dot{M}O_2$ haciendo uso de la respirometría cerrada se usa como una forma indirecta de la medición de la tasa metabólica, al conocer el costo de energético del mantenimiento de un organismo. Inter poblacionalmente la especie presento diferencias estadísticamente significativas (figura 2a,b,c). El grupo S presento el $\dot{M}O_2$ más bajo a comparación de los grupos SC y C lo que podría reflejar un menor estrés respiratorio en este grupo y/o su capacidad de ajustarse a las condiciones de manipulación para esta medición (Burggren *et al.*, 2016). Otro aspecto que esta relacionado a su bajo consumo de oxígeno es el hecho de que el grupo proviene del su ambiente natural estuvo sometido a fluctuaciones de temperatura y tuvo una dieta esencial ya que este hábitat es más rico en abundancia de vegetación y con menor disturbio antropogénico (Gonzales, 2015; Pérez- Guerra, 2017). Por lo cual, una correcta alimentación influye en un mejor soporte fisiológico energéticamente hablando.

Los grupos SC y C presentan un $\dot{M}O_2$ muy similar entre ellas y más alto que el grupo S. Los animales que se encuentran en condiciones semi o totalmente

controladas y experimentaron menos cambios ambientales, lo cual resulta ser “no natural” y generar condiciones de estrés fisiológico reflejado en incremento de sus tasas metabólicas (Závorka *et al.*, 2018).

Una de las implicaciones de la alta montaña es la altitud, en Toluca la altitud es mayor a los 2400 msnm donde la presión parcial de oxígeno es un 75 % al nivel del mar, sin embargo, a pesar de esta baja $PO_2 = 15$ kPa, para los organismos es un ambiente normoxico, ya que han evolucionado bajo esas condiciones durante años. Por otra parte, los ecosistemas acuáticos tienden a volverse rápidamente hipóxicos ya que la difusión del oxígeno es más rápida en el aire que en el agua, además del consumo de oxígeno por la descomposición de la materia orgánica en los sistemas acuáticos, esto produce microhábitats hipóxicos o anóxicos en ciertas épocas del año cuando la temperatura aumenta. La oscilación en la temperatura afecta directamente la tolerancia a la hipoxia de las especies en dichas distribuciones (Garduño *et al.*, 2019; Burggren *et al.*, 2019).

VARIACIÓN DEL $\dot{M}O_2$ ENTRE CATEGORÍA DE PEZ (SEXO Y ESTADO DE DESARROLLO)

El estado de desarrollo y el sexo de la especie es otro factor relacionado con cambios sobre las tasas metabólicas, los organismos de tallas más pequeñas presentan tasas metabólicas más elevadas (Tomala *et al.*, 2014.), como lo sucedido con los recién nacidos de *G. multiradiatus*. Lo mismo ha sido reportado en el pez endémico de las amazonas *Colossoma macropomum*. Los animales más pequeños tienen una mayor superficie en relación con su volumen de tejido, los animales con un menor tamaño y estado de desarrollo requieren de más energía para continuar el proceso de desarrollo de un estado a otro, así como la diferenciación sexual externa, viéndose reflejado en un incremento del $\dot{M}O_2$ (Méndez & Burggren, 2016)

La diferenciación sexual entre machos y hembras de *G. multiradiatus* es muy notoria en sus características morfológicas externas, a nivel metabólico los machos juveniles del grupo S a 20° C (Tabla 2) y las hembras adultas de los tres grupos en estado grávido presentan el $\dot{M}O_2$ más bajo en las tres temperaturas a las que fueron expuestas (Tablas 2, 3, 4). El bajo $\dot{M}O_2$ de los machos juveniles puede deberse a dos factores: 1) un déficit nutricional el cual disminuye su $\dot{M}O_2$ para evitar un mayor gasto energético ante condiciones de falta nutricional; 2) El continuo crecimiento y cambio de estadio el cual pasar de juveniles a adultos representa un alto costo energético. Mientras que la viviparidad representa una ventaja de sobrevivencia para la descendencia, para la hembra en ese estado es un costo que involucra un gasto energético en la formación de la semi placenta, incremento de la ventilación, incremento de la osmoregulación, mayor riesgo a la prefación debido a la reducción de la movilidad. En la gestación la hembra provee de oxígeno a los embriones, a su vez debe tener un sistema eficiente que le permita responder a los requerimientos metabólicos de oxígeno de estos.

El bajo $\dot{M}O_2$ de hembras grávidas, en comparación con hembras no grávidas, expuestas a 25°C en todos los tipos de cautiverio, podría ser una estrategia similar a la “depresión metabólica” causada por el estrés térmico y preparación para la anaerobiosis (Vincent *et al.*, 2001). Bajar el metabolismo podría asegurar o incrementar la sobrevivencia de sus embriones en condiciones que

siempre van relacionadas “mayor temperatura – menor disponibilidad ambiental de oxígeno”, y esta relacionado con el incremento de la masa y superficie debido a la masa extra por parte de los embriones. También es bien sabido que bajo esta condición gestante el requerimiento de oxígeno por parte de la madre tiende a incrementar, esto ha sido reportado en especies como *Rhacochilus vacca* y *Embiotoca lateralis* con un incremento de la tasa metabólica en el estado grávido. Sin embargo, la disminución del $\dot{M}\dot{O}_2$ de las hembras grávidas de *G. multiradiatus* podría ser una estrategia relacionada directamente con la sobrevivencia que beneficia directamente a los descendientes (Chabot *et al.*, 2016; Timmerman & Chapman, 2003; Jorgensen *et al.*, 2016).

EFECTO DE LA TEMPERATURA SOBRE EL PCRIT

Los individuos que fueron expuestos a su temperatura preferida (20°C) presentaron un P_{crit} con un valor medio de 4.9 ± 0.3 kPa (figura 3- a, b ,c) este valor es cercano al reportado para la especie por Garduño *et al* (2019) con un valor medio de $(4.92\pm 0.19$ kPa). Soportando la evidencia de que 20°C es la temperatura preferida y que es una especie tolerante a la hipoxia. El bajo P_{crit} se asocia a mecanismos bien evolucionados como la superficie respiratoria, una característica que permite la difusión de oxígeno del ambiente hasta nivel mitocondrial, en este caso las branquias son una estructura que puede estar especializada para un mejor intercambio de oxígeno a nivel lamelar (Garduño *et al.*, 2019). Por otro lado, la tasa ventilatoria, regula la transferencia de los gases a los tejidos que sean necesarios (Timmerman & Chapman, 2003), dando lugar a cambios adecuados en la respiración y en el flujo sanguíneo permitiendo mantener las tasas de transferencia de oxígeno

para cumplir los requerimientos metabólicos de los individuos (Schurmann *et al.*, 1991).

Mientras que el bajar 5°C en la temperatura preferida aumenta el P_{crit} de *G. multiradiatus* siendo menos tolerante a la disminución de la PO_2 en el ambiente. Las temperaturas frías se asocian con bajas tasas metabólicas coincidentes con una mayor difusión de oxígeno. Las temperaturas bajas para peces como *O. mikys* y *Gadus morhua* representan una ventaja ya que al bajar la temperatura se exhibe una mejor respuesta branquial en la toma de oxígeno, aumentando el volumen ventilatorio, la afinidad del oxígeno por parte de la sangre ya que el pH de la sangre aumenta, la concentración de GTP y ATP en las células sanguíneas decrece ocasionando el aumento de la afinidad por el oxígeno. Para *G. multiradiatus* la disminución de la temperatura juega un rol negativo haciéndolos menos capaces de soportar ambientes hipóxicos, aunque a temperaturas bajas es menos probable un ambiente hipóxico. La temperatura corporal de los ectotermos es dependiente del ambiente, la tolerancia térmica varía de una especie a otra y depende de su biogeografía, además de relacionarse con la historia termal en la que la especie ha evolucionado (Rogers *et al.*, 2016); sin embargo, en este estudio la tolerancia térmica no fue medida. Las respuestas fisiológicas y de comportamiento por parte de los peces a la hipoxia y el cambio de temperaturas depende de la especie y las condiciones ambientales a las que se expone (Schurmann & Steffensen, 1992; Guderley, 2004).

Mientras que la temperatura aumentada 25°C provocó un incremento en el P_{crit} a un valor medio de 5.4 ± 0.1 relacionado directamente con una menor

tolerancia a la hipoxia a esta temperatura. Este aumento del P_{crit} debido al aumento de la temperatura, también ha sido reportado en otras especies como: *Lates calcarifer* Collins *et al* (2013), *Salmo salar* Barners *et al* (2011) & Remen *et al* (2013), *Cyprinus carpio* Ott *et al* (1980). Las temperaturas elevadas implican cambios fisiológicos como lo son el aumento del $\dot{M}O_2$, mayor gasto energético y la falta de este para eventos como crecimiento, alimentación y reproducción. El sistema circulatorio y ventilatorio reducen su capacidad en el mantenimiento de la demanda de oxígeno a diferentes estructuras (Rogers *et al.*, 2016).

TOLERANCIA A LA HIPOXIA ENTRE TIPOS DE CAUTIVERIO

Las diferencias presentadas entre tipos de cautiverio son un indicador de las diferencias ecológicas que se han enfrentado durante la vida o en generaciones previas. Claramente, las condiciones ecológicas cambian de un sitio a otro. Donde las especies van enfrentando ciertas variantes de temperatura, disponibilidad de oxígeno, tipo de dieta, e incluso competencia entre ellos mismos por espacio. Los micro hábitat con mayor número de individuos deben afrontar condiciones más decadentes en varios aspectos bióticos y abióticos (Noyola *et al.*, 2012). En el caso del grupo SC su alta tolerancia a la hipoxia se relaciona con las condiciones ecológicas a la cual los individuos han sido expuestos en una y por varias generaciones (Rogers *et al.*, 2016). Los estanques donde se propicio el tipo de SC, presenta variantes en el nivel de agua y temperatura, ya que el llenado de agua dentro de los estanques es dependiente de la disponibilidad de agua, y la temperatura se ve influenciada por la temperatura ambiental, ya que los estanques se encuentran expuestos a la luz solar (observación personal). En contraste, los

ambientes naturales, son altamente fluctuantes, siendo la temperatura la principal variable que es variante a lo largo del día en las diferentes temporadas del año (Noyola *et al.*, 2012).

García (2016) menciona que *Sphoeroides annulatus* al estar en condiciones de SC presento una mayor tolerancia a la hipoxia, relacionado a que su ambiente de aclimatación fluctuaba constantemente en temperatura, lo cual permitió que los individuos experimentaran mayores intervalos de temperatura, y con ello mejorando su tolerancia a las condiciones hipóxicas.

TOLERANCIA A LA HIPOXIA ENTRE DIFERENTES ESTADOS DE DESARROLLO Y SEXO

La variación en el P_{crit} entre los diferentes tipos de pez indica que las hembras adultas son tolerantes a niveles bajos de oxígeno en el ambiente en comparación con los machos adultos (tablas 6, 7 y 8). Pero no más tolerantes que los machos juveniles, mostrando que existe un claro dimorfismo sexual del P_{crit} .

En el caso de las hembras adultas la tolerancia a niveles bajos de oxígeno, permite una preparación fisiológica previa para cambios en la disponibilidad de oxígeno antes del estado grávido el cual representa un alto costo energético, esto puede ser una estrategia permitiendo mejorar sus funciones fisiológicas. Aún así, las hembras adultas grávidas son menos tolerantes a los ambientes hipóxicos, esto ha sido reportado también en especies como *Poecilia latipinna* debido a que el costo energético de ser vivíparo es muy alto, durante la gestación la demanda de oxígeno incrementa en un 27 % aproximadamente (Timmerman & Chapman, 2003).

Mientras que el valor bajo del P_{crit} que los machos juveniles exhiben estar relacionado a un bajo costo energético, ya que en el estado de desarrollo juvenil, los organismos masculinos que hacen cortejo se preparan energéticamente mediante mayor consumo de alimentos, disminuyen su distribución en ambientes cálidos para alcanzar un adecuado desempeño fisiológico durante el estado de desarrollo adulto y su energía se maximiza particularmente hacia la cuestión reproductiva, Dupont-Prinet *et al.*, (2013) realizó un estudio donde los machos juveniles de la especie *Reinhardtius hippoglossoides* presentan una alta tolerancia a la hipoxia y esta decrece en la adultos, debido a los gastos energéticos que comprenden la maduración de células sexuales para el proceso de reproducción. El incremento de la tolerancia a la hipoxia por parte de los juveniles esta relacionado a los cambios de estado ontogénico, ya que en el estado juvenil los organismos alcanzan una mejora en sus estructuras respiratorias (Chabot & Guénette 2018).

Un bajo valor del P_{crit} indica alta tolerancia a la hipoxia, es decir que la especie exhibe una buena capacidad de extraer el oxígeno y envió del mismo a los tejidos necesarios a pesar de una baja presión parcial de oxígeno ambiental (PO_2) (Rogers *et al.*, 2016). En este caso, los machos juveniles y las hembras adultas mostraron los valores medios más bajos del P_{crit} (figura 2b y tabla 7). Mientras que las hembras grávidas mostraron los valores medios mas altos del P_{crit} más altos siendo los individuos más vulnerables a la hipoxia, con excepción de las hembras adultas grávidas del grupo SC a 25 °C.

SENSITIVIDAD DEL CAMBIO DE TEMPERATURA DE 15°-25°C SOBRE EL $\dot{M}O_2$ Y TOLERANCIA A LA HIPOXIA DE *G. MULTIRADIATUS*

El valor de Q_{10} no mostro diferencias estadísticamente significativas en la sensibilidad a la tolerancia a la hipoxia por la temperatura en un rango de 15°C a 25°C. El valor del Q_{10} de la tolerancia a la hipoxia es de 0.63 para el grupo S, el Q_{10} del grupo SC es de 0.61 y para el grupo C es de 0.71 (tabla 5). Estos valores indican que la especie no presenta sensibilidad a un cambio de 10°C en el P_{crit} (Figura 3-d,e,f; tabla 5). Indicando que la tolerancia a la hipoxia cambia de 0.61 a 0.71 veces al incrementar la temperatura (dependiendo el grupo). Entre más alto sea el valor de Q_{10} más tolerante es el organismo a la hipoxia, tal y como fue reportado en *Gadus ogac* con un valor de 4.5 (Corkum & Gamper 2009). Por otra parte, el bajo valor del Q_{10} es un indicador de que el organismo está dentro de un rango de temperatura optima donde su energía puede ser empleada para un adecuado funcionamiento fisiológico (homeostasis) como fue reportado en *M. salmoides* (Díaz *et al.*, 2007).

CONCLUSIONES

- La temperatura preferida de *G. multiradiatus* es de 20°C con un límite mínimo de 15°C y un límite máximo de 25°C, en tal intervalo de temperaturas la especie puede seguir llevando acabo sus funciones fisiológicas.
- El $\dot{M}O_2$ incrementa en la temperatura de 25°C y disminuye a los 15°C, mientras que en la temperatura preferida (20°C) la especie exhibe un $\dot{M}O_2$ con más variaciones.

- El grupo SC presento el $\dot{M}O_2$ más bajo en comparación con los otros grupos.
- La interacción del grupo con temperatura, mostro que el grupo C a 15°C presento el $\dot{M}O_2$ más bajo y el grupo SC el $\dot{M}O_2$ más alto a 25°C
- Los recién nacidos del grupo SC y C a 15°C, en los tres grupos a 20°C y de los grupos S y C a 25°C son el estado de desarrollo con el $\dot{M}O_2$ más elevado.
- Las hembras adultas grávidas del grupo S y C a 15 °C, t de los tres grupos a 25 °C son el estado de desarrollo y sexo con el $\dot{M}O_2$ más bajo. Pero no los tres grupos a 20°C
- *G. multiradiatus* es más tolerante a la hipoxia cuando se encuentra dentro de su temperatura preferida (20°C).
- El grupo C presentaron el P_{crit} más alto siendo más susceptibles a la hipoxia y el grupo SC con el P_{crit} más bajo siendo más tolerantes a la hipoxia.
- La interacción del grupo con temperatura mostro que el grupo S es más tolerante a la hipoxia a 20°C, y el grupo S es el menos tolerante a la hipoxia a 15 °C
- Las hembras adultas de los tres grupos a los 15°C y del grupo C a 20°C son más tolerantes a la hipoxia que los machos adultos, pero no más tolerantes que los machos juveniles del grupo S y SC a 20°C y del grupo S a 25°C.

- Las hembras en estado grávido de todos los grupos y temperatura a excepción de las hembras adultas en estado grávido del grupo SC a 25°C son menos tolerantes a la hipoxia debido a la gestación.
- La especie no presenta una sensibilidad metabólica por la temperatura en un rango de 15° a 25 ° C, ya que su coeficiente de temperatura es menor a 2.
- La especie no presenta una sensibilidad en la tolerancia a la hipoxia por la temperatura en un rango de 15°C a 25°C, ya que su coeficiente de temperatura es menor a 2.

LITERATURA CITADA

1. Altitude.org, (2020). *Altitude air pressure calculator*. Online: https://baillielab.net/critical_care/air_pressure/
2. Auer,S.Y., Salin, K., Anderson, G.J. & Metcalfe, N, A.(2018). 'Individuals exhibit consistent differences in their metabolic rates across changing thermal conditions', *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A: Molecular & Integrative physiology*, 217, 1-6.
- 3.
4. Barnes R, King, H.& Carter,C.G.(2011). 'Hypoxia tolerance and oxygen regulation in Atlantic salmon, *Salmo salar* from a Tasmanian population', *Aquaculture*, 318, 397–401.
5. Burggren, W.W., Arriaga-Bernal, J.C., Méndez-Arzate, P.M. & Méndez Sánchez. (2019). 'Metabolic physiology of the Mayan cichlid fish (*Mayaheros urophthalmus*): Re-examination of classification as an oxyconformer', *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 237.DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2019.110538>.
6. Caballero-Viñas, M. del C., Garduño-Paz, M.V., Mendez-Sánchez, F. & Macias Garcia, C.(2017). 'Indirect effects of the common carp on life history of the amarillo fish, *Girardinichthys multiradiatus*, and endemic species to the upper Lerma Basin in Central México', *Bulletin Lampetra*, 8, 144-165.

7. Cedeño Valdiviezo, A., & Torres Lima, P. (2013). Vulnerabilidad en la cuenca alta del río Lerma. In *V Seminario Internacional de Investigación en Urbanismo, Barcelona-Buenos Aires*, junio 2013 (pp. 1161-1167). Departament d'Urbanisme i Ordenació del Territori. Universitat Politècnica de Catalunya.
8. Chabot, D., Steffensen, J. F. & Farrell, A. P. (2016b). 'The determination of standard metabolic rate in fishes', *Journal of Fish Biology*, 88, 81–121.
9. Collins G.M, Clark T.D, Rummer J.L. & Carton, A.G.(2013). 'Hypoxia tolerance is conserved across genetically distinct sub-populations of an iconic, tropical Australian teleost (*Lates calcarifer*)', *Conserv Physiol*, 1. DOI:10.1093/conphys/cot029.
10. Corkum, C. P. & Gamperl, A. K. (2009). 'Does the ability to metabolically downregulate alter the hypoxia tolerance of fishes? A comparative study using cunner (*T. adspersus*) and Greenland cod (*G. ogac*)', *Journal of Experimental Zoology. Part A, Ecological Genetics and Physiology*, 311, 231–239.
11. Dalvi, S.R., Pal, A.K., Tiwari, R.L., Das, T. & Baruah, K. (2009). 'Thermal tolerance and oxygen consumption rates of the catfish *Horabagrus brachysoma* (Gunther) acclimated to different temperatures', *Aquaculture*, 295,116-119.
12. Díaz, F., Re, D.A., González, R.A., Sánchez, N. I., Leyva, G. & Valenzuela, F. (2007). 'Temperature preference and oxygen consumption of largemouth bass *Micropterus salmoides* (Lacépède) acclimated to different temperatures', *Aquaculture Research*,38, 1387-1394.DOI: 10.1111/j.1365-2109.2007-01817.
13. Dupont-Prinet, A., Vagner, M., Chabot, D. & Audet, C.(2013). 'Impact of hypoxia on the metabolism of greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*)', *Can J Fish Aquat Sci*, 70,461–469.
14. Elshout, P.M.F., Dionisio Pires, L.M., Leuven, R.S.E.W., Wendelaar Bonga, S.E. & Hendriks,A.J. (2013). 'Low oxygen tolerance of different life stages of temperate freshwater fish species', *Journal of Fish Biology*, 83: 190–206. Doi:10.1111/jfb.12167, available online at wileyonlinelibrary.com
15. Fangué, N.A., Podrabsky, J.E., Crawshaw, L.I. & Schulte, P.M.(2009). 'Countergradient variation in temperature preference in populations of killifish *Fundulus heteroclitus*', *Physiol Biochem Zool*, 82, 776–786.
16. Fry, F.E.J.(1947). 'Effects of the environment on animal activity'. Univ. Toronto Stud. Biol. Ser. 55 Publ Ontario, *Fish Res Lab*, 68, 1–62.
17. Garduno, M.V., Méndez, J.F., Burggren, W.W. & García, J.L.A. (2019). ' Metabolic Rate and Hypoxia Tolerance in *Girardinichthys multiradiatus* (Pisces: Goodeidae), an Endemic Fish at High Altitude in Tropical Mexico', *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 239,110576.
18. González F. P., (2015). *Comportamiento de forrajeo y morfología de Girardinichthys multiradiatus en bordos de la Cuenca Alta del Río*

- Lerma*. (Tesis de licenciatura). Universidad Autónoma del Estado de México, México.
19. Guderley, H. (2004). 'Metabolic responses to low temperature in fish muscle', *Biol.Rev.*, 79, 409-427.
 20. Herbert, T.H., Peterson, C.L., Lawrence, K.T. & Liu, Z.(2010). 'Tropical Ocean Temperatures Over the Past 3.5 Million Years', *Science*, 328, 1530. DOI: 10.1126/science.1185435
 21. Holker, F.(2006) ' Effects of body size and temperature on metabolism of bream compared to sympatric roach', *Institute of Hydrobiology and Fishery Science*, Berlin, Alemania.
 22. Instituto Mexicano de Tecnología del Agua.(2009) Estrategia general para el rescate y sustentabilidad de la cuenca Lerma-Chapala. Informe final. SEMARNAT.
 23. Kita, J., Tsuchida, S & Setoguma, T. (2000). 'Temperature preference and tolerance and oxygen consumption of the marbled rockfish, *Sebastes marmoratus*', *Marine Biology*, 125, 467-471.
 24. Koeck, M., Daniels, A. & Maiz-Tome, L. 2019. *Girardinichthys multiradiatus*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2019*: e.T9195A3150207. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T9195A3150207.en>. Downloaded on 29 June 2020.
 25. Lee, C.G., Farrell, A.P, Lotto, A., MacNutt, M.J., Hinch, S.G. & Healey. (2003). 'The effect of temperature on swimming performance and oxygen consumption in adult sockeye (*Oncorhynchus nerka*) and coho (*O. kisutch*) salmon stocks', *Journal of Experimental Biology*, 207, 3239-3251.
 26. Lyons, J., Gutiérrez-Hernández, A., Díaz-Pardo, E., Soto-Galera, E., Medina-Nava, M., Pineda-López, R. (2000). 'Development of a preliminary index of biotic integrity (IBI) based on fish assemblages to assess ecosystem condition in the lakes of central Mexico', *Hydrobiologia*, 418,(1), 57–72.DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1003888032756>.
 27. Maderey, L.E y Jiménez, A. (2000). 'Alteración del ciclo hidrológico en la parte baja de la cuenca alta del río Lerma por la transferencia de agua a la Ciudad de México', *Investigaciones geográficas Boletín del Instituto de Geografía, UNAM*, 45, 24-38
 28. Méndez-Arzate P. M. (2016). *Morfología branquial de Girardinichthys multiradiatus y Goodea atripinnis en dos cuerpos de agua*. (Tesis de licenciatura). Universidad Autónoma del Estado de México, México.
 29. Meteoblue,(2019) *Meteoblue [en línea] disponible en* < https://www.meteoblue.com/es/tiempo/semana/scottsdale_estados-unidos_5313457# > [consulta: 12 noviembre 2019].
 30. Morgan, I.J. & Metcalfe, N.B.(2001). ' The influence of energetic requirements on the preferred temperature of overwintering juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*)', *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58, 762–768.
 31. Neeraj, K.S., Akhtar, M.S., Nityanand, P., Ravindra, S. & Atul, K.S.(2015). ' Seasonal variation in thermal tolerance, oxygen consumption, antioxidative enzymes and non-specific immune indices

- of Indian hill trout, *Barilius bendelisis* (Hamilton, 1807) from central Himalaya, India', *Journal of Thermal Biology*, 52,166–176.
32. Neill, W.H. & Magnuson, J.J. (1974). 'Distributional ecology and behavioral thermoregulation of fishes in relation to heated effluent from a power plant at Lake Monona, Wisconsin', *Transactions of The American Fisheries Society*, 103(4), 663-710.
 33. Ott M.E., Heisler N, Ultsch, G.R. (1980). 'A re-evaluation of the relationship between temperature and the critical oxygen tension in freshwater fishes', *Comp Biochem Physiol A Physiol*, 67,337–340.
 34. Palmer, M. (2019). Human metabolism: lecture notas. Department of Chemistry. Ontario, Canada. University of Waterloo.
 35. Perez, D. (2017). Variación morfológica inducida por dos tipos de dieta en *Girardinichthys multiradiatus*; especie vulnerable del Alto Lerma, Estado de México. Tesis de licenciatura. Publicada. Toluca de Lerdo, Estado de México: Universidad Autónoma del Estado de México.
 36. Pyke, G. (2005). 'A review of the biology of *Gambusia affinis* and *G. holbrooki*', *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 15, 4, 339-365. DOI 10.1007/s11160-006-6394-x.
 37. Pyke, G.H. (2005). 'A review of the biology of *Gambusia affinis* and *G. holbrooki*'. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 15, 339–365, DOI 10.1007/s11160-006-6394-x
 38. Rangwala, I. & Miller, J.R. (2012). 'Climate change in mountains: a review of elevation-dependent warming and its possible causes', *Climatic Change*, DOI 10.1007/s10584-012-0419-3
 39. Reardon, E.E. & Chapman (2010). 'Hypoxia and energetics of mouth brooding: Is parental care a costly affair?', *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 156, 400-406.
 40. Remen, M., Oppedal, F., Imsland, A.K, Olsen, R.E. & Torgersen, T. (2013). 'Hypoxia tolerance thresholds for post-smolt Atlantic salmon: dependency of temperature and hypoxia acclimation', *Aquaculture*, 416, 41–47.
 41. Rey, S., Digka, N. & Mackenzie, S. (2015). 'Animal personality relates to thermal preferences in wild-type Zebrafish, *Danio rerio*', *Zebrafish*, 12(3), 243-249.
 42. Reyes-Hernandez, I.C. (2009). Temperatura preferida, termotolerancia y consumo de oxígeno en juveniles de botete diana. (*Sphoeroides annulatus*, *Jenyns 1842*). Tesis doctoral no publicada. Ensenada, Baja California: Centro De Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada.
 43. Rogers, N.J., Urbina, M.A., Reardon, E, E., McKenzie, D.H. & Wilson, R.W. (2016). 'A new analysis of hypoxia tolerance in fishes using a database of critical oxygen level (Pcrit)', *Conservation Physiology of Marine Fishes*, 4(1), 1-19.

44. Schurmann, H. & Steffensen, J.F. (1992). 'Letal oxygen levels at different temperatures and the preferred temperature during hypoxia of the Atlantic cod, *Gadus morhua* L.'. *J. exp. Biol.*, 157, 75-86.
45. Schurmann, H., Steffensen, J.F. & Lomholt, J.P. (1991). 'The influence of hypoxia on the preferred temperature of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*'. *J. exp. Biol.* 157, 75-86.
46. Singh, S.P., Sharma, J.G., Ahmad, T. & Chackrabarti R. (2013). 'Effect of Water Temperature on the Physiological Responses of Asian Catfish *Clarias Batrachus* (Linnaeus 1758)'. *Asian Fisheries Science*, 26(23). 6-38
47. Sloman, K.A., Motherwell, G., O'Connor K.I. & Taylor, A.C. (2000). 'The effect of social stress on the Standard Metabolic Rate (SMR) of brown trout, *Salmo trutta*'. *Fish Physiology and Biochemistry*, 23, 49-53.
48. Smirnov, A.K. & Smirnova E.S. (2019). 'Final Preferred Temperature of Juvenile Three-Spined Stickleback *Gasterosteus aculeatus*' (Linnaeus, 1758)', *Ichthyology*, 1, 51-55
49. Inland Water Biology, 2019, Vol. 12, No. 1, pp. 83-87. © Pleiades Publishing, Ltd., 2019. Russian Text © published in *Biologiya Vnutrennykh Vod*, 2019, No. 1, pp. 51-55.
50. Timmerman, C.M. & Chapman, L.J. (2003). 'The effect of gestational state on oxygen consumption and response to hypoxia in the sailfin molly, *Poecilia latipinna*'. *Environmental Biology of Fishes*, 68, 293-299.
51. Tomala, D., Chavarria, J. & Escobar, B. (2014). 'Evaluación de la tasa de consumo de oxígeno de *Colossoma macropomum* en relación al peso corporal y temperatura del agua', *Lat. Am. J. Aquat. R.*, 45(5), 971-979.
52. Trujillo-Jiménez, P., & Espinosa de los Monteros Viveros, E. (2006). 'La ecología alimentaria del pez endémico *Girardinichthys multiradiatus* (Cyprinodontiformes: Goodeidae), en el Parque Nacional Lagunas de Zempoala, México', *Revista de Biología Tropical*, 54(4), 1247-1255.
53. Valenzuela, F. (2007). 'Temperature preference and oxygen consumption of the largemouth bass *Micropterus salmoides* (Lacépède) acclimated to different temperatures', *Aquaculture research*, 38, 1387-1394.
54. Vincent J.T, Van Ginneken, Marjolijn Onderwater, Olga Lamúa Olivar, Guido E.E.J.M Van den Thillart. Metabolic depression and investigation of glucose/ethanol conversion in the European eel (*Anguilla anguilla* Linnaeus 1758) during anaerobiosis, *Thermochimica Acta*, Volume 373, Issue 1, 2001, Pages 23-30.
55. Watson, C.M. & Burggren W.W (2016). 'Interspecific Differences in Metabolic Rate and Metabolic Temperature Sensitivity Create Distinct Thermal Ecological Niches in Lizards (Plestiodon)', *PLOS ONE*, 11(10): e0164713. doi:10.1371/journal.pone.0164713.

56. Wegner, N.C., Snodgrass, O.E., Dewar, H. & Hyde J.R. (2015). 'Whole-body endothermy in a mesopelagic fish, the opah, *Lampris guttatus*'. *Science*, 348, 786. DOI:10.1126/science.aaa8902.