

Adaptaciones fisiológicas de los animales acuáticos (principalmente los peces y crustáceos) frente a los estresores físicos, químicos, geológicos y biológicos en sistemas marinos y dulceacuícolas.

Ensayo del examen predoctoral de Cristina Pascual Jiménez

“La diversidad y las adaptaciones de los varios millones de especies que conforman el reino animal constituyen un motivo de fascinación para aquellos que aman la naturaleza.”

Randall, Burggren y French

Escribir este ensayo representa un reto a causa de la naturaleza interdisciplinaria del tema, que integra la geología, la química, la física y la biología. Afortunadamente, los conceptos y los principios que constituyen la base del entendimiento de la función de los organismos, son relativamente constantes ya que la evolución ha sido conservadora a la vez que innovadora. Con la intención de navegar en este extenso mar del conocimiento con la ayuda de un sextante, la primera parte del trabajo corresponde a un capítulo introductorio que incluye la definición de conceptos así como la descripción del hilo conductor del escrito.

Introducción

Los principios de la teoría darwiniana de la evolución involucra dos elementos: una población diversificada y el ambiente con el cual interacciona. La primera propuesta fundamental de la teoría, es que la fuente de diversidad es permanente e independiente del entorno, y que la población evoluciona continuamente debido a la interacción de los miembros con el ambiente, lo cual permite la supervivencia y reproducción solo de una fracción de los mismos, proceso denominado **Selección Natural**. La segunda propuesta es que a través de este proceso se origina la aparición de nuevas especies, y que es el único mecanismo generador de ellas (1,2).

Se considera como **población**, al conjunto de individuos de una misma especie que coexisten en un ambiente determinado, y que la interacción entre sus miembros, afecta la diversidad de la siguiente generación. La **diversidad** de las poblaciones se refiere a sus características morfológicas, químicas y fisiológicas, mientras que la **interacción** de

un organismo con su ambiente consiste en los intercambios de energía, materia e información entre estos dos sistemas. Las propiedades de tales intercambios (velocidad, eficiencia, etc.), están estrechamente ligados a las transformaciones de energía y materia de cada individuo, las cuales constituyen su **metabolismo**. El grado de **adaptación** de un individuo al entorno, se mide por el número de sus descendientes en futuras generaciones, donde el **ambiente** funciona como un filtro de diversidad, pues a lo largo del tiempo, elimina a las variantes menos funcionales en su medio. A partir de 1950, la genética suministró la parte microscópica complementaria a la teoría, por la cual una población se define en términos de su **banco genético**, y la persistencia de la variabilidad se asocia a una continua mutabilidad del genoma (2,3).

Los principios de la teoría evolucionista subyacen en la fisiología, y es la razón por lo cual las características estructural y funcional de un organismo frecuentemente parecen estar especialmente diseñadas para aumentar la oportunidad de éxito en un hábitat particular. Estas características son llamadas **adaptaciones ambientales** (7) y han sido estudiadas a todos los niveles de la organización biológica. El ambiente es una suma que incluye factores bióticos y abióticos actuando constantemente y los organismos son una parte de esta compleja fluctuación dinámica. El organismo se caracteriza y distingue del medio por su capacidad de autoorganización, la cual es realizada por medio de la homeostasis en el sentido usado por Claud Bernard, donde el **control homeostático** representa una ventaja adaptativa ya que el rango de influencia externa que un organismo puede tolerar, depende de la capacidad de amortiguamiento de sus mecanismos homeostáticos, determinando así, la explotación del ambiente y la radiación de las especies (4,5).

Dentro de este marco, la adaptación ocurre de forma extremadamente lenta en una especie, a través de millares de generaciones, y depende de la adquisición de información genética que codifique para un nuevo y adaptado fenotipo (4). La **adaptación fisiológica** se refiere a un ajuste funcional, el cual favorece la actividad biológica normal en un ambiente alterado o estresado (5). Hay numerosos casos de adaptaciones fisiológicas que ocurren dentro del tiempo de vida de un individuo y que normalmente requiere de horas o de meses para ser completado, estos procesos son

denominados como **ambientación o aclimatización** cuando se trata de un cambio fisiológico, bioquímico o anatómico de un organismo expuesto a una nueva condición ambiental, la cual es causada por una alteración en su entorno natural. Durante la **aclimatización** se observa el mismo proceso pero los cambios son inducidos experimentalmente, ya sea en condiciones de laboratorio o de campo (6).

La **capacidad de adaptación** permite la constancia relativa de la actividad biológica en un rango ambiental tolerable o normal, llamado zona biocinética, mientras que las **adaptaciones de resistencia** son las que favorecen la supervivencia en ambientes extremos, referidos como zona letal. La relación ambiente-organismo se encuentra en un equilibrio dinámico y el estado fisiológico de los animales determina el grado de influencia de un ambiente extremo, y el tipo de adaptación compensatoria dentro de la zona biocinética. La respuesta de los organismos a las alteraciones del ambiente puede diferir de acuerdo a su estado del ciclo de vida, condición nutricional, sexo, estado de muda, estacionalidad o una previa exposición al factor ambiental, entre muchos otros factores que pueden actuar de manera separada o de forma sinérgica (6,7).

La relación espacio funcional de los seres vivos se mantiene por los flujos de materia y energía que intercambian con el ambiente, los cuales constituyen la causa y el efecto global de su metabolismo.

Este paralelismo conlleva a visualizar la historia evolutiva del planeta y la biota como elementos complementarios de un mismo proceso (30). El medio acuoso constituye la sede de la evolución temprana que ha derivado en una inmensa diversidad de organismos (4). Sin embargo, todas las formas de vida constan de los mismos elementos químicos y de tipos similares de moléculas orgánicas. La bioquímica común que comparten los organismos es una de las más poderosas evidencias en apoyo de un parentesco evolutivo(6). Todos los procesos vitales se producen en un medio acuoso y dependen de las propiedades químicas y físicas de este disolvente universal con propiedades tan particulares (8).

Más del 70 % de la superficie de la Tierra está cubierta de agua, y de los aproximadamente 1.35×10^6 Km de agua del planeta, cerca del 97% está en los océanos y menos del 3% fuera de ellos: casi el 2% en hielos, el 0.6% en el subsuelo y menos del 0.1% en ríos, lagos y humedad atmosférica. La mineralización de los océanos depende de los procesos de interacción con la geósfera y la atmósfera, así como los procesos locales ligados con el ciclo del agua. En cambio los cuerpos de aguas continentales, dependen fuertemente de la naturaleza de la cuenca donde radican (8, 9).

En contraste a la uniforme composición del agua de mar, los constituyentes iónicos de las aguas costeras, de los lagos y los ríos pueden variar en sus propiedades fisicoquímicas por la introducción de sustancias de procesos naturales o generados por el hombre. Entre los iones más importantes, el sodio y el cloro son los más abundantes en el océano, mientras que el calcio y el carbonato, son los que presentan una mayor concentración en ríos y lagos. El mantenimiento de la concentración de los iones disueltos, y de la cantidad de agua en el organismo, son dos factores de vital importancia que representan uno de los problemas más importantes que deben de enfrentar todos los animales (4,5). Las adaptaciones fisiológicas que presentan los diferentes grupos de organismos acuáticos para mantener la constancia relativa de la osmolaridad interna pueden relacionarse con la diversidad de los invertebrados en los diferentes medios acuáticos (Figura 1). La mayor diversidad en este grupo, la encontramos en el ambiente marino seguido por el dulceacuícola, en donde las condiciones ambientales son relativamente más constantes en comparación con los ambientes intermedios como los estuarios y la zona intermareal donde las condiciones ambientales suelen ser mucho más adversas debido al amplio rango de variación que presentan los factores fisicoquímicos (8,9,10).

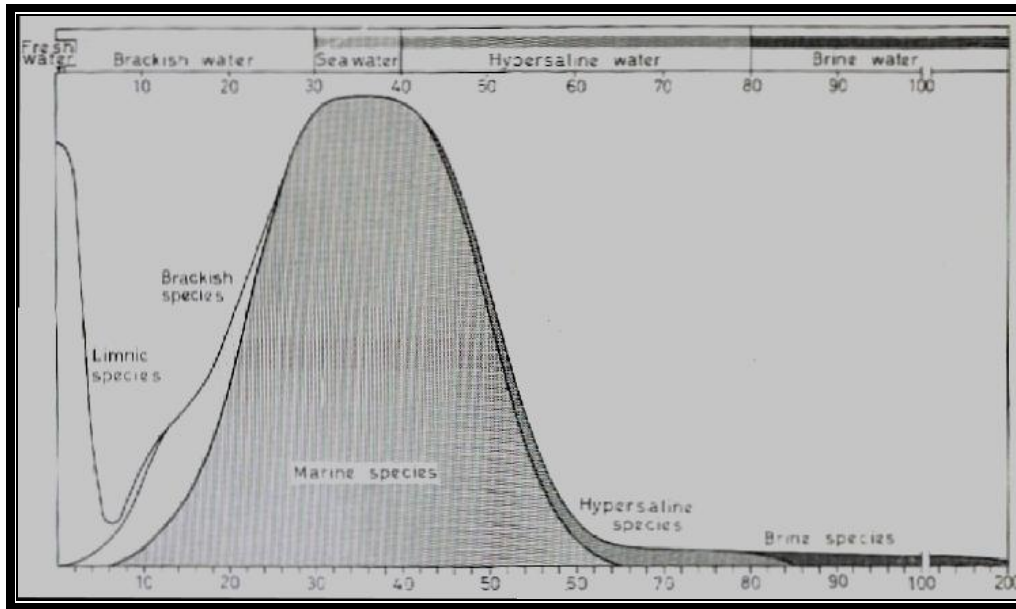


Figura1. Relación cuantitativa entre las especies de invertebrados acuáticos en los diferentes ambientes. Para cada salinidad salinidades (0-200 UPS), el número relativo de especies es indicado por la extensión vertical de cada área (10).

El concepto de homeostasis proporciona un marco donde integrar un amplio rango de datos fisiológicos para comprender cómo los organismos pueden mantenerse vivos en un ambiente multifactorial y fluctuante. Se cree que la evolución de la homeostasis y de los procesos fisiológicos que la mantienen, han sido los factores esenciales que han permitido a los animales aventurarse, desde ambientes fisiológicamente favorables, a invadir ambientes hostiles muy posiblemente en busca de alimento o por aislamiento generado por procesos geológicos, como tectónica de placas o glaciaciones (4,6). Este enfoque representa el hilo conductor del escrito donde intentaré, desde un punto de vista comparativo, señalar el modo en que algunos grupos de animales se han adaptado para mantener la constancia relativa del medio interno, frente a los desafíos ambientales que caracterizan los distintos ambientes acuáticos, partiendo del agua dulce y terminando en el océano.

Adaptaciones fisiológicas al ambiente dulceacuícola

Un ambiente diluido

Se considera que la mayoría de los organismos de agua dulce son de origen marino o terrestre (7). El rango de salinidad de los ambientes dulceacuícolas es amplio debido a su diversidad y las características de las cuencas, sin embargo, 5 UPS es usado como límite superior (9). Los líquidos corporales de los animales de agua dulce, incluyendo invertebrados, peces, anfibios, reptiles y mamíferos, generalmente son hiperosmóticos con el agua que los rodea. El proceso de adaptación se ve reflejado en la concentración de sus fluidos, el cual está influenciada por sus ancestros y su adaptación a la existencia en un medio hiposmótico (7,8,9). Muchos de los crustáceos decápodos son isosmóticos en el ambiente marino (35 UPS), pero los análogos de agua dulce, considerados descendientes de los primeros, presentan un medio interno con una presión osmótica menor. La ventaja adaptativa de esta diferencia es una disminución en los gradientes osmóticos e iónicos entre los fluidos y el ambiente, generando una ganancia energética al realizar menor trabajo para mantener la regulación osmótica en agua dulce. Los vertebrados dulceacuícolas tienen osmolaridades sanguíneas en el rango de 200 a 300 mosm/L, mientras que la osmolaridad del medio normalmente es inferior a 50 mosm/L. En tales circunstancias, los animales deben de enfrentar dos tipos de problemas: están sujetos al hinchamiento por la entrada de agua en su cuerpo debido al gradiente osmótico, y están sometidos a la pérdida continua de sus sales corporales al medio que los rodea, por el gradiente iónico. Así, los animales deben prevenir la ganancia neta de agua y la pérdida neta de sales y lo consiguen de varias formas (4,8,9).

Una manera de evitar una ganancia neta de agua es generar una abundante y diluida orina, lo que les permite conservar las sales y contribuye a la regulación osmótica. Los iones útiles se retienen por reabsorción a la sangre a partir del ultrafiltrado de los túbulos del riñón en el caso de peces y por las branquias en el caso de los invertebrados. No obstante, se pierden algunas sales en la orina, por lo cual hay un problema potencial de lavado gradual de sales importantes como KCl, NaCl y CaCl₂. Las sales perdidas se reponen con el alimento ingerido y por medio de una importante especialización, el

transporte activo de sales a través del epitelio desde el medio líquido diluido al líquido intersticial y a la sangre. Esta actividad se lleva a cabo principalmente en las branquias (4,12).

El transporte activo es realizado por la bomba de Na^+ , transporte que usualmente se encuentra acoplado con un movimiento equivalente pero de dirección contraria de otro ion como K^+ , NH_4^+ o posiblemente H^+ . Los estudios realizados con la bomba $\text{Na}^+ \text{K}^+$ ATPasa señalan que la naturaleza general del sitio activo de la enzima es conservativa en todo el reino animal. Sin embargo, la afinidad de la enzima por el sustrato (K_m) parece diferir entre los organismos dependiendo del origen de las especies y del sistema de transporte.

En especies de crustáceos que habitan en agua marina, la aparente K_m por el Na^+ está en el orden de 20 mM, mientras que en crustáceos de agua dulce la K_m está reducida casi 100 veces, siendo de 0.02 mM (Figura 2). Lo interesante aquí, es que la concentración de Na^+ del agua oceánica difiere del agua dulce por arriba de 100 veces.

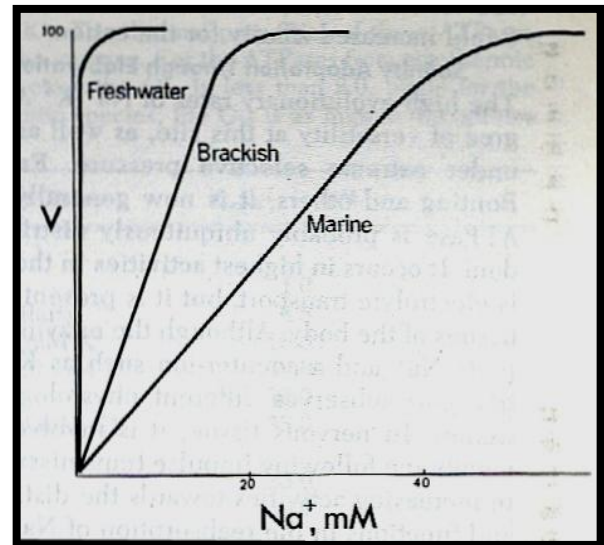
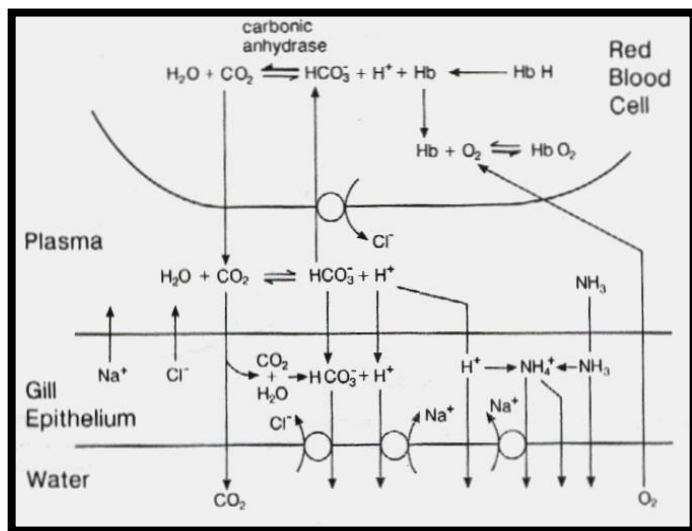


Figura 2. Hipotética curva de saturación para el sistema de transporte Na^+K^+ de invertebrados marinos en diferentes ambientes acuáticos (5).

Las especies euryhalinas despliegan sistemas de transporte con afinidades intermedias de transporte por el Na^+ . El transporte activo permite mantener la concentración de la hemolinfa en el medio dulceacuícola, estuarino y marino. Existe una clara correlación entre la afinidad de la enzima y la concentración de Na^+ en el medio, por esta razón la baja afinidad del sistema de transporte de Na^+ en organismos marinos está relacionado con la alta salinidad ambiental en la que ellos viven, y de igual manera la alta afinidad

de la enzima por el sustrato es observado en organismos estuarinos y de agua dulce en donde la baja concentración de Na^+ determina la función catalítica (4,5,12).

Los animales dulceacuícolas tienen una capacidad notable de captar sales del medio ambiente diluido. Por ejemplo, los peces son capaces de extraer iones Na^+ y Cl^- del medio conteniendo menos de 1 mM de NaCl , aunque la concentración plasmática de NaCl exceda de 100 mM. Por lo tanto el transporte activo de NaCl en las branquias se produce contra un gradiente de concentración de 100 veces. Los mecanismos de intercambio de iones se realizan por medio de las células del cloro a nivel de las branquias y se ha observado la excreción de HCO_3^- en intercambio de Cl^- , y al mismo tiempo la extracción de Na^+ por la excreción de H^+ .



En la figura 3 podemos ver el acoplamiento de la integración de diversas funciones realizadas por las branquias: balance de electrolitos, balance ácido-básico y la liberación de CO_2 del proceso respiratorio como HCO_3^- . La multifuncionalidad de las estructuras y de los mecanismos representan una ventaja adaptativa y está directamente relacionada con el

nivel de organización biológica y el grado de control homeostático (12,13,18).

Figura 3. Representación esquemática de la toma de oxígeno y excreción de CO_2 y NH_3 realizado por las células branquiales de los peces. Hb señala la hemoglobina y los círculos indican mecanismos de intercambio de iones (12).

Aunque el cambio inicial en la osmolaridad de la célula es generado por cambios a nivel de los iones orgánicos, muchos de los ajustes osmóticos de las células de los tejidos, se deben a las variaciones en la concentración de los aminoácidos intracelulares. En

crustáceos, la principal contribución es realizada por la glicina, alanina, prolina y glutamato (11). La enzima relacionada con la regulación del volumen celular es la glutamato deshidrogenasa (GDH) y su reacción catalizadora está fuertemente activada por los iones orgánicos. La GDH controla la incorporación o remoción del amonio desde el "pool" de aminoácidos libres al glutamato. Los procesos de transaminación del grupo amino pueden conducir a la síntesis de aminoácidos o a la formación de glutamina, que es menos tóxica que el amoníaco (NH_3). El grupo amino también puede quedar acoplado a un carbohidrato para la formación de glucosamina, molécula relacionada a la formación de quitina, el componente principal de la cutícula de los crustáceos (5,16,19).

Osmoregulación y ciclos de vida

La capacidad de osmoregulación está directamente relacionada con la distribución de los organismos acuáticos, con los ciclos de vida y con su comportamiento reproductivo. En peces que migran regularmente entre el agua de mar y dulce (como el salmón y la anguila), el epitelio branquial cambia para adaptarse a la salinidad ambiental. Estos peces captan activamente NaCl del agua dulce y lo excretan activamente del agua de mar por los mecanismos que ya se han descrito. La adaptación fisiológica de las branquias supone la síntesis o la destrucción de componentes moleculares de los sistemas de transporte epiteliales, y cambios de la morfología y número de células del cloro. La regulación osmótica está mediada por hormonas, que afectan a la diferenciación celular y al metabolismo. La hormona esteroide cortisol y la hormona del crecimiento estimulan los cambios de la estructura branquial asociados a la transición del agua dulce a la marina, mientras que la prolactina estimula los cambios de la estructura branquial que acompañan el paso inverso (7,13).

Los animales deben de adaptarse fisiológicamente a su ambiente durante todos los estadios de su ciclo de vida, y muchos organismos, presentan estadios de vida en diferentes ambientes acuáticos. Los huevos y las larvas de muchos organismos acuáticos no poseen las estructuras de osmoregulación que presentan los adultos. Estas estructuras presentan un desarrollo anatómico y fisiológico gradual; como los juveniles de salmones y de anguilas, en donde los mecanismos de osmoregulación se desarrollan

paulatinamente, permitiendo a los preadultos retornar al ambiente original para madurar antes de realizar el viaje de regreso para continuar con el ciclo reproductivo. El salmón del Atlántico (*Salmo salar*), puede realizar varios viajes río arriba para desovar durante su vida (6,13).

La capacidad osmoreguladora cambia a lo largo de la vida de algunos organismos acuáticos, y esto representa una adaptación al ambiente acuático en general. La baja permeabilidad de la membrana de los huevos de muchos peces de agua dulce protege la viabilidad de los mismos, ya que en muchos de los casos son hiperosmóticos. Las larvas de muchos peces e invertebrados euryhalinos sobreviven en rangos mucho más estrechos de salinidad que los adultos. Mientras que la habilidad osmoreguladora de los juveniles es ocasionalmente mayor a la de los adultos (ejemplos: camarones y cangrejo araña), la alta regulación osmótica representa una ventaja adaptativa que permite a estadios tempranos distribuirse en ambientes estuarinos y tener acceso al alimento y al refugio (5,7,9).

Temperatura

En comparación con la capacidad de amortiguamiento térmico que caracteriza al medio marino, los ambientes dulceacuícolas suelen presentar mayores variaciones de temperatura, debido en parte por la estratificación de los lagos o por su localización latitudinal. Los peces y los crustáceos son organismos poiquiloterms (9,13), por lo cual, la temperatura ambiental se considera un factor gobernador de la actividad metabólica que afecta las tasas de difusión y osmosis, de transporte activo, de formación de orina, de alimentación y permeabilidad de las membranas, entre otros (5).

Interesantes adaptaciones fisiológicas han sido reportadas en peces de climas templados, donde la superficie de los lagos llega a congelarse. Estos mecanismos se consideran generales entre los peces de ambiente dulceacuícola y marino. Los efectos deletéreos generados por el proceso de congelación son evitados a través del incremento de la presión osmótica del medio interno y por medio de proteínas crioprotectoras y nucleadoras (4,6,13). El carácter adaptativo de estos procesos, es evitar el daño tisular ocasionado por la congelación de los fluidos fisiológicos al disminuir el

punto de congelación. Algunos animales pueden experimentar "sobre-enfriamiento", en el cual los líquidos corporales pueden enfriarse por debajo de su temperatura de congelación, aunque no se congelan debido a que los cristales de hielo no logran formarse por la participación de las proteínas nucleadoras. Este es el caso de ciertos peces que habitan en el fondo de los fiordos árticos, los que evitando el contacto con el hielo superficial, impiden que se desencadene el proceso de formación de los cristales de hielo. La sangre del pez del hielo antártico (*Trematomus*), contiene una glucoproteína anticongelante que es de 200 a 500 veces más efectiva para prevenir la formación de hielo que una concentración equivalente de NaCl. El glicerol es otra de las moléculas crioprotectoras que disminuye considerablemente el punto de congelación hasta un valor tan bajo como -17°C (4,7,13).

La conformación de la membrana celular cambia estructuralmente para mantener la constancia relativa del medio interno, ante condiciones de cambio de salinidad, presión hidrostática y de temperatura. A partir de cambios a nivel de los fosfolípidos, la permeabilidad se ajusta para favorecer energéticamente el proceso de osmoregulación. La bomba $\text{Na}^+ \text{K}^+$ ATPasa es afectada por los componentes estructurales de la membrana. Por lo cual, no es sorprendente que la enzima parezca tener un absoluto requerimiento de fosfolípidos, y que la unión con los fosfolípidos de un radio específico, conduzca a la conversión de la enzima de su forma inactiva a una forma completamente activa. La modulación del transporte activo está directamente relacionado con las adaptaciones fisiológicas a bajas temperaturas en donde la enzima $\text{Na}^+ \text{K}^+$ ATPasa es activada para incrementar la presión osmótica interna, y así disminuir el punto de congelación de los fluidos extracelulares. Si el proceso de formación de hielo se iniciara, las sales serían excluidas y bajarían nuevamente el punto de congelación protegiendo la estructura celular (4,5).

Para enfrentar la baja temperatura los organismos presentan adaptaciones de comportamiento en donde los animales se trasladan a estratos con mayores temperaturas, por debajo de la capa congelada. La tasa metabólica en general, disminuye en relación con un decremento de la temperatura ambiental, pero las enzimas de animales que viven en ambientes fríos presentan una K_m mucho mayor que

la de organismos que habitan ambientes mas euritéricos (5). La actividad máxima de la lactato-deshidrogenasa en *Trematomus* se observa a temperaturas muy por de bajo de las enzimas homologas, de organismos que viven en ambientes más cálidos (5,13), señalando una adaptación fisiológica al ambiente frío a lo largo del tiempo.

pH

La regulación del pH del medio interno y el intercambio de gases son dos procesos paralelos que permiten en su conjunto abastecer la demanda de O₂ y excretar el CO₂ producto del metabolismo aeróbico. Durante el proceso, se generan productos intermedios (HCO₃⁻, y el CO₃²⁻), que funcionan como amortiguadores y participan en el mantenimiento del pH dentro de un rango fisiológicamente adecuado, ya que muchas proteínas y enzimas se ven modificadas durante la exposición a un ambiente ácido, perdiendo así su funcionalidad (4,5,7).

En el medio dulceacuícola los niveles de O₂, CO₂ y pH pueden fluctuar durante el transcurso del día o la estación, al verse alterados por factores bióticos (productividad primaria y consumo de oxígeno de plantas y animales) y abióticos (circulación, temperatura, la naturaleza de la cuenca y los afluentes). La concentración de carbonatos en agua dulce fluctúa entre valores cercanos a cero y niveles mayores de 100 mmol/L. Un ejemplo de condiciones extremas se observa en primavera en el lago Magadi, Kenia; donde la temperatura es alta (40 °C), los niveles de carbonatos son muy elevados (600 mosm/K), y el pH es mayor a 10. En estas aguas el pez *Tilapia grahami* se desarrolla durante toda su vida. La pregunta es: ¿cómo sobrevive y cuáles son las adaptaciones que presenta? Tomando en cuenta que el soluto dominante en el medio es NaHCO₃, algunos investigadores consideraron que posiblemente el mantenimiento osmótico a partir de la absorción de NaCl observada en otros teleósteos, pudiera operar en esta especie de *Tilapia* sustituyendo el Cl⁻ por el HCO₃⁻. Los resultados obtenidos demostraron que la osmolaridad del plasma de *T. grahami* isosmótica o ligeramente isosmótica (14%), y que las concentraciones intestinales de Na⁺ y Cl⁻ eran suficientemente altas para mantener la concentración osmótica y mantener el flujo de agua, el cual es indispensable tanto para el mantenimiento iónico, como para la regulación del pH. Estos resultados indican que la hipótesis de una situación especial de

estrés osmótico para este pez aparentemente no fue correcta, y que los procesos de regulación iónica de las células de cloro representan una ventaja adaptativa aun en ambientes extremos (5,12, 13).

Contaminación

La producción de emanaciones con azufre (SO_2) por la combustión del petróleo y sus derivados se ha incrementado a partir de 1900, la cual ha sido asociada a la acidificación de muchos cuerpos de agua. Este es el caso de muchos lagos del suroeste de Noruega, donde las poblaciones de salmón están drásticamente reducidas. La acidificación del medio acuoso, afecta la regulación iónica de los organismos acuáticos, debido a que los procesos de transporte de Na^+ son alterados. El potencial transepitelial (PTE) de las branquias está en función del pH del medio exterior. En un ambiente neutro, el calcio libre regula el PTE en un promedio de -16 mV, pero la adición de ácido (pH de 4) causa un inmediato movimiento reversible hacia un potencial positivo de 18 mV (12,13), la carga eléctrica de las membranas está relacionada con la afinidad por los iones, y por lo tanto la interacción con el medio.

Los estudios realizados con trucha café expuesta al ambiente ácido (pH 4), señalan una pérdida de sodio corporal del 1% por hora, el LD_{50} para peces de un año fue observado en 30 hr. La interacción entre el medio ácido y las membranas de los organismos acuáticos genera que la difusión del H^+ cambia el PTE, favoreciendo la toma de H^+ . En el medio interno el HCO_3^- pudiera combinarse con el H^+ , produciendo agua y CO_2 ; la concentración de HCO_3^- en la sangre (10-20 mM/L), es suficiente para amortiguar el flujo de H^+ por varias horas. No obstante, los organismos llegan a la zona de resistencia por que el cambio en la permeabilidad dificulta también la toma de Ca_2^+ a través de las branquias. Aunado a esto, se considera que como la pérdida neta de Na^+ no puede ser explicada solo por el cambio de permeabilidad, posiblemente la bomba de $\text{Na}^+ \text{K}^+$ pudiera verse afectada y probablemente intercambia Na^+ por H^+ . Considerando la importancia del transporte activo en la regulación iónica de los organismos, una alteración en él, puede representar en ultima instancia la pérdida de la homeostasis y la muerte de los organismos (12,13). El mecanismo de regulación que presentan muchos organismos es muy eficiente para compensar los rangos de pH del ambiente (dentro de

margen de oscilación). Sin embargo, la acidificación de los cuerpos de agua generado por los procesos humanos se encuentra fuera de este rango, al cual los organismos no están adaptados. Esto señala la vulnerabilidad de los ecosistemas y de que manera una sola toxina podría ser suficiente como generar trastornos ecológicos importantes.

Adaptaciones fisiológicas al ambiente estuarino

Las aguas de los estuarios se caracterizan por el súbito y frecuente cambio extensivo de salinidad, de temperatura, donde también es común la disminución del oxígeno disuelto. La supervivencia en tales condiciones depende de una respuesta rápida, versátil y el mantenimiento de un metabolismo "no estable".

Comportamiento

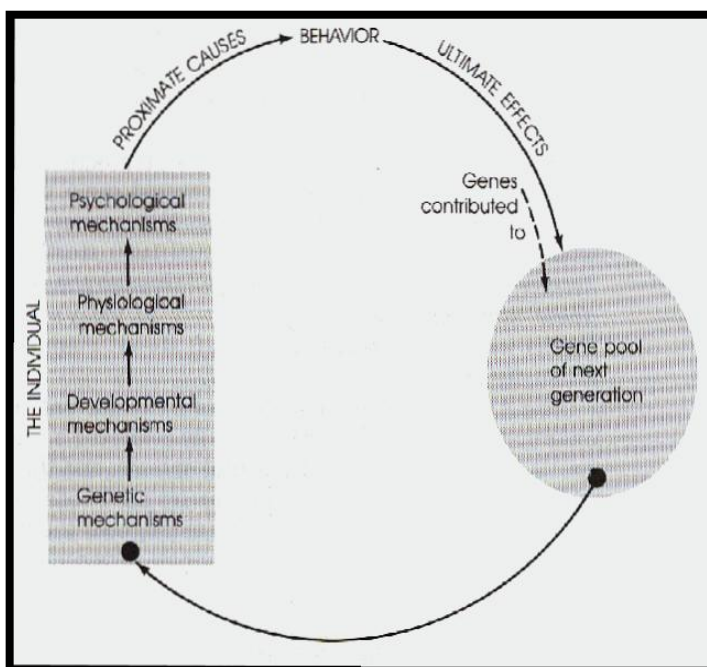
Las adaptaciones a un ambiente fluctuante toman un periodo definido para realizarse y son frecuentemente completadas por una respuesta de comportamiento, la cual capacita al animal a detener, evitar o moderar la exposición a una condición extrema. Los bivalvos estuarinos (*Mytilus edulis*) se cierran cuando el medio se ve súbitamente diluido, evitando un cambio brusco de osmolaridad en sus fluidos. Las especies enterradoras aprovechan el agua intersticial del sustrato, mientras que otras especies se desplazan selectivamente cuando se presenta un cambio en el medio, indicando que son sensibles a él. Dos formas de selección ocurren: A) preferencia a un medio dentro del rango de tolerancia, B) prefieren un medio a una salinidad cercana a la cual los organismos se habían previamente aclimatado (5).

El primer tipo de respuesta carece de precisión, ya que mantiene el organismo dentro de un rango variable de salinidad, donde no necesariamente se encuentra la condición ideal para satisfacer el requerimiento fisiológico. Por ejemplo, después de estar expuesto a la desecación, el cangrejo de playa *Pachygrapsus crassipes* tiende a seleccionar un medio de 100% de agua de mar (AM), teniendo un gradiente de salinidad en donde la concentración de los fluidos sería mas rápidamente restablecida a una concentración de 50% de AM. Bajo esta circunstancia, la tendencia de los bivalvos (*Scrobicularia plana*) es abrir sus conchas mas rápidamente en medios de similar salinidad a la que previamente se habían aclimatado. El tipo de respuesta B incluye una ventaja

adaptativa al minimizar el costo de energía que requiere una adaptación fisiológica en corto tiempo (11).

Algunos organismos pueden tolerar la exposición a condiciones extremas por corto tiempo. Un ejemplo del uso de fluctuaciones de salinidad para la invasión de un medio diluido es realizado por el cangrejo *Callinectes sapidus*, al colonizar el río St. John en Florida. Durante el verano, el cangrejo penetra río arriba unos 160 Km, donde la salinidad es tan baja que no permitiría la regulación continua por el animal. Sin embargo, en la riberas del río se pueden encontrar charquitos salinos donde el cangrejo regula sus fluidos antes de proseguir con el viaje, el cangrejo no penetra en otros ríos que carecen de reservorios salinos (5,11).

A partir de los ejemplos anteriores es posible destacar como el comportamiento de los animales determina en gran medida la posibilidad de sobrevivir, de invadir nuevos ambientes y de reproducirse. Considerando que la adaptación de un organismo a un ambiente determinado, se mide por su contribución al banco genético de la siguiente generación, el comportamiento tiene una connotación muy elevada bajo un contexto evolutivo (Figura 4) (2,15).



En un ambiente tan fluctuante como el estuarino, donde los procesos fisiológicos como la regulación osmótica, el intercambio de gases y el mantenimiento térmico son realizados incluyendo una respuesta conductual (desplazamiento selectivo), la importancia del comportamiento se ve destacada.

Figura 4. Esquema sobre las interrelaciones entre él las respuestas

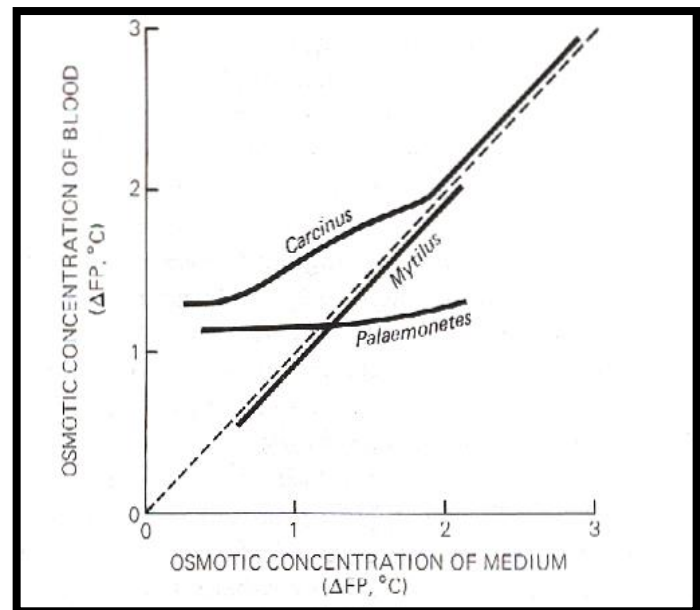
fisiológicas, el comportamiento y el banco genético de las poblaciones (15).

Cambio de salinidad

Los organismos euryhalinos pueden mantener sus fluidos a una concentración diferente a la del medio (osmoreguladores), o permitir que sus fluidos lleguen a ser isosmóticos con el medio (osmoconformes).

La osmoregulación representa un costo energético adicional que puede actuar de dos maneras generales: A) mantenerse hipertónicos al medio diluido, y prácticamente isotónicos al ambiente concentrado. B) en una categoría mas limitada de formas, incluyendo a los teleósteos euryhalinos y camarones, los cuales se mantienen hipotónicos a altas salinidades e hipertónicos a baja salinidad (Figura 5) (4,5,7).

Figura 5. Concentración osmótica de la sangre de tres invertebrados expuestos a varias concentraciones de agua de mar. El mejillón *Mytilus edulis* es un osmoconformador estricto. El cangrejo *Carcinus maenas*, regula hiperosmoticamente en aguas salobres pero es un osmoconformador a altas salinidades. El camarón *Palaemonetes varians* muestra una sostenida osmoregulación. La línea punteada representa la línea de isosmoticidad (7).



En casos extremos de cambio de salinidad hay solo una distinción marginal entre osmoreguladores y osmoconformes. Ya que la respuesta adaptativa de los organismos

euryhalinos para la regulación osmótica incluye alguna o todos los siguientes mecanismos:

1. La regulación de volumen y la flexibilidad en la tasa de la producción de orina.
2. La regulación de los niveles de aminoácidos y de iones orgánicos para mantener el volumen celular dentro de un límite estrecho.
3. Mantenimiento de los fluidos hipertónicos al medio diluido por medio de:
 - Transporte activo de iones orgánicos hacia el animal para remplazar los iones perdidos por difusión a través de la superficie corporal y por la orina.
 - Producción de una orina hipotónica a los fluidos del cuerpo.
 - Reducción de la permeabilidad superficial al agua y a las sales.

Algunos de estos mecanismos ya fueron discutidos con anterioridad y faltaría por abordar la reducción de la permeabilidad. Independientemente si son organismos osmoconformes u osmoreguladores se observa una tendencia general de los animales de aguas salobres y dulces a perder la permeabilidad al agua y a los iones orgánicos, en comparación a las especies relacionadas, o de tamaño similar, cuyo ciclo de vida está restringido al medio marino. La constante de permeabilidad para el intercambio de agua en el cangrejo marino (*Macropipus depurator*), el cangrejo de playa estuarino (*Carcinus maenas*) y el langostino de agua dulce es de 2.39, 0.79 y 0.2 en orden respectivo. La reducción de la permeabilidad de la membrana representa una ventaja adaptativa en la regulación de los fluidos y una ganancia energética, ya que disminuye la cantidad de agua que entra al cuerpo por osmosis, y paralelamente la tasa de pérdida de iones durante la subsiguiente remoción del exceso de agua en la orina (11, 14, 16).

En adición a la diferencia general que existe entre los organismos que habitan el ambiente marino y el no marino, algunas especies euryhalinas pueden variar su permeabilidad al agua de acuerdo a las condiciones del medio. *Carcinus maenas* y *Hemigrapsus nudus* presentan una tolerancia salina similar y en ambos se observa una disminución de la permeabilidad en ambientes diluidos (40% AM). En los teleósteos se observa un cambio en la permeabilidad en el sentido opuesto ya que ellos disminuyen la permeabilidad cuando pasan de agua dulce a agua salada. En otros casos como el

del camarón carideo *Palaemonetes varians*, la permeabilidad permanece aparentemente constante en un medio de 120%, 70% y 20% de AM, medio en el cual el organismo es hipotónico, isotónico e hipertónico, respectivamente. Este tipo de respuesta señala una alta capacidad osmoreguladora en donde la presión osmótica de los fluidos puede mantenerse constante dentro de un amplio rango de salinidad, y representa una ventaja adaptativa para enfrentar las fluctuaciones ambientales en un medio tan dinámico como el estuarino (5,11,16).

Se considera que existe algún grado de control hormonal sobre la permeabilidad al agua en crustáceos, lo cual estaría en concordancia con el control hormonal del proceso de muda, en donde el balance de agua está directamente implicado (11). Se ha propuesto un modelo neuroendocrino con un enfoque evolutivo para el balance osmótico a partir de los órganos pericardios, para especies marinas o euryhalinas limitadas, como *Callinectes similis*. En especies euryhalinas como *C. sapidus*, *C. maenas* y *Uca pugilator*, el balance hidromineral es regulado no solo por los órganos pericardios, sino por la participación de otra estructura, el pedúnculo ocular (26). Puesto que la homeostasis es alcanzada por la coordinación de un conjunto complejo de procesos fisiológicos vía comunicación química o eléctrica (4,6), se puede discurrir que la evolución de la homeostasis y del sistema neuroendocrino, se ha desarrollado paralelamente durante la historia evolutiva de los animales.

Otros cationes

Mientras que el agua de mar es relativamente conservativa con respecto a los principales iones, la mezcla de las descargas de los ríos, de manglares o de pantanos salados en los esteros, puede generar una extensiva variación en el pH, los niveles de Ca_2^+ y los materiales nitrogenados incluyendo el amonio. Tales cambios pueden alterar la regulación de los fluidos de los organismos al intervenir directamente en el proceso de intercambio de iones o en la permeabilidad al agua. El aumento en la concentración del ion hidrógeno y los iones de amonio en el medio acuático, están relacionados a la disminución en la toma de sodio para el balance osmótico del medio interno. A concentración de 1mM/L de NH_4^+ o de 0.1 mM/L de HCl (pH 4), la toma de sodio es disminuida en un 70-80 % en el langostino. Muchos estudios se han realizado para

comprender los procesos de transporte de las células epiteliales de los peces; el modelo presentado por Maetz y Garcia Romeu (1964) indica como el NH_4^+ y el H^+ pueden interferir con el transporte de sodio, por lo cual se asume que niveles altos de NH_4^+ y de H^+ en el medio pueden inhibir la entrada de Na^+ a la célula epitelial o disminuir el transporte hacia la sangre (11,13). Aunado a esto, una pequeña disminución del pH en la sangre de los peces, puede decrecer la capacidad de la hemoglobina para transportar el O_2 . Sí el ambiente presenta un decaimiento de O_2 , por ejemplo en lagos eutrificados, la situación se vuelve compleja por los efectos sinérgicos, generando una disminución en la diversidad de los organismos, ya que pocos están adaptados para tolerarlos (3,20).

Los efectos indirectos más importantes de la variación del pH están relacionados con el rompimiento en el equilibrio ácido carbónico-calcio, la disociación de los iones de amonio y la solubilidad y especiación de los iones metálicos (hierro, cobre, zinc, níquel, plomo, cadmio), muchos de los cuales son muy tóxicos. El aluminio, por ejemplo es un componente importante de las rocas silíceas y uno de los componentes más comunes de la corteza terrestre, la lluvia ácida aumenta el intemperismo del aluminio y cambia el equilibrio químico generando iones tóxicos, Al^{3+} . La pérdida de especies en aguas acidificadas es frecuentemente generado por el efecto combinado del estrés ácido y la toxicidad del aluminio (3).

Con relación al Ca_2^+ , su interacción en el sistema de transporte en las células epiteliales de los peces, y el modo de acción sobre el organismo es todavía enigmático y sus efectos varían con la especie estudiada (11). Los resultados parecen señalar una acción multifuncional en la que podrían mencionarse la permeabilidad apical al Cl^- y la estimulación al transporte de K^+ . El Ca_2^+ podría estar involucrado en mecanismos reguladores de retroalimentación (feedback) al estar directamente involucrado en procesos enzimáticos, de balance iónico y potencial eléctrico de las células, y también como elemento activador del sistema inmunológico de los crustáceos (4,5,13). La multifuncionalidad de algunos compuestos refleja el alto nivel de control homeostático que permite la regulación en varias direcciones y que facilita a su vez, la plasticidad de la respuesta metabólica que caracteriza a los organismos estuarinos.

Temperatura y O₂

La temperatura y el O₂ son factores ambientales que están muy relacionados, ambos influyen importantemente sobre la distribución de los animales, y al mismo tiempo determinan su actividad (14,16). En organismos poiquiloterms la temperatura ambiental afecta directamente al metabolismo, y con ello la demanda de O₂ de los animales. Muchos organismos acuáticos muestran un comportamiento adaptativo, donde el sistema nervioso tiene un papel clave tanto en la zona de resistencia como en la capacidad de adaptación (5,11). Los peces muestran un comportamiento de nado en busca de una condición ambiental mejor llamada kinesis. La máxima velocidad de nado se observa en la temperatura seleccionada o justo debajo de la temperatura letal superficial (13). La importancia conductual para enfrentar condiciones de hipoxia, depende de la capacidad de los peces para detectar y evitar áreas de bajo oxígeno(21). Se considera que los organismos estuarinos sirven como indicadores de los cambios de temperatura y O₂ ya que exhiben complejas adaptaciones fisiológicas y de comportamiento (22,24).

Las adaptaciones fisiológicas favorecen la supervivencia a temperaturas extremas y permite el normal funcionamiento de los poiquiloterms dentro de un amplio rango de temperatura. Los mecanismos moleculares de la aclimatación termal no están completamente entendidos, pero incluye la estimulación de proteínas y la síntesis o cambio de fosfolípidos, síntesis selectiva de isoenzimas adaptadas, modulación de los lípidos de las membranas (más insaturados en frío) y posibles efectos de cofactores en iones como el H⁺. La aclimatización de algunas respuestas metabólicas, indica que los ciclos hormonales anuales o de marea, pudieran estar regulando los mecanismos homeostáticos, seguramente de manera paralela a la fluctuación de otros factores importantes como la abundancia del alimento, la salinidad y el oxígeno disuelto (5,6,11).

En los estuarios es común registrar disminuciones importantes del oxígeno disuelto relacionado a cargas de materia orgánica, por estratificación y al incremento de la temperatura. En un medio que presenta una concentración fluctuante de oxígeno los organismos deben de ser capaces de mantener la toma de oxígeno necesaria para cubrir su requerimiento metabólico independiente al medio, o tolerar la disminución de

la actividad cuando la concentración decae drásticamente. Otro mecanismo paralelo, lo adiciona el origen evolutivo del metabolismo en un ambiente anaerobio, lo cual permite que la mayoría de los organismos aerobios puedan realizar la fermentación como vía metabólica bajo una situación con déficit de oxígeno y con requerimiento energético de normal a elevado(22,24).

Muchas de las especies estuarinas y litorales son clasificadas como oxireguladoras por mantener relativamente constante la toma de O_2 , a pesar de la reducción de O_2 del medio (dentro de un rango). El mantenimiento en la toma de oxígeno de los crustáceos y de los peces está relacionada con el incremento de la tasa de ventilación y el porcentaje de utilización del O_2 en la cámara branquial. Los ajustes son efectivos hasta que el incremento del costo energético de ventilación de las branquias es superado por los beneficios derivados de la producción energética ampliada. El porcentaje de utilización de oxígeno en la cámara branquial se debe al incremento en la presión sanguínea que permite una mayor transferencia de O_2 (14,17). El sostenimiento de la toma de O_2 permite a los organismos mantener la actividad metabólica para compensar otros cambios ambientales como las fluctuaciones en la salinidad. Sin embargo, la alta temperatura ambiental normalmente conlleva a los organismos a un estado oxiconforme (22). Este tipo de respuesta señala el efecto sinérgico de algunos de los principales factores fisicoquímicos sobre los organismos (5,11,24). Algunas especies de camarones, como *L. setiferus* y *L. schmitti*, cambian la capacidad oxireguladora en función de la salinidad (25).

Reproducción

La zona reproductiva generalmente es mucho más estrecha que el rango de tolerancia de una especie. Esto representa uno de los principales problemas que enfrentan las especies estuarinas, ya que la tolerancia salina de las larvas es frecuentemente mucho más restringida que la de los adultos. Numerosas especies resuelven la situación desovando en el mar, mientras que otras presentan una adaptación morfológica, con la que retienen a las larvas hasta alcanzar un determinado estadio de desarrollo (11,14). Muchas otras especies marinas de peces y crustáceos, toman ventaja de la gran cantidad de comida que hay en los estuarios y la relativa pasividad de los

depredadores, por lo cual los utilizan como zonas de crianza para los estadios tempranos (20). El mantenimiento de las larvas dentro de los estuarios es otro de los problemas a enfrentar, debido al flujo neto de agua del estuario hacia el mar. Las adaptaciones pueden ser agrupadas en dos tipos: A) en el desarrollo ontogénico de los organismos a partir de la supresión o acortamiento de los estadios planctónicos de vida libre. B) Respuestas adaptativas de las larvas, al influenciar sobre su propia distribución a través de evadir el medio diluido y al incrementar la actividad de nado cuando la corriente de la marea va hacia la tierra (11,20). Cabe destacar la participación de las adaptaciones conductuales en muchas de la respuesta que presentan los organismos en el cambiante ambiente estuarino, lo cual denota un alto grado de control homeostático y una ventaja adaptativa para invadir nuevos ambientes.

Sedimentos

El sustrato es uno de los mas importantes factores ambientales de las aguas oceánicas, costeras y de los estuarios. Su papel resulta determinante en la distribución y las asociaciones de los organismos bentónicos, los cuales a su vez, influyen en las características de los sedimentos (29). Como muchos otros factores ambientales no pueden ser vistos de manera independiente ya que la variedad y abundancia de la fauna en el fondo, depende grandemente de las características físicas y químicas del sustrato, el cual está relacionado con los factores bióticos y abióticos del ambiente acuático (10, 20). En el ambiente estuarino, se considera que los sustratos sólidos y el sedimento representan un factor dominante del medio. Un ejemplo de ello es la capacidad amortiguadora de algunos sustratos que disminuyen los efectos de las variaciones de pH. Por otro lado, los cambios de salinidad que normalmente son compensados por los organismos euryhalinos, pueden alterar el anclaje de la flora béntica. Tales modificaciones suelen ser más importantes que los cambios de temperatura a la cual las microalgas suelen estar expuestas en el ambiente estuarino. Estas alteraciones afectan el enlace principal entre el agua y la base de la cadena trófica, impactando en los otros niveles (23).

El sustrato puede afectar al metabolismo y la actividad por aspectos nutricionales. Ambientes ricos en detritus son asociados con la prosperidad de micro y macro-fauna,

animales depredadores y omnívoros. Algunos organismos que se alimentan directamente del fondo (principalmente poliquetos y misidaceos), ingieren componentes vivos y muertos de los sedimentos, los cuales presentan adaptaciones a nivel de las membranas mucosas que les permite absorber los sustratos proteicos disueltos en el agua (23). Por otro lado, se observan importantes adaptaciones conductuales para generar flujos de agua que facilitan la alimentación de organismos filtradores (11,20). Los animales bentónicos responden a diferentes sustratos sobre largos periodos de tiempo por medio de ajustes estructurales, los cuales representan adaptaciones de estructuras básicas y mecanismos morfofisiológicos, entre las que sobresalen las estructuras de anclaje y de construcción, dependiendo principalmente de la dureza y tipo de sustrato.

En síntesis, los organismos estuarinos están adaptados conductual, bioquímica y fisiológicamente para responder rápido y apropiadamente a una variación irregular de un amplio rango de condiciones externas. La flexibilidad de sus respuestas no está basado en el desarrollo de nuevos procesos, ya que muchos de ellos se encuentran presentes en las especies marinas, sin embargo, es posible considerar "que la herencia ofrece el medio y el ambiente provee la oportunidad" para la plasticidad de la respuesta que caracteriza a los organismos euryhalinos (6,11).

Adaptaciones fisiológicas al ambiente marino

El océano es reconocido como el sistema termorregulador del planeta y componente medular de los ciclos biogeoquímicos. En términos generales se considera un medio uniforme, por la constancia de sus iones principales, el amortiguamiento térmico y del pH, los cuales están relacionados con las características fisicoquímicas del compuesto principal de los mares, el agua (8,31). No obstante, el océano es un ecosistema en continuo movimiento y cambio, que presenta numerosos ambientes, en donde los factores bióticos y abióticos operan de diferente manera. Por esta razón, las principales adaptaciones fisiológicas de los organismos marinos, serán abordadas bajo esta perspectiva y considerando los desafíos ambientales de cada uno de ellos.

Zooplankton

El zooplankton es extremadamente diverso, constituido de formas adultas y de hospederos larvales de muchos grupos de animales, entre los que destacan peces y crustáceos. Los copépodos son crustáceos holoplanctónicos de gran importancia ecológica por su participación como herbívoros primarios del mar. Ellos proveen el enlace vital entre la productividad primaria y los niveles superiores de las cadenas tróficas (20,33). Muchas de las adaptaciones funcionales del zooplankton marino, están relacionadas a condiciones de "estrés" o fuerzas selectivas. Dentro de las variables biológicas destacan: la escasez de comida y la depredación. Las variables físicas que pueden limitar al zooplankton incluyen la temperatura, la salinidad y los movimientos de masas de agua. La relativa importancia de estas fuerzas selectivas varía geográficamente. Por ejemplo en las áreas oceánicas medias, la temperatura y la salinidad son relativamente constantes, pero el alimento es escaso. En la zona nerítica, el alimento suele ser abundante, la depredación intensa y las variaciones de temperatura y salinidad son altas. En los mares boreales el alimento y la depredación pueden ser abundantes estacionalmente, pero las temperaturas son tan bajas que algunas especies requieren más de un año para completar su ciclo de vida (33).

En general, las estrategias adaptativas involucradas con la escasez de alimento incluyen el almacenamiento de reservas energéticas (especialmente lípidos), y el desarrollo detenido de estadios de madurez. La cantidad de lípidos almacenados normalmente es mucho mayor en zooplankton de aguas profundas y boreales, que los de zonas tropicales y de la superficie. La relación entre la tasa de oxígeno consumido y nitrógeno excretado de muchos copépodos (O:N cercano a 24), indican que el sustrato energético utilizado es una mezcla de lípidos y de proteínas. Entre las especies boreales del 31-73 % del peso seco son lípidos, y la mayoría de estos lípidos son esteres, seguidos por acilglicéridos. La importancia de los esteres radica en que se consideran ausentes en las algas marinas, por lo cual, su contenido en el zooplankton indican trabajo biosintético y regulación metabólica para enfrentar etapas de inanición y cubrir las necesidades energéticas del proceso reproductivo. Las hembras de *Pseudocalanus minutus* expuestas a bajos niveles de alimento son capaces de generar varios cohortes sucesivos con similar número de huevos a expensas de sus reservas lipídicas. El

catabolismo de los esteroides, se considera una ventaja adaptativa que funciona como un mecanismo de inhibición metabólica durante periodos de escasez de alimentos (27,33).

El ciclo de vida de las especies de copépodos está directamente relacionada con las características ambientales de cada lugar. Aun así, es posible distinguir un patrón generalizado de estadios con desarrollo detenido entre copépodo III-IV durante los meses fríos. La copula usualmente ocurre después de la muda a estado adulto, la producción de huevos se presenta hasta que hay suficiente alimento para generar reservas de lípidos (febrero-mayo) y continuar con el ciclo (20). Algunas especies templadas parecen desaparecer del zooplancton durante condiciones desfavorables. Uno de los ejemplos mejor conocidos es la alternancia estacional de *Acartia tonsa* por *Acartia clausi* en la costa Atlántica de Norte América. El descubrimiento de los huevos en diapausa de *Acartia tonsa*, explican su aparición y dominancia durante la primavera. Las variaciones de salinidad y temperatura están relacionadas a dinámica y al ciclo de vida de cada especie, y representa una ventaja adaptativa que disminuye la competencia entre ellas (27).

Otra importante adaptación relacionada con el ciclo de vida es la flotabilidad ya que algunas de las especies durante los estadios de copépodo III-IV, migran a aguas más profundas (450 m), lo cual coincide con la escasez de alimento en la superficie y un metabolismo disminuido. La circulación de los mares se debe principalmente a cambios de densidad, la cual está determinada por las variaciones de salinidad y temperatura. En base a esto, los organismos del zooplancton también pueden modular su movimiento al cambiar su densidad con respecto al medio que les rodea, a partir del intercambio de osmolitos con peso diferente, pero que les permite mantener la concentración de sus fluidos (20). La migración vertical presenta ventaja al proteger a los organismos de la depredación selectiva de algunos peces juveniles (27). El ciclo de vida de muchos copépodos está gobernado por los principales factores de los mares: temperatura, salinidad y disponibilidad del alimento, el resultado es una adaptación metabólica acorde con el ambiente y la dominancia del zooplancton en los océanos del mundo (20).

Bentos

El fondo de los océanos es muy extenso en términos de área y de variedad de tipos de ambientes. Los estudios de carácter adaptativo en el ambiente bentónico son muy complicados, por la intrincada relación que existe entre los factores fisicoquímicos del sedimento, las interacciones entre los miembros de la comunidad, la productividad y las características del agua. Desde un enfoque comparativo, es posible encontrar adaptaciones fisiológicas similares entre las especies que habitan el mismo ambiente, señalando la estrecha interrelación entre la ecología y la fisiología de los organismos (27). Para esta sección, las adaptaciones serán relacionadas principalmente a los organismos de la zona nerítica. Las condiciones ambientales de esta zona son menos estables que en el mar abierto o el mar profundo. Posiblemente el factor físico más importante en esta región y que actúa sobre el fondo es la turbulencia producida por la acción de las olas, las cuales influyen a su vez en la homogenización de la temperatura y los nutrientes (29,31). Esto puede generar una productividad elevada, capaz de sostener altas poblaciones de zooplancton y organismos bentónicos.

Los estudios realizados por más de cincuenta años señalan que en la zona nerítica de ambientes templados es frecuente encontrar una composición similar en la comunidad bentónica, donde la dominancia y las especies cambian, pero se observa un mismo patrón de asociaciones. Ciertos grupos recurrentes ocupan el mismo tipo de sustrato sobre extensas áreas del océano, lo que sugiere que las asociaciones no son al azar y que el sistema de interacción mediante el cual actúa una combinación de factores, asegura la persistencia de la comunidad (20,34). Algunos de los principales factores involucrados en la persistencia de las comunidades bentónicas están relacionados con aspectos de la ecología larval.

Muchos de los organismos de la epifauna y de la infauna producen larvas que presentan estados de vida libre en el plancton antes de llevar a cabo la metamorfosis a adultos bentónicos. Se reconocen tres grandes tipos de larvas de acuerdo al almacén de energía en el vitelo y al número de huevos por desove: A) Larvas planctotróficas con poca reserva las cuales dependen del plancton para suplir sus requerimientos energéticos. Pueden producirse en grandes cantidades y una amplia dispersión es

garantizada por su larga permanencia en el plancton. B) Larvas lecitotróficas provenientes de desoves mucho menos numerosos pero con altas reservas energéticas, las cuales no se alimentan del plancton y su dispersión es menor. C) Larvas no pelágicas de desoves con muy pocos huevos, cada uno con gran cantidad de reservas, donde el desarrollo larval se lleva a cabo en el huevo y emergen como juveniles. Estas larvas, no presentan un estado de vida libre. Cada uno de los tipos de larvas presentan ventajas y desventajas. En el primer caso están a expensas de los depredadores por mas tiempo y dependen de la calidad del plancton. En el segundo, como el tiempo de residencia en el plancton es menor, la oportunidad de ser depredados también disminuye, así como la dispersión de las larvas. En el tercer caso las desventajas son el número reducido de huevos y la nula dispersión, sin embargo, no hay dependencia del plancton. Se asume que bajo ciertas condiciones uno de los tres tipos de vida larval es favorecido, por ejemplo, en zonas polares donde la productividad es reducida y confinada a un estrecho pico en el verano, los organismos bentónicos requieren de mayor tiempo en la obtención de suficiente energía para reproducirse, donde el desarrollo no pelágico es común. Las larvas lecitotróficas tienen ventajas en condiciones similares a larvas no pelágicas, aunque para estas la dispersión es importante ya que determina la sobrevivencia, como ocurre en los organismos de los mares profundos. Las planctotróficas son comunes donde el plancton está presente por largos periodos como en los trópicos (20,27).

El tipo de desarrollo larval, aunado con aspectos fisiológicos y de comportamiento pueden estar relacionados con la persistencia de las comunidades bentónicas. Las larvas responden a factores fisicoquímicos, como luz, presión y salinidad. Muchas presentan fototropismo positivo durante los estadios tempranos, lo cual les permite estar en la superficie, donde los movimientos de agua son mayores y pueden ser dispersadas a mayor distancia. En los estadios posteriores llegan a ser fototácticas negativas y migrar hacia el fondo. Algunas son muy sensibles a la luz y a la presión, por lo cual se mantienen a ciertos niveles de la columna de agua. Paralelamente, algunas larvas responden al tipo de sedimento y a las feromonas secretadas por los adultos, esta adaptación asegura la sobrevivencia de los juveniles y al mismo tiempo la persistencia de la comunidad (20,27,33).

Los estudios realizados con organismos bentónicos señalan, que el grueso del caparazón y la tasa de consumo de oxígeno de los crustáceos muestran relación con la actividad y al ambiente que habitan. Por ejemplo, los camarones *Farfantepenaeus aztecus* y *Scycionia brevisrostris* son organismos con esquemas morfofisiológicos de gran actividad, que les permite realizar desplazamientos verticales rápidos para reproducirse y para alimentarse. Las jaibas de la familia Portunidae, *Callinectes similis* y *Portunus spinicarpus* son considerados importantes predadores de nado rápido, cuyo ciclo de vida incluye migraciones de los juveniles desde la zona estuarina a la plataforma continental, donde los organismos maduran y liberan las larvas. Los cangrejos, *Calappa sulcata* y *Heparus epheliticus* son estrictamente marinos y pasan gran parte de su vida enterrados en la arena, su consumo de oxígeno es mucho menor que en los otros dos grupos de animales y su caparazón resulta ser considerablemente más grueso. Los resultados señalan una cercana relación entre el metabolismo y el estilo de vida de los organismos, donde las características morfofisiológicas de las especies reflejan una adaptación a las condiciones ambientales y también a las variaciones a lo largo de su ciclo de vida (20,35).

Macrofauna pelágica y mar profundo

Las características de los ambientes epi-, meso- y batipelágico han sido relacionados a la evolución de un amplio rango de adaptaciones funcionales entre las que destacan: el desarrollo de estructuras y funciones para el desplazamiento y la flotabilidad; métodos de localización geográfica y de los objetos, que intervienen en los procesos de alimentación, apareamiento, competencia y depredación. Así como la disminución del metabolismo y el aumento de la eficiencia metabólica, se consideran adaptaciones a la baja disponibilidad del alimento en las regiones meso- y batipelágicas (23,27,32).

Quizá la adaptación más significativa de los organismos del necton es la flotabilidad y el desarrollo de estructuras de propul asociadas a una forma hidrodinámica para facilitar el nado (13,20,32). La regulación de la flotabilidad se lleva a cabo en muchos peces por medio de una estructura específica llamada vejiga aérea o natatoria. La función principal de la vejiga es como órgano hidrostático, pero también está relacionado a

funciones accesorias para la respiración, la producción de sonido y percepción de la resonancia. La ventaja adaptativa de una estructura tan versátil, depende de la especie y el ambiente que habita. Por ejemplo, en especies del mar profundo la vejiga puede servir para el almacenamiento de grasa y posiblemente con funciones de flotación (13,32). En la pared de la vejiga se localiza un complejo secretor de gas con base en los vasos circulatorios. En muchos peces la reabsorción de gas es realizada por una estructura especial, llamada órgano oval, situado en la porción posterior de la vejiga gaseosa, en lugar de hacerlo a través de los vasos sanguíneos situados a lo largo de toda la pared superior de la vejiga (32).

Los desechos del metabolismo de proteínas también está relacionada a los mecanismos de flotabilidad en algunos organismos marinos (Figura 6). La mayor parte de los teleósteos y los invertebrados acuáticos son amoniotéticos, la excreción de amonio asociada al H^+ y CO_2 acidifica el agua cerca de la superficie branquial, atrapando al NH_3 en la forma no permeable NH_4^+ , lo cual aumenta la excreción de amoniaco. Algunos calamares y tunicados secuestran NH_4^+ metabólico en cámaras acidificadas especiales que actúan como un flotador. El NH_4^+ sustituye a iones mas pesados como Ca^{2+} , Mg^{2+} , SO_4^{2-} . Los elasmobranquios utilizan la urea producida a partir del amoniaco por la vía ornitina-urea para aumentar la osmolaridad corporal, y excretan la mayoría de los compuestos nitrogenados a través de las branquias. Este mecanismo de osmoregulación a partir de urea también es realizado por la Artemia, considerada el crustáceo osmoregulador por excelencia ya que tolera el más amplio rango de salinidad incluyendo las salmueras (4,5,11). La osmolaridad está relacionada con la flotabilidad por que la diferencia de densidad entre los organismos y el medio influye en el movimiento de los animales en el agua (6,7).

La flotabilidad está directamente relacionada con la actividad de los organismos pelágicos, la cual debe de ser abordada tomando en cuenta la temperatura. En general, la tasa de actividad y del metabolismo se incrementa con la temperatura, en el océano abierto existe un amplio rango de condiciones termales. En algunas regiones la temperatura del agua superficial puede ser mayor a los 30 °C. Por debajo de la zona fótica la temperatura usualmente se encuentra entre los 4 y los 7 °C, mientras que

debajo de los 1500m se registran temperaturas por debajo de los 4°C. En la región polar la temperatura puede ser tan baja como -2°C (20,31). Las especies de invertebrados que viven en ambientes eurytermales normalmente muestran mecanismos de compensación fisiológica para mantener relativamente constante su tasa metabólica. Mientras que especies estenotermas son afectadas significativamente por pequeñas variaciones de temperatura (20).

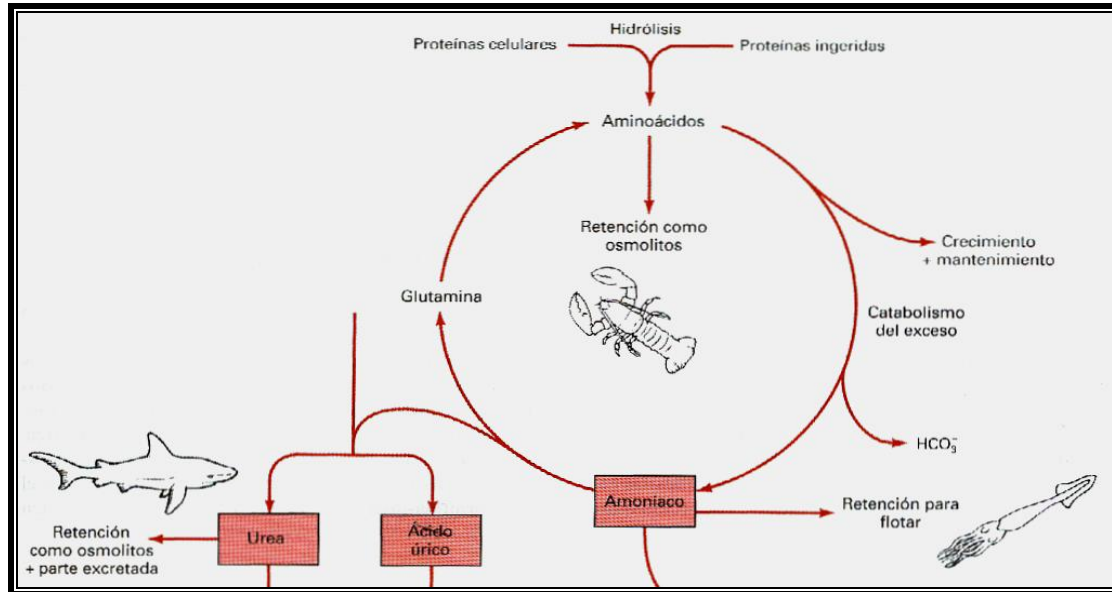


Figura 6. Esquemmatización sobre el uso de los productos nitrogenados resultantes del metabolismo de proteínas y su relación con la regulación osmótica y mecanismos de flotación de organismos acuáticos (4).

En los peces que nadan a alta velocidad, se observan morfo-adaptaciones para el mantenimiento del calor corporal. Las estructuras vasculares en diferentes partes de sus cuerpos funcionan como puentes para el intercambio de calor. Estos intercambios permiten a los peces operar como endotermos regionales, capaces de termoregular largas porciones de sus troncos musculares (6,7). La energía se genera a partir de altas tasas metabólicas de la actividad muscular. La capacidad temomreguladora les permite por un lado la generación de mayor poder de nado y también los protege contra cambios de temperatura durante las migraciones verticales (27). Por otro lado, la hemoglobina de estos peces parece ser menos afectada por la temperatura que en el resto de los teleósteos, lo cual resulta ser una ventaja adaptativa que reduce la

disociación prematura del oxígeno y la pérdida de difusión del oxígeno en la sangre. Paralelamente asegura que los músculos mas calientes, reciban el oxígeno que necesitan para mantener su actividad (6,13).

La concentración de oxígeno disuelto en los océanos casi siempre resulta adecuada para cubrir la demanda metabólica de los organismos pelágicos, a excepción de una región particular de profundidades intermedias donde la concentración puede ser menor a 0.5 ml/L (8,31). Los metazoarios que viven en esta capa incluyen invertebrados con capacidad anaerobia, los cuales presentan adaptaciones fisiológicas y morfológicas que comprenden superficies branquiales con áreas mayores para incrementar el intercambio gaseoso, alta ventilación y mejor aprovechamiento, acoplado a tasas metabólicas de rutina menores (23,27). El oxígeno disuelto en la profunda y fría zona abisal, parece estar cercano a los valores de saturación (6.3-6.4 ml/L) (31). Sin embargo, en algunas zonas de mucha tranquilidad pueden llegar a ser anóxicas, como la Trinchera Cariaco localizada en el Caribe. A profundidad de 2000 m estas aguas están habitadas solo por bacterias anaerobias, ya que el oxígeno libre es utilizado para la descomposición de la abundante materia orgánica que se acumula en el piso marino, proveniente de la zona superficial productiva. Como resultado se forma ácido sulfhídrico sobre el piso marino de 200 a 2000 m. Solamente las bacterias anóxicas que reducen compuestos sulfurosos están adaptadas a esta condición abisal tóxica (27).

El mar profundo es una zona completamente oscura en donde no se realiza la fotosíntesis y por lo tanto, depende del material orgánico transportado de áreas superficiales. La excepción son algunas zonas profundas donde ocurren reacciones quimiosintéticas a partir de bacterias adaptadas a la utilización de la energía del ácido sulfhídrico para construir compuestos orgánicos, como en las trincheras abisales antes mencionada, y las ventilas hidrotermales (31,33). La carencia de luz está relacionada a otra característica de los organismos del mar profundo como es la generación de bioluminiscencia. La ventaja adaptativa depende de la especie, algunos lo utilizan para capturar a su presa mientras que otros para encontrar a su pareja. La producción de luz es causada por la oxidación de la proteína luciferina y catalizada por la enzima luciferaza para producir una molécula que emite luz (27). Muchos organismos en la zona

mesopelágica y batipelágica presentan abundantes estructuras llamadas fotóforos para producir bioluminiscencia, señalando que la generación de luz de los organismos acuáticos representa una adaptación al ambiente oscuro (20). La falta de luz está relacionada a las adaptaciones estructurales en los órganos fotorreceptores. En términos generales los ojos de los organismos marinos que viven por arriba de los 2000 m presentan ojos grandes y en algunos casos tubulares con dos retinas, mientras que los organismos que habitan en profundidades mayores a 2000 m presentan ojos pequeños y en algunos casos carecen de ellos (20,27).

El factor que se considera con mayor fuerza selectiva para los organismos pelágicos en el mar profundo, es la presión hidrostática que suele ser de 200-600 atm (20,27). Investigaciones recientes señalan que la presión opera en el ámbito de las reacciones bioquímicas dependientes de enlaces químicos débiles como la estructura de las proteínas, las membranas celulares, y las interacciones entre las macromoléculas (enzimas, lípidos y ácidos nucleicos) (27). Por ejemplo, los peces de aguas profundas presentan enzimas musculares menos eficientes y en menor concentración. La combinación de estos factores probablemente conduzca a una tasa metabólica disminuida, la cual puede estar relacionada a la conducta de depredación: flotación y espera (20). No obstante, las enzimas del sistema nervioso no están afectadas, lo cual indica una adaptación bioquímica posiblemente relacionada a la formación de dímeros resistentes a alta presión (> 200 atm), pero los mecanismos bioquímicos y fisiológicos aun no han sido dilucidados (27). En cuanto a las membranas celulares, estas son afectadas debido a que los lípidos son más compresibles que el agua. La alta presión reduce la fluidez de la membrana. En bacterias expuestas a presiones mayores de 150 atm, se ha observado que incorporan lípidos de menor densidad para evitar daño en las membranas celulares, lo que se ha definido como adaptación homeoviscosa. Las membranas mitocondriales en los hígados de peces abisales, muestran que la proporción de ácidos grasos saturados-insaturado disminuye cuando se incrementa la presión, sugiriendo una adaptación similar (20,23).

En contraste con las especies pelágicas, la literatura disponible sugiere que independientemente a la presión del mar profundo, la tasa de consumo de oxígeno de

los animales del bentos depende solamente de la temperatura, y son frecuentemente comparables a las tasas de sus contrapartes de aguas someras con temperaturas similares (37,38). Por lo cual, se considera que la hipótesis de la limitación de alimento que ha sido propuesta para explicar la relación observada entre la temperatura, la profundidad y la tasa metabólica de los organismos pelágicos no se aplican para el bentos (23). Los anfípodos abisales, *Eurythenes glylus* y *Orchoene sp.* son abundantes depredadores en la biosfera del mar profundo. Poseen quimiorreceptores muy sensibles, que les permiten detectar restos de organismo y cadáveres grandes (ballenas, calamares gigantes) de los cuales se alimentan, desarrollando un papel importante en la estructura trófica de la comunidad del mar profundo (20). La epifauna sedentaria muestra una distribución espaciada sobre el plano abisal, sin embargo, en el piso de los cañones se observan importantes picos de biomasa y densidad. En las trincheras los organismos sedentarios encuentran condiciones favorables por la acumulación de la materia orgánica y las corrientes de turbidez. La trinchera del Cayman es un ejemplo importante de aguas oligotróficas que sostienen poca biomasa (0.01 g/m²), pero se encuentra una alta diversidad de organismos, esta situación es frecuentemente observada en animales de la infauna en sedimentos de *Globigerina* ooze del plano abisal. Estos casos posiblemente indican altas tasas de especiación en la biosfera del mar profundo y resulta opuesto a lo observado en aguas superficiales (27).

Tomando en cuenta que el ambiente acuático representan cerca del 72 % de superficie terrestre de nuestro planeta, y que en él, se han identificado más de 20,000 especies de crustáceos y más de 25,000 de peces (13,30,36,38), las adaptaciones fisiológicas abordadas en el ensayo representan una parte pequeña del vasto conocimiento generado a partir de estos dos grupos de animales, tan diversificados e importantes. Desde una perspectiva general, considero que las adaptaciones fisiológicas encontradas a lo largo del ensayo, conforman una ventana de posibilidades sobre interacciones biológico-ambientales para asomarnos en una de los puntos más polémicos sobre la teoría evolutiva, ¿la fuente de diversidad es independiente al entorno? Los comentarios los realizaré con base en el libro "En el nombre de Darwin" escrito por José-Leonel.

Darwin afirmó que la fuente de diversidad en una población es aleatoria, es decir, independiente tanto de sus efectos en la adaptación de los individuos, como de los estímulos provenientes de la interacción con el ambiente. Aunque este aspecto no ha recibido la atención que requiere desde una perspectiva experimental, se han realizado diversos estudios y los resultados obtenidos han sido muy controversiales. Especialmente los relacionados con altas tasas de mutación a altas temperaturas y la activación de genes crípticos.

En el primer caso se utilizaron descendientes de un ancestro común de *Escherichia coli*, mantenido a lo largo de 2000 generaciones a 37 °C. A partir de ellos se generaron colonias en medio acuoso, manteniendo un grupo de ellas a 42 °C, y el resto, a 37 °C para servir como control. Después de 100, 200 y 400 generaciones se les hizo competir con las ancestrales al incubar a 42 °C cantidades idénticas de individuos de las dos líneas de bacterias, y se contó el número de supervivientes de cada línea al término de 24 horas. Para minimizar el shock fisiológico de las ancestrales por el cambio de temperatura, se les preincubo por un día a 42 °C. Se definió un índice de adaptación W , como la razón entre el número de duplicaciones logradas por la línea de alta temperatura y el correspondiente de la línea ancestral. $W = 1$ indica igual velocidad de duplicación en las dos líneas, o sea, idéntico grado de adaptación. W mayor que 1 implica ventaja de la línea de alta temperatura, y W menor que 1 significa lo contrario.

De acuerdo con los datos experimentales cuando se utilizaron bacterias con 100 generaciones previas a 42 °C el índice de adaptación fue cercano a 1, por lo cual la línea de alta temperatura no mostró ninguna ventaja sobre la ancestral hasta este punto. Sin embargo, en los cultivos con bacterias previamente mantenidas a 42 °C durante 200 y 400 generaciones se observó un aumento de adaptación de ellas respecto a la línea ancestral, del orden de 7 a 8 %. Esta ganancia se consiguió por medio de mutaciones generadas en el medio caliente, pues las colonias del control no mostraron ninguna ventaja sobre las ancestrales. Mas aún, cuando la línea de alta temperatura compitió con la ancestral a 37 °C, volvió a vencerla mostrando una ventaja de adaptación del orden del 4 %. Estos experimentos son más convincentes que otros, donde las bacterias son manipuladas genéticamente o donde la adaptación al

medio depende de cambios extremos o artificiosos. En este experimento, la adaptación involucró posiblemente un conjunto grande y seguramente complicado de mutaciones, por lo que el aumento observado en el índice de adaptación refleja en cierta medida, la eficiencia adaptativa global del genoma. Desgraciadamente los resultados no son definitivos, pues pueden interpretarse en términos de que la mutación es dirigida por el ambiente, o de aceleración generalizada de mutaciones espontáneas. Las investigaciones sobre la activación de genes crípticos podrían otorgar los argumentos ante esta polémica.

Algunas bacterias utilizan sólo ciertos azúcares como fuente de energía, sin embargo si una colonia de bacterias se incuba en un medio donde solo existe un azúcar, regularmente se observa que al cabo de una o dos semanas aparecen mutantes capaces de utilizar el azúcar presente, generando nuevas colonias. Ello indica que los genes para producir las enzimas necesarias están en el genoma, sólo que por alguna razón no son fácilmente accesibles, y son llamado crípticos. El mecanismo de activación varía de un gen a otro e incluye en algunos casos, varias mutaciones puntuales consecutivas en el ADN. Las bacterias de *E. coli* posee un operón críptico cuya activación le permite digerir el azúcar salicina. La activación involucra mutaciones en dos genes y la probabilidad de estas mutaciones combinadas son del orden de 10^{-17} por célula. Por tanto en una colonia con 10^9 la probabilidad de encontrar una doble mutación sería aproximadamente de 10^{-8} ($10^9 \times 10^{-17} = 10^{-8}$). Sin embargo, transcurridas dos semanas de incubación en un medio donde el único azúcar presente era salicina, se observó que el 60 % de las colonias contenían mutaciones dobles, un enorme factor de aceleración de mutaciones dobles cercano a 10^8 .

Para determinar si la salicina había actuado solamente como un factor de selección de los mutantes observados, permitiéndoles crecer, reproducirse y formar colonias, pero sin desempeñar ningún papel en la generación de sus mutaciones, se cultivaron bacterias en un medio totalmente exento de azucares. Después de 28 días de incubación las bacterias supervivientes fueron transferidas a un medio con salicina, para detectar a las bacterias con capacidad de digerirla. No se formó ninguna colonia en el nuevo medio, indicando que la presencia de la doble mutación no había sido acelerada bajo

condiciones de estrés fisiológico por carencia total de alimento, sino por la presencia de salicina en el medio. De alguna manera, el medio con salicina generó los cambios genéticos necesarios para digerirla, es decir, se trata de mutaciones dirigidas.

Las moléculas de ADN son un complejo sistema dinámico donde la expresión de los genes está modulada por el ambiente a través de señales químicas inducidas en la membrana celular por los diversos estímulos externos. La polémica radica en que no sólo el aspecto fisiológico, sino la mutabilidad de la molécula de ADN, pudieran estar condicionados por el ambiente. Este tipo de mecanismos conferiría una gran ventaja adaptativa a los organismos y permitiría el flujo de información del ambiente hacia el genoma: proteínas eficientes → copiado inverso de RNAm → aparición o multiplicación del gene apropiado, contradiciendo el llamado así "dogma central de la biología contemporánea", de acuerdo con la cual la información fluye solamente en la dirección opuesta. Definitivamente los resultados no son concluyentes pero marcan una pauta para la reconsideración de la teoría evolucionista darwinista, y también señalan la falta de investigaciones para determinar si el ambiente pudiera tener implicaciones sobre la fuente de variación en las poblaciones, con lo cual la teoría lamarckista se introduciría por la puerta trasera y las adaptaciones al ambiente tendrían que ser abordadas bajo otra perspectiva.

Bibliografía

1. Darwin C. 1859. El origen de las especies Edit. Porrúa. 2ª. Edic. 379 pp.
2. Torres J. 1995. En el nombre de Darwin. Edit. Fondo de Cultura Económica 1ª. Edic. 133 pp.
3. Lampert W., Sommer U. 1997. Limnoecology. Edit. Oxford University Press, EUA. 382 pp.
4. Randall D., Burggren W., French K. 1998. Fisiología Animal. Edit. Mc. Graw Hill-Interamericana. 4a. Edic. 795 pp.
5. Hochachka P. y Somero G. Strategies of Biochemical Adaptation. Edit. Cambridge University Press. 358 pp.
6. Prosser L. 1978. Comparative Animal Physiology. Edit. Saunders College Publishing, 3a. edic. 966 pp.

7. Hill R. 1976. Comparative Physiology of Animals. Edit. Harper and Row Publishers. 656 pp.
8. Libes, S. 1992. An introduction to marine biogeochemistry. Edit Wiley and Sons Inc. 734 pp.
9. Maitland, P. 1990. Biology of fresh waters. Edit. Chapman and Hall, 2a. edic. 276 pp.
10. Kinne O. 1971. Marine Ecology Vol. I Enviromental factors. Part 2. Edit. Wiley-Interscience, Great Britain. 1244 pp.
11. Newell, R.C.1976. Adaptation to environment: essays on the physiology of marine animals. Edit. Butterworths 539 pp.
12. Lahlou, B. 1980. Epithelial transport in the lower vertebrates. Edit. Cambridge University Press. 1a. Edic. 366 pp.
13. Jobling, M. 1995. Environmental Biology of Fishes. Edit. Chapman and Hall, London. 1a. Edic. 455 pp.
14. Kennedy V.S. 1982. Estuarine Comparisons. Edit. Academic Press. New York, USA. 709 pp.
15. Alcock, J. Animal behavior. International Student Edition. Sinauer. 4a. Edic. 596 pp.
16. Barber, R. Mooers, C., Bowman, M., Zeitzschel, B. 1983. Osmoregulation in estuarine and marine animals. Edit. Springer-Verlag. 221 pp.
17. Hochachka P.W. 1980. Living without oxygen. Edit. Harvard University Press, London, England. 181 pp.
18. Pisam, M., A. Caroff, y A. Rambourg. 1987. Two types of Chloride cells in the gill epithelium of s freshwater-adapted euryhaline fish: *Lebistes reticulatus*; their modifications during adaptation to saltwater. *American Journ Anatomy* 179: 40-50.
19. Rosas C., Cuzon G., Gaxiola G., Le Priol Y., Pascual C., Rossignol, Contreras, F., Sanchez A., y Van Wormhoudt A. 2001. Metabolism and growth of juvenils of *Litopenaeus vannamei*: effect of salinity and dietary carbohydrate levels. *Journ Exp. Mar. Biol. Ecol.* 259: 1-22.
20. Nybakken, J. 1997. Marine Ecology . Edit. Benjamin Cummings, 4a. edic. 481 pp.
21. Wannamaker, C., y Rice, J. 2000. Effects of hipoxia on movements and behavior of selected estuarine organisms from the southeastern United States. *Journ. Exp. Marine Biol. Ecol.* 249: 145-163
22. Herreid, C. 1980. Hypoxia in invertebrates. *Comp. Biochem. Physiol.* 67A: 311-320

23. Kinne O. 1972. Marine Ecology Vol. I Environmental factors. Part 3. Edit. Wiley-Interscience, Great Britain. 1774 pp.
24. Hochachka P.W. 1986 Defense strategies against hypoxia and hypothermia. *Science*. 231: 234-241.
25. Rosas, C., Sanchez A., Diaz-Iglesia E., Brito, R., Martinez E., y Soto L.1997. Critical dissolved oxygen level to *Penaeus setiferus* and *Penaeus schmitti* postlarvae (PL 10-18) exposed to salinity changes. *Aquaculture*. 152: 259-272
26. Rosas, C., Vanegas, C., Alcaraz, G., y Diaz F. 1991. Effect of eyestalk ablation on oxygen consumption of *Callinectes similis* exposed to salinity changes. *Comp. Biochem. Physiol.* 100A(1): 75-80
27. Vernberg, J. 1981. Functional adaptations of marine organisms. Edit. Academic Press. New York, EUA. 346 pp.
28. Kinne, O. 1975. Marine Ecology. Vol. II. Physiological Mechanisms. Edit. John Wiley and Sons. 992 pp.
29. Parsons, T., Takahashi, y Hargrave, B. 1984 Biological Oceanographic Processes . Edit. Pergamon Press. 3a. Edic. 330 pp.
30. Earle S. 1999. The living ocean. Edit. Island Press. 2a. edic. 214 pp
31. Lalli, C, y Parsons, T. 1997. Biological Oceanography an introduction. Edit. Butterworth Heinemann. 2ª. Edic. 314 pp.
32. Lagler, K.F., Bardach, J.E., Miller R.R., y Passino D.R. 1984. Ictiología. AGT editor. 1a. Edic. 489 pp.
33. Neshyba, S. 1987. Oceanography. Perspectives on a fluid earth. Edit. Wiley. 506 pp.
34. Barnes, R.S. y Hughes R.N. 1999. An introduction to Marine Ecology. Blackwell Science Ltd. 3a. edic. U.K. 286 pp.
35. Sanchez A., Rosas C., Escobar E., y Soto, L. 1991 Skeleton weight-free oxygen consumption related to adaptations to environment and habits of six crustacean species. *Comp. Biochem. Physiol.* 100A(1): 69-73
36. Barnes R. 1983. Zoología de los Invertebrados. Edit. Interamericana. 3a. edic. 826 pp.
37. Erdman, R. Blake, N, and Torres, J. 1991. Oxygen consumption of the deep-sea crabs *Chaceon fenneri* and *C. quinquegens* (Brachyura: Gerynidae) *Comp. Biochem. Physiol.* Vol. 99A(3): 383-385
- 38 Bliss D. 1985 The Biology of Crustacea. Vol. 9. Edit. Academic Press. 549 pp.