

RITMOS CIRCADIANOS DE ACTIVIDAD LOCOMOTORA EN RHAMDIA QUELEN¹

SCAGLIONE, M. C.²; GERVASONI, S. H.²; GARBE, N. E.²;
MAROZZI, M.² & CERUTTI, R.D.²

RESUMEN

En este trabajo se analizan los ritmos de actividad locomotora del *Rhamdia quelen* (Quoy & Gaimard, 1824), pez teleósteo de interés en acuicultura en Sudamérica. Se llevaron a cabo dos experimentos con 30 animales, mantenidos por tríos en estanques de 100 litros. Cada acuario tenía un sensor infrarrojo para registrar el movimiento de los peces. En el primer experimento se caracterizó la ritmicidad diaria de actividad reposo bajo condiciones de luz-oscuridad LO 12:12. El segundo experimento fue diseñado para estudiar el marcapaso endógeno. Para ello se invirtió el ciclo LO para analizar la resincronización. Posteriormente los ritmos circadianos se estudiaron bajo condiciones de curso libre en luz constante y pulsos ultradianos. Nuestros resultados muestran que *R. quelen* es una especie estrictamente diurna. Los ritmos de actividad diaria que se resincronizan rápidamente tras invertir el ciclo LO y persisten bajo condiciones de curso libre LL y pulsos cortos, sugiriendo un origen circadiano.

Palabras claves: cronobiología, ritmos biológicos, fotoperiodo, actividad locomotora, *Rhamdia quelen*.

SUMMARY

Circadian rhythms of the locomotor activity in *Rhamdia quelen* (South American catfish).

In this paper were analyzed the rhythms of locomotor activity in *Rhamdia quelen* (Quoy & Gaimard, 1824), teleost fish of interest in South American aquaculture. For this, two experiments were performed. Ten groups of 3 individuals each were maintained in tanks of 100 liters. In each aquarium, it was used infrared sensors in order to record the movement of fish. In the first experiment the daily rhythmicity of activity-rest was characterized under 12:12 hours light-dark (LD) conditions. The

1.- Subsidiado por SECTeI de la Provincia de Santa Fe como Apoyo a proyectos de investigación sobre temas de interés provincial desarrollados por Grupos de Investigación pertenecientes al sistema de Ciencia, Tecnología e Innovación, con Institución Adoptante.

2.- Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional del Litoral. Kreder 2805. Esperanza, provincia de Santa Fe. Email: mescagli@fcv.unl.edu.ar

Manuscrito recibido el 27 de noviembre de 2013 y aceptado para su publicación el 1º de abril de 2014.

second experiment was designed to study the endogenous pacemaker. In that sense, the LO cycle was reversed to analyze resynchronization. Subsequently the circadian rhythms were studied under free course in constant light and ultradian pulses. Our results showed that the *R. quelen* is a strictly diurnal species, the rhythms of daily activity resynchronized quickly after investing the LO cycle and persist under free course LL and short pulses, suggesting a circadian origin.

Key words: chronobiology, biological rhythms, photoperiod, locomotor activity, Rhamdia quelen

INTRODUCCIÓN

Los ritmos biológicos no constituyen un fenómeno casual ni resultan de un seguimiento pasivo de las condiciones ambientales, sino que forman parte del proceso de adaptación de los seres vivos al ambiente. Su importancia radica en que ajustan los procesos internos con los cambios periódicos externos, preparando así al organismo para situaciones predecibles y repetitivas (Aschoff, 1981). Estos ritmos son de origen genético (Hardin *et al.*, 1990), y son característicos de cada especie animal, aunque pueden observarse variaciones interindividuales. Se sabe que el patrón rítmico diario de la actividad locomotora de los peces se sincroniza a través del ciclo de luz-oscuridad (LO) (Thorpe, 1978). En condiciones constantes de laboratorio, diversos ritmos biológicos continúan expresándose durante días, meses o años, dependiendo de la especie y de las condiciones experimentales. En estos casos, se los denomina ritmos en libre curso y son la expresión de relojes biológicos endógenos. Para examinar el carácter endógeno de los ritmos, se suele aislar a los animales de cualquier estímulo temporal externo mediante el uso de oscuridad constante (OO), luz constante (LL) o pulsos LO ultradianos (Ericsson y Van Veen, 1980). El uso de pulsos LO ultradianos se debe a que, en estudios anteriores con peces, este ciclo

LO ha demostrado ser un factor estabilizador que impide la disociación rápida de múltiples osciladores circadianos (Ericsson y Van Veen, 1980; Sánchez-Vázquez *et al.*, 1996). Aunque el periodo endógeno (*tau*) que muestran los vertebrados superiores bajo condiciones de curso libre es muy estable, los peces poseen un sistema circadiano flexible, pudiendo mostrar dualidad de fase (dualismo nocturno/diurno) e inestabilidad de *tau* (Sánchez-Vázquez *et al.*, 1995). Como la duración del periodo de los ritmos circadianos de curso libre suele ser diferente de 24 horas, los organismos ajustan sus marcapasos internos en función de estímulos temporales externos, tales como la disponibilidad de comida, la luz o los cambios diarios de temperatura; aunque la luz es el sincronizador (“zeitgeber”) de mayor importancia en la mayoría de los casos (Ali, 1992). Conocer en profundidad los ritmos de las diferentes especies de peces puede ser de utilidad para mejorar la gestión y la práctica de la acuicultura. No obstante, la información disponible sobre los ritmos locomotores de los peces es reducida, y todavía existe cuestionamiento acerca de si las distintas especies muestran ritmos diurnos, nocturnos, crepusculares, o patrones mixtos. Es más, en muchos casos no existe certeza de si los ritmos diarios son inducidos externamente por el ciclo LO o por un marcapasos circadiano interno (Iigo y Tabata, 1996).

El bagre sapo (*Rhamdia quelen* Quoy & Gaimard, 1824), es una especie de pez en la familia Pimelodidae, de agua dulce que se encuentra en América Central y del Sur (Ferraris, 2007). Es endémico de la región central de Argentina, sudeste de Brasil y Uruguay (Froese & Pauly, 2011). Es una especie interesante para producción y mercado, óptima carne (18% proteína y 4% de grasas), pocas espinas, carencia de escamas, alto índice reproductivo, rápido crecimiento y relativo fácil manejo. En cautiverio acepta el alimento artificial, se adapta a diferentes ambientes, es de fácil manejo y presenta excelente crecimiento (Luchini, 1990). Es una especie con alto potencial en la acuicultura santafesina.

La mayoría de los autores describen al bagre sapo como una especie de actividad predominante nocturna (Hahn *et al.*, 1997; Lu & Peters, 2003), algunos como diurna (Paxton, 1997; Petry y Schulz, 2000) y otros crepuscular (Schulz y Leuchtenberger, 2006), desconociéndose en esta especie la organización circadiana. La alimentación de peces en cautividad generalmente se lleva a cabo durante el día, en horario laboral. Dado que en acuicultura los costos por alimentación representan un 40-50% de los costos totales de producción, deberían optimizarse las estrategias de alimentación con el objetivo de mejorar la producción; esto requeriría que se tomaran en consideración los ritmos biológicos de alimentación de la especie.

El objetivo de esta investigación fue analizar los patrones de actividad locomotora y los mecanismos endógenos que impulsan los ritmos biológicos del bagre sapo (*R. quelen*). Para ello se registró la actividad locomotora de los peces bajo un régimen de fotoperiodo de LO 12:12, posteriormente se realizaron estudios de resincronización tras la inversión de los ciclos LO y bajo condiciones de curso libre (OO y pulsos LO ultradianos).

MATERIALES Y MÉTODOS

Este estudio se llevó a cabo bajo condiciones ambientales controladas, en el laboratorio de Cronobiología de la Facultad de Ciencias Veterinarias dependiente de la Universidad Nacional del Litoral. Se estudiaron 30 individuos (*R. quelen*) de aproximadamente de 200-250 g de peso corporal, de ambos sexos y procedentes del criadero “Pez Campero” de la ciudad de Paraná, Entre Ríos, los cuales se distribuyeron por tríos en estanques. Antes de iniciar el experimento permanecieron 30 días en aclimatación. Cada acuario, de 100 litros, estaba provisto de agua dulce, disponía de un filtro individual, un difusor de oxígeno y tres tubos de PVC (32 mm de diámetro, 200 mm de largo) dispuestos de modo que formaban un refugio triangular. La temperatura del agua se mantuvo estable en 25°C controlando la temperatura de la habitación mediante un termostato electrónico, con fluctuaciones de $\pm 0,2^{\circ}\text{C}$ entre el día y la noche. Los tanques tenían en su parte superior tiras de led interior blanco frío modelo SMD 3528 que proporcionaban una intensidad lumínica media de 100 lux a nivel de la superficie del agua. Se controló el fotoperiodo de forma automática mediante un reloj digital programable (Datamicro, Orbis, España). El alimento (1% de su peso corporal) se proporcionó una vez al día, a intervalos irregulares, para impedir que cualquier rutina periódica pudiera actuar como sincronizador. Se limpió el acuario cada 3 ó 4 días, eliminando las heces y los gránulos restantes con un sifón y cada dos semanas, se sustituyó el 20% del volumen de agua. Para asegurar las condiciones de aislamiento y evitar que los peces se vean entre sí, se utilizaron estanques de plástico opaco. A cada acuario, a 10 cm del fondo se le instaló una fotocélula de infrarrojos (Omron, E3S-AD62, Japón). Cuando un

pez nadaba en el área y atravesaba el haz de luz, se generaba una señal que quedaba registrada en el ordenador como un evento de movimiento. El ordenador fue programado para registrar los eventos de movimiento acumulados en periodos de 10 minutos.

Procedimiento experimental

Para determinar los ritmos de actividad diaria del bagre sapo, su naturaleza circadiana, así como su sincronización a la luz, se diseñaron dos experimentos siendo utilizados los mismos peces en ambos experimentos:

Experimento I: Caracterización de la ritmicidad diaria de actividad reposo en *R. quelen* bajo condiciones LO 12:12

Los ritmos diarios de actividad locomotora de *R. quelen* se registraron bajo un ciclo LO 12:12 (luces encendidas a las 8:00 h y apagadas a las 20:00 h), durante 7 días a partir del momento en que los peces desarrollaron un patrón diario bien definido, verificado con el actograma.

Experimento II: Caracterización y determinación del origen de la ritmicidad diaria de actividad reposo en *R. quelen* bajo condiciones de curso libre (LL y pulsos LO ultradianos)

Para analizar la resincronización tras invertir el ciclo LO, el mismo se cambió a OL durante 11 días, doblando una de las fases de luz (luces encendidas a las 20:00 h y apagadas a las 8:00 h). Al invertir el ciclo LO, se estudió la influencia del marcapasos interno, ya que los ritmos controlados de forma endógena requieren cierto número de ciclos para resincronizarse. Posteriormente, los ritmos circadianos se estudiaron bajo condiciones de curso libre, exponiendo a

los peces a pulsos ultradianos LO (3h de luz y 3h de oscuridad) durante 10 días, luz constante (LL) durante 7 días y pasando luego nuevamente a pulsos ultradianos LO (1,30 h de luz y 1,30 h de oscuridad) durante 7 días. Para restablecer la sincronización a la luz y reajustar el marcapasos circadiano, se permitió que los peces se sincronicen con un ciclo LO 12:12 durante 7 días, antes de exponerlos a cada fotoperiodo.

Análisis estadístico

Para analizar los datos recogidos en el ordenador de registro se utilizó un software de cronobiología El Temps (v.1, 179 Prof. Díez-Noguera, Universidad de Barcelona). Los actogramas se realizaron a doble trazo para una mejor visualización. La duración de los periodos diarios (T) y endógenos (*t*) se estudiaron utilizando el análisis del periodograma de Sokolove-Bushell, en el programa Temps. Además de los actogramas y periodogramas se obtuvieron también las ondas medias diarias y los gráficos polares. Los porcentajes de actividad se calcularon utilizando los datos combinados de todos los tanques y comparando los recuentos hechos durante la fotofase con los realizados durante la escotofase.

RESULTADOS

Caracterización de la ritmicidad diaria de actividad reposo en *R. quelen* bajo condiciones LO 12:12

Bajo condiciones de LO 12:12, nuestros resultados indican que los periodos de actividad en bagres observados en el periodograma de la Figura 1, se ajustan a una ritmicidad diaria con un periodo (T) de 24 h, con un rango de variación entre 22,05 y

26,20 h. Los actogramas de todos los estanques mostraron gran similitud en la actividad locomotora, en la Figura 2 se aprecia el actograma del estanque 6. La inspección visual de los registros representativos en el primer periodo estudiado (LO 12:12) subrayan un patrón bien definido de actividad locomotora diaria similar en todos los peces.

En la Tabla 1 se observa que durante los periodos de luz las medias de actividad (interrupciones del haz de luz cada 10 minutos) fueron de 40 y en el de oscuridad de 2 (tasa L/O 20), indicando que la *R. quelen* es una especie de actividad locomotora diurna. El ritmo de actividad promedio que manifestaron los peces se observa en el gráfico de ondas medias (figura 3A), donde los valores medios para cada punto y sus desvíos en la fase de luz y en la de oscuridad están separados de la media de actividad diaria. La figura 3B, gráfico polar construido con parámetros del cosinor realizados por medio del análisis de Fourier nos muestra que su vector apunta a las 14:07 h correspondiendo

al horario donde se manifiesta la acrofase promedio para la actividad de los bagres. Las tangentes a la elipse, trazadas a partir del centro del círculo, delimitan un intervalo de tiempo correspondiente al rango de la acrofase (13:41 h - 14:34 h). La longitud del vector nos indica la amplitud del ritmo (19,27). Se aprecia que la elipse no incluye el origen de coordenadas, denotando con una certeza del 95% la existencia de ritmo diario.

Experimento II: Caracterización y determinación del origen de la ritmicidad diaria de actividad reposo en *R. quelen* bajo condiciones de curso libre (LL y pulsos LO ultradianos).

Con el fin de estudiar la sincronización del ritmo diario se invirtió el fotoperiodo de LO 12:12 a OL 12:12 doblando la duración de una fase de luz. La Figura 3 C, muestra el ritmo de la actividad media de los peces, donde los valores medios y sus desvíos en la fase de noche subjetiva (8 a 20 horas) y en

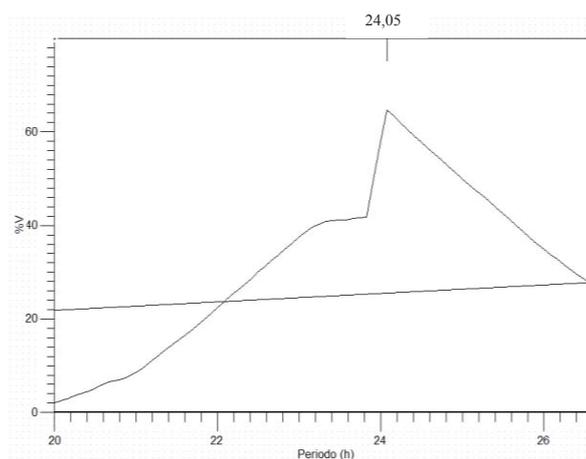


Figura 1: Periodograma de *R. quelen* (n=30) bajo condiciones de LO 12:12

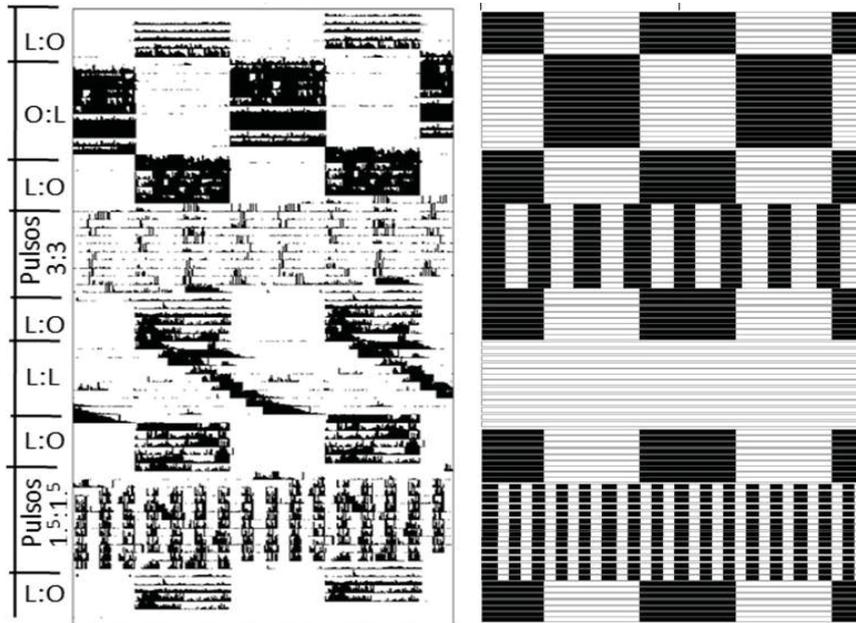


Figura 2: Actograma de doble trazo de *R. quequen* ($n=3$) en un estanque representativo (panel izquierdo) y esquema de los diferentes fotoperiodos (panel derecho). Las barras blancas y negras en el gráfico del panel.

Tabla 1: Medias de actividad (X) (activación de la fotocélula cada 10 minutos), porcentajes (%) y tasas registradas en cada estanque y el promedio bajo un ciclo LO 12:12.

Estanque		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Prom
X	Noche	4	3	3	1	2	1	2	1	4	2	2
	Día	36	37	41	42	35	41	41	46	38	40	40
%	Noche	9,22	6,51	6,45	1,65	4,75	2,17	4,15	3,02	9,46	3,98	5,08
	Día	90,78	93,49	93,55	98,35	95,25	97,83	95,85	96,98	90,54	96,02	94,92
Tasa		9,00	12,33	13,67	42,00	17,50	41,00	20,50	46,00	9,50	20,00	20,00

la de luz (20 a 8 horas) están separados de la media de actividad diaria (60,50 activación fotocélula cada 10 minutos).

La resincronización al nuevo ciclo LO fue rápida. Los bagres ajustaron su actividad al ciclo OL retrasando 12 horas el comienzo de la fase activa, sin alterar su duración (Fig. 2). Durante el nuevo ciclo LO, estos peces exhibieron alguna actividad durante la fase de oscuridad, seguramente como reminiscencia de la fase activa previa (día subjetivo). Esta actividad nocturna residual fue disminuyendo paulatinamente en algunos y se mantuvo en otros.

La figura 3D, gráfico polar del experi-

mento de cambio de fase nos muestra que la acrofase promedio para la actividad de los bagres se presenta a las 2:08 h, correspondiendo al horario donde apunta el vector. Las tangentes a la elipse, delimitan el intervalo de tiempo correspondiente al rango de la acrofase (1:50 h - 2:26 h). La amplitud del ritmo (59,03 movimientos/10 minutos) está dada por la longitud del vector. Además resulta evidente que la variación registrada denota con una certeza del 95% la existencia de un ritmo diario estadísticamente significativo, debido a que la elipse no incluye el centro de la esfera.

Para comprobar el carácter endógeno del

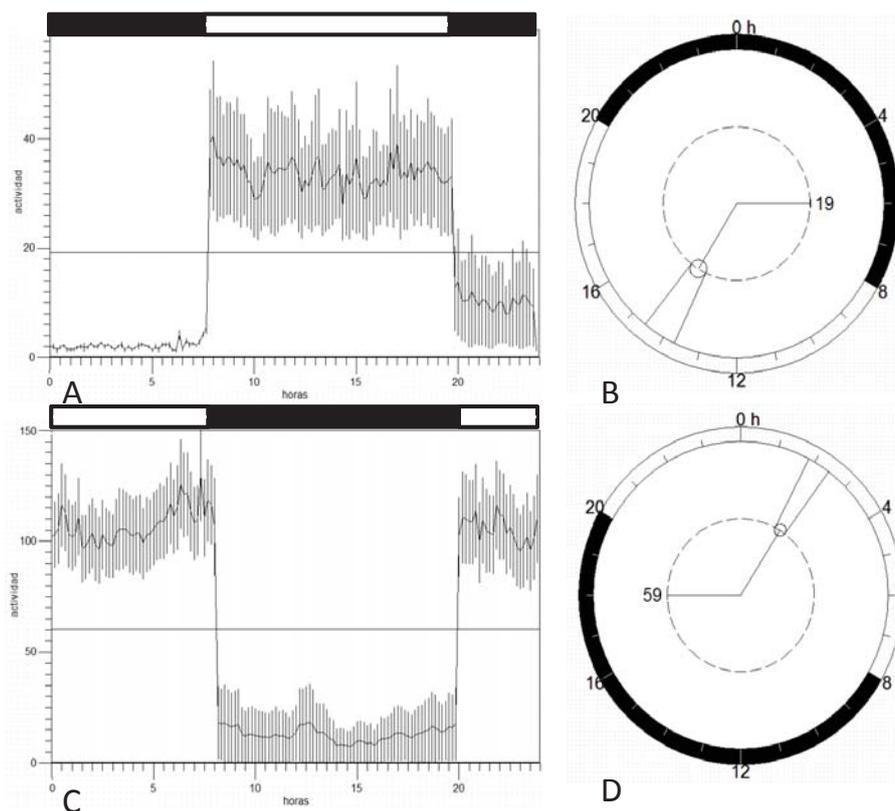


Figura 3: Ondas medias y Gráfico polar de *R. quelen* ($n = 30$) bajo fases de LO 12:12 con inversión de fases. La duración de la fase de oscuridad está indicada por la barra negra en la gráfica. Los valores representan la media \pm EEM.

ritmo bajo condiciones de curso libre, se sometió a los peces a pulsos ultradianos LO 3:3, condiciones de luz constante LO 24:00 y pulsos ultradianos LO 1,30:1,30, intercalando periodos de resincronización LO 12:12 entre cada fase experimental.

Como se observa en la figura 2 bajo diferentes fotoperiodos los peces bajo luz continua entraron en libre curso rápida-

mente, mientras que cuando se encontraron bajo pulsos cortos LO 1,30:1,30 y LO 3:3 adaptaron su actividad al sincronizador.

Los periodos de los ritmos de curso libre bajo condiciones de luz continua, calculados mediante el análisis del periodograma, manifestaron en todos los tanques valores similares con un promedio $t = 26$ h (25,83 h -26,50 h).

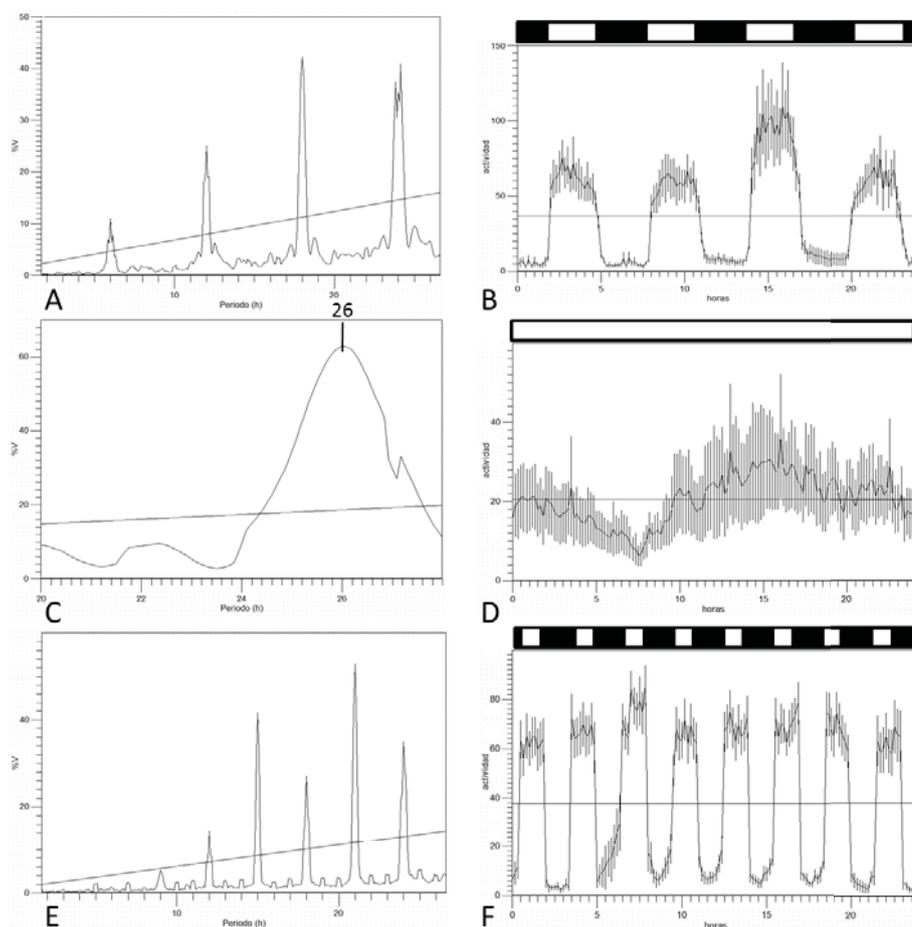


Figura 4: Periodograma y Ondas medias diarias de *Rhamdia* ($n = 30$) bajo pulsos ultradianos LO 3:3 (A y D), condiciones de luz constante LO 24:00 (B y E) y pulsos ultradianos LO 1,30:1,30 (C y F). En las ondas medias la duración de la fase de oscuridad está indicada por la barra negra sobre la gráfica, la actividad expresada en activación de la fotocélula cada 10 minutos y los valores representan la media \pm EEM.

En la Figura 4 A, B y C se observan los periodogramas para los tres fotoperiodos (n=30). A, pulsos ultradianos LO 3:3 (T = 6 h); B, condiciones de luz constante LO 24:00 ($t = 26$ h) y C, pulsos ultradianos LO 1,30:1,30 (T = 3 h).

En la Figura 4 D, E y F mediante el gráfico de ondas medias se manifiesta el ajuste de la actividad al sincronizador en el caso de los pulsos ultradianos LO 3:3 (D) y pulsos ultradianos LO 1,30:1,30 (F) mientras que en condiciones de luz constante LO 24:00 (E) los valores medios y sus desvíos no están separados de la media de actividad diaria debido a que los animales se encuentran en curso libre.

DISCUSIÓN

Bajo condiciones experimentales, los bagres se comportaron como una especie diurna y mostraron muy poca actividad durante las horas de oscuridad, momento en que los peces se refugiaron en sus resguardos. Los efectos enmascarantes de la luz y la sincronización a ella podrían explicar por qué la mayoría de los peces se resincronizaron de forma prácticamente inmediata tras invertir el ciclo LO, pues sólo algunos bagres mostraron actividad nocturna de transición durante los primeros días de resincronización (Fig. 2). Una respuesta circadiana tan débil podría sugerir que los ritmos diarios son dirigidos de forma exógena por la luz, pero el hecho de que los ritmos de actividad persistieran bajo condiciones de curso libre apunta a la existencia de un mecanismo interno de sincronización, como fué sugerido para las tencas (*Tinca tinca*) (Herrero *et al.*, 2003). Los ritmos endógenos se manifestaron en la totalidad de los peces expresando grandes similitudes (Fig. 2), con valores de t

de 25,83 h a 26,50 h cuando se sometieron a luz continua. La marcada influencia de la luz apareció también bajo diferentes situaciones fotoperiodicas, pues la duración de la fase de luz determinó de forma directa la duración de la actividad al invertir el fotoperiodo (Fig. 2 y 3C), cuando fueron expuestos a pulsos lumínicos de 3 horas (Fig. 2 y 4B) y a pulsos lumínicos de 1:30 horas (Fig. 2 y 4F).

Con mucha frecuencia, los peces de agua dulce muestran signos de actividad típicamente nocturna (Müller, 1967), como ejemplo el siluro (Tabata *et al.*, 1989 y Trajano y Menna-Barreto, 1995). No obstante, algunas especies de agua dulce como la trucha arcoiris son diurnas y otras, como el carpín dorado, muestran dualidad de fase (Sánchez-Vázquez *et al.*, 1996). La mayoría de las referencias citan al bagre como una especie de actividad predominante nocturna (Hahn *et al.*, 1997; Lu & Peters, 2003), aunque se observaron patrones divergentes entre las distintas especies. En un estudio realizado sobre los niveles de actividad en bagre *Corydoras ambiacus* y *C. pygmeus*, ambas especies fueron crepusculares, pero *C. ambiacus* mostró más actividad en la noche, y *C. pygmeus* era más activo durante el día (Paxton, 1997). Schulz y Leuchtenberger (2006) en un monitoreo de actividad por telemetría en *R. quelen*, realizado en condiciones naturales en un embalse de la Universidad de do Vale do Rio dos Sinos al sur de Brasil, registraron que las tasas más altas de actividad de estos peces se produjeron en la mañana y al anochecer. En experimentos en acuario, juveniles de *R. quelen* fueron activos por la noche y tomaron el 70% de su alimentación diaria en la escotofase. Cuando la comida era ofrecida solamente durante el día, disminuyeron la actividad total de la alimentación (Houssain *et al.*, 1999). En nuestro estudio, los bagres expuestos a cambios de fotoperiodo exhi-

bieron conductas locomotoras estrictamente diarias, con un promedio de 94,92% de su actividad concentrada en la fotofase. Por tanto, esta especie debe clasificarse dentro de la categoría de peces diurnos.

Los cambios en el ciclo LO han sido utilizados con asiduidad para investigar el sistema circadiano, tomando el número de ciclos de transición necesarios para la sincronización como un indicador de la potencia del mecanismo endógeno de sincronización. Por lo general, los peces necesitan muy pocos ciclos de transición para resincronizarse con un nuevo ciclo LO. El *Notegominus crysoleucas* (golden shiner), por ejemplo, sólo necesita 2 ó 3 días para resincronizarse tras una inversión de 12 horas (Laguë y Reeb, 2000); mientras que la lubina, una especie marina que pertenece a la familia Moronidae, necesita sólo un día (Sánchez-Vázquez *et al.*, 1995) al igual que los bagres en este estudio. En otras especies de peces teleósteos, también se ha observado la resincronización casi inmediata como respuesta a las inversiones del fotoperiodo, sugiriendo que una influencia débil del marcapasos circadiano y un poderoso efecto enmascarante o sincronizador de la luz, podría ser característica común en el comportamiento circadiano de las especies pertenecientes a esta división.

La participación del componente endógeno en los ritmos de actividad diaria de los bagres se manifiesta en forma potente, porque estos peces mostraron valores de t significativos con un bajo grado de variabilidad (Tabla 2). Similar a los mamíferos, los bagres presentaron ritmicidad circadiana (ritmos de curso libre presentes en casi la totalidad de los individuos) en condiciones de luz constante. En este trabajo los bagres solo entraron en curso libre cuando el fotoperiodo fue LL a diferencia de lo encontrado por otros autores como Herrero *et al.* (2003). Estos investigadores reportan que las ten-

cas no solo entraban en libre curso cuando estaban sometidas a fotoperíodos LL sino también con pulsos ultradianos (0,40:0,40 h). Este diferente comportamiento probablemente fue debido a que los pulsos utilizados en nuestro experimento fueron de mayor duración (3:3 h y 1,3:1,3 h). También en el *Carassius auratus*, Iigo y Tabata (1996) encontraron que un 57%, 57% y 67% de los peces en condiciones de OO, LL y LL tenue respectivamente, se comportaron rítmicamente. En otras especies de peces, sin embargo, la presencia del sistema circadiano aparece de forma más consistente como en nuestro estudio y se han detectado ritmos de curso libre en un mayor porcentaje de individuos, observándose que la constancia de las condiciones desempeña un papel importante para evitar que el marcapasos circadiano se debilite. Así, en especies diurnas de peces tales como la trucha, la ritmicidad circadiana es más clara bajo LL (83,8%) y bajo pulsos LO ultradianos (66,7%) que bajo una luz tenue constante (16,7%) (Sánchez-Vázquez y Tabata, 1998). Dado que los bagres no exhibieron actividad durante la fase de oscuridad, nuestro estudio no incluye un examen de los ritmos circadianos bajo condiciones de OO. Bajo LL, los ritmos de curso libre fueron estables, con valores promedios en los estanques de t entre 26 y 27,5. Dada la estabilidad en las periodicidades de curso libre como la variabilidad intraespecífica e interespecífica se podría considerar los valores de t con confianza a la hora de utilizarlos para caracterizar la especie en particular. Esto contrasta con la postura clásica ante los ritmos circadianos de los peces que considera que son flexibles y están controlados por un sistema circadiano relativamente débil, intensamente influenciado por el ambiente (la luz, en particular). Si bien mucho de lo anterior es cierto y parece estar refrendado por los resultados obtenidos en tencas (He-

rrero *et al.*, 2003), determinadas especies de peces muestran ritmos circadianos estables y sólidos, en coincidencia con este estudio en *R. quelen*. Así ocurre con un lábrido como el *Halichoeres chrysus*, que presenta un ritmo de curso libre y una sincronización para el inicio de la actividad tan precisos que permiten predecir cuál será la curva de respuesta (Gerkema *et al.*, 2000).

CONCLUSIÓN

Nuestros resultados muestran que *R. quelen* es una especie estrictamente diurna, con ritmos de actividad diaria que se resincronizan rápidamente tras invertir el ciclo LO y que persisten bajo condiciones de curso libre LL, lo que sugiere un origen circadiano. Sin embargo, la luz influye intensamente en la actividad, puesto que la duración de la fase activa es controlada de forma directa por el fotoperiodo. Estos hallazgos proporcionan un mayor conocimiento del comportamiento rítmico de los bagres, cómo se ve afectado por la luz y como podrían estos ayudar a optimizar la gestión del cultivo de esta especie, por ejemplo, para diseñar adecuadamente las estrategias de alimentación teniendo en cuenta su conducta diurna aumentando el bienestar animal para mejorar la eficiencia en su producción.

BIBLIOGRAFÍA

- ALI, M.A.** 1992. Rhythms in Fishes. En M.A. Ali, ed. New York. Plenum Press.
- ASCHOFF, J.** 1981. Biological rhythms. En: J. Aschoff, ed. Handbook of behavioral neurobiology, Vol 4. New York. Plenum Press.
- ERIKSSON, L.O. & VAN VEEN, T.** 1980. Circadian rhythms in the brown bullhead, *Ictalurus nebulosus* (Teleostei). Evidence for an endogenous rhythm in feeding, locomotor, and reaction time behaviour. *Can. J. Zool.* 58: 1899-2097.
- FERRARIS, C. Jr.** 2007. Checklist of catfishes, recent and fossil (Osteichthyes: Siluriformes), and catalogue of siluriform primary types. *Zootaxa* 1418: 1 - 628.
- FROESE, R. & PAULY, D.** Editors. 2011. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org. (06/2014).
- GERKEMA, M.P.; VIDELER, J.J.; DE WILJES, J.; VAN LAVIEREN, H.; GERRITSEN, H.; & KAREL, M.** 2000. Photic entrainment of circadian activity patterns in the tropical labrid fish *Halichoeres chrysus*. *Chronobiol. Int.* 17: 613-622.
- HAHN, N. S., LESCANO DE ALMEIDA, V. L. & GRASPANDA LUZ, K. D.** 1997. Alimentação e ciclo alimentar de *Hoplosternum littorale* (Hancock) (Siluriformes, Callichthyidae) nas lagoas Guaraná e Patos da planície do alto rio Paraná, Brasil. *Revta. Bras. Zool.*, 14(1): 57-64.
- HARDIN, P.; HALL, J. & ROSBASH, Y.** 1990. Feedback of the drosophila period gene product on circadian cycling of its messenger RNA. *Nature* 343: 536-540.
- HERRERO, M.J.; MADRID, J.A. & SÁNCHEZ-VÁZQUEZ, F.J.** 2003. Entrainment to light of circadian activity rhythms in tench (*Tinca tinca*). *Chronobiol Int.* 20(6):1001-17.

- HOUSSAIN, M. A. R.; BATTY, R. S. & BEVERIDGE, M. C. M.** 1999. Diel rhythms of feeding activity in African catfish, *Clarias clari* (Burchell 1822). *Aquacult. Res.*, 30: 901-905.
- IIGO, M. & TABATA, M.** 1996. Circadian rhythms of locomotor activity in the goldfish *Carassius auratus*. *Physiol. BEHAV.* 60: 775-781.
- LAGUÉ, M. & REEBS, S.G.** 2000. Phase-shifting the light-dark cycle influences food-anticipatory activity in golden shiners. *Physiol. Behav.* 70: 55-59.
- LU, S.L. & PETERS, E.** 2003. Diel and seasonal abundance of fishes in Platte river, Nebraska, USA. *Fish. Sci.*, 69: 154-160.
- LUCHINI, L.** 1990. Manual para el cultivo del bagre sudamericano (*Rhamdia sapo*), Santiago, Chile, FAO, 60 pp.
- MÜLLER, K.** 1967. Schreiber. Eine Methode zur Messung der lokomotorischen Aktivität von Süßwasserfischen. *Oikos*. 18: 135-136.
- PAXTON, C. G. M.** 1997. Shoaling and activity levels in *Corydoras*. *J. Fish Biol.*, 51: 496-502.
- PETRY ETRY, A. C. & SCHULZ, U. H.** 2000. Ritmo de alimentação de juvenis de *Loricariichthys anus* (Siluriformes, Loricariidae) da Lagoa dos Quadros, RS, Brasil. *Iheringia, Ser. Zool. Porto Alegre*, 89: 171-176.
- SÁNCHEZ-VÁZQUEZ, F. J. & TABATA, M.** 1998. Circadian rhythms of demand-feeding and locomotor activity in rainbow trout. *J. Fish Biol.* 52: 255-267.
- SÁNCHEZ-VÁZQUEZ, F. J.; MADRID, J. A.; ZAMORA, S.; IIGO, M. & TABATA, M.** 1996. Demand feeding and locomotor circadian rhythms in the goldfish, *Carassius auratus*: Dual and independent phasing. *Physiol. Behav.* 60: 665-674.
- SÁNCHEZ-VÁZQUEZ, F.J.; MADRID, J.A. & ZAMORA, S.** 1995. Circadian rhythms of feeding activity in sea bass, *Dicentrarchus labrax* L: dual phasing capacity of diel demand-feeding pattern. *J. Biol. Rhythms.* 10: 256-266.
- SCHULZ, U. H. & LEUCHTENBERGER, C.** 2006. Activity Patterns of South American Silver Catfish (*Rhamdia quelen*). *Braz. J. Biol.*, 66(2A): 565-574.
- TABATA, M.; MINHNYO, M.; NIWA, H. & OGURI, M.** 1989. Circadian rhythm of locomotor activity in a teleost, *Silurus asotus*. *Zoo. Sci.* 6: 367-375.
- THORPE, J.E.** 1978. Rhythmic Activity of Fishes. J.E. Thorpe, ed. London. Academic Press.
- TRAJANO, E. & MENNA-BARRETO, L.** 1995. Locomotor activity pattern of Brazilian cave catfishes under constant darkness (Siluriformes, Pimelodidae). *Biol. Rhythm. Res.*, vol. 26:341-353.