



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MÉXICO.



FACULTAD DE CIENCIAS.
Laboratorio de Ecofisiología Animal

“FRECUENCIA CARDÍACA Y DESCRIPCIÓN MORFOLÓGICA EXTERNA DEL
VENTRÍCULO DE ADULTOS DE *Girardinichthys multiradiatus* DE POBLACIONES EN
SEMICAUTIVERIO DEL ALTO LERMA, ESTADO DE MÉXICO”.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

BIÓLOGA

PRESENTA:

Carol Guadalupe Ruiz Rosas

ASESORA:

Dra. Mónica Vanessa Garduño Paz

COASESOR:

Dr. Josele Ricardo Flores Santin.

Toluca, Estado de México

ABRIL 2024.

Los vertebrados inferiores revelan, de hecho, una complejidad y sofisticación generalmente poco apreciadas. Los corazones de los vertebrados inferiores pueden funcionar de forma inesperadamente compleja.

Burggren, 1988.

Tabla de contenido

INTRODUCCIÓN.....	6
JUSTIFICACIÓN.....	8
ANTECEDENTES.....	11
□ Anatomía y fisiología del corazón de los peces.....	11
.....	14
□ Elasticidad de las cámaras cardíacas.....	14
□ Circulación dentro de las cámaras cardíacas.....	15
□ Posición del corazón.....	16
□ Morfología ventricular de los peces.....	16
.....	17
Tipos de miocardio y uniones.....	17
□ Morfología y fisiología de cardiomiocitos.....	19
Comparación entre miocitos de peces y mamíferos.....	21
□ Frecuencia cardíaca.....	22
□ Causas de variación de la frecuencia cardíaca y efectos morfológicos.....	22
□ Electrocardiograma.....	25
□ Potencial de acción y base iónica.....	25
□ Fases del potencial de acción (PA).....	27
□ Ciclo cardíaco.....	29
□ Índice de Fulton.....	32
□ Morfometría geométrica.....	32
□ Descripción de la problemática y la especie de estudio <i>Girardinichthys multiradiatus</i>	34
□ Descripción del área de estudio: Estanques San Elías y Ex Hacienda.....	38
OBJETIVOS GENERALES.....	39
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	39
METODOLOGÍA.....	40
**Sitios de captura.....	40
**Captura de individuos.....	41
** Longitud total, patrón y peso.....	41
**Frecuencia cardíaca en peces con técnica no invasiva.....	42
**Eutanasia de los organismos.....	44
**Toma de fotografías.....	45
** Morfometría geométrica.....	46
RESULTADOS.....	48
SECCIÓN 1. ANATOMÍA DEL CORAZÓN DE <i>Girardinichthys multiradiatus</i>	48
.....	48
SECCIÓN 2. VARIABLES CUANTITATIVAS.....	49
SECCIÓN 3. PORCENTAJE CORAZÓN RESPECTO AL CUERPO.....	51
SECCIÓN 4 CICLO CARDIACO.....	53
□ Comparación entre estanques.....	53
□ Comparación entre sexos.....	54
□ Estanque San Elías por sexo.....	55
□ Estanque Ex Hacienda por sexo.....	56
SECCIÓN 5. MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA.....	57
□ Vista Anterior Ventral.....	57
□ Vista Dorsal.....	60
.....	61
□ Vista Lateral externa.....	63
□ Vista Posterior.....	66
DISCUSIÓN.....	69
SECCIÓN 1. Morfología del corazón de peces teleósteos.....	70

SECCIÓN 2. Variables cuantitativas (Frecuencia cardiaca, Longitud estándar, Peso del corazón, Peso ventricular e Índice de Fulton)	72
SECCIÓN 3. Porcentaje de la masa del corazón respecto al cuerpo	78
SECCIÓN 4 Ciclo Cardiaco.	80
SECCIÓN 5. Morfometría geométrica.	90
CONCLUSIÓN.....	97
SECCIÓN 1. Anatomía del corazón de Girardinichthys multiradiatus.	97
SECCIÓN 2. Variables cuantitativas.....	98
SECCIÓN 3. Porcentaje del corazón respecto al cuerpo.	98
SECCIÓN 4 Ciclo cardíaco.....	98
SECCIÓN 5. Morfometría geométrica	99
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS.....	100

INTRODUCCIÓN

Los peces son organismos evolutivamente exitosos, por lo que ocupan una amplia variedad de hábitats, por consiguiente, la variación genética y la plasticidad son propiedades inherentes de estos organismos, cuyos fenotipos se adecuan a condiciones genéticas y ambientales, a través de variaciones morfológicas, orgánicas, fisiológicas e incluso moleculares durante generaciones o bien por cambios epigenéticos causados principalmente por la interacción entre el genoma y los parámetros del ambiente en el que se desarrollan como la temperatura, el oxígeno y pH etc. (Berrigan & Scheiner, 2004; Farrell & Stecyk, 2007).

El corazón de los peces teleósteos es un órgano de cuatro cámaras rodeado por un saco pericárdico relativamente rígido situado en posición ventral inmediatamente detrás de las branquias (Rantin et al., 2019). Las cuatro cámaras cardíacas (seno venoso, aurícula, ventrículo y bulbo arterioso) están dispuestas en serie y bombean sangre venosa desoxigenada a la circulación branquial, donde se produce el intercambio gaseoso (Farrell et al., 2009), por lo que este sistema está directamente expuesto a las variaciones que ocurren en su entorno.

Pérez-Guerra, en 2017, documentó la plasticidad fenotípica presente en una sola generación de *Girardinichthys multiradiatus* (la especie de estudio), específicamente en la forma de su cabeza y su cuerpo al exponerlos a condiciones experimentales variables (tipos de dieta), esto demuestra la capacidad que poseen los organismos para adecuarse rápidamente a los cambios en su entorno y quizá es la razón principal por la que la especie perdura a pesar de que muchas de sus especies hermanas endémicas de la Mesa Central de México estén extintas.

Aunado a esto la Cuenca del Río Lerma-Santiago y los bordos donde esta especie ha habitado desde siempre, actualmente se caracterizan por una gran explotación de los recursos naturales que, en conjunto con grandes asentamientos urbanos, actividades agrícolas, pecuarias e industriales de importancia económica hacen de su hábitat histórico un lugar nada favorable para la especie, por esta razón a lo largo de los años los individuos han estado expuestos a variaciones extremas de factores como temperatura y oxígeno (Garduño Paz et al., 2020; Méndez, 2016).

En otras especies de peces se ha documentado, la regulación de la función cardiovascular respecto a factores ambientales y a sus fluctuaciones (Dimitriadi et al., 2021; Gafranek et al., 2023; Genge et al., 2012; Haverinen & Vornanen, 2007; Nesterov et al., 2005;

Pieperhoff et al., 2009; Santer & Walker, 1980; Staudt & Stainier, 2012; Tang et al., 2018), lo que hace que los peces muestren una gran variedad de estilos de vida y niveles de actividad, que se reflejan en la morfología y fisiología de sus corazones o ventrículos, por lo que regularmente se reporta que peces con arduos periodos de actividad presentan ventrículos con forma triangular; mientras que peces sedentarios presentan ventrículos saculares o tubulares con capas histológicas mixtas o con una sola capa (Santer, 1985; Santer, et al., 1983), asimismo algunos autores usando morfometría geométrica han detectado cambios morfológicos cuantitativos relacionados con temperatura y oxígeno (Dimitriadi et al., 2018, 2021), de modo similar se ha reportado que la fisiología del ciclo cardiaco se modifica cambiando la duración o amplitud de las ondas que lo conforman (Kleiger et al., 2005; Moss, 2010; Schwartz et al., 2012), finalmente se han documentado cambios moleculares e histológicos en los cardiomiocitos de peces expuestos a condiciones desfavorables que modifican su frecuencia cardiaca (Bartos et al., 2015; Landstrom et al., 2017; Mason & MacLeod, 2009; Misquitta et al., 1999).

Por lo que, en este trabajo, nos enfocaremos en analizar y comparar la morfología ventricular a través de herramientas como la morfometría geométrica, la fisiología del ciclo cardiaco y determinaremos la frecuencia cardiaca de individuos de *Girardinichthys multiradiatus* provenientes de 2 poblaciones en semicautiverio del Alto Lerma, Estado de México para establecer si existen diferencias significativas respecto a la población a la que pertenecen y a su sexo.

JUSTIFICACIÓN

Los peces desempeñan un papel fundamental en los ecosistemas acuáticos, ya que contribuyen a la circulación de materiales y al flujo de energía, por su importancia ecológica, a menudo se usan como indicadores para evaluar la salud de los ecosistemas acuáticos y de otras poblaciones de animales (Zhao et al., 2018); las características que permiten conocer el estado de las poblaciones de peces y el del ecosistema son: longitud, peso, factor de condición (K de Fulton) (Froese, 2006).

En algunos casos se ha utilizado incluso la fisiología cardíaca (Farrell et al., 2009), considerada una herramienta particularmente valiosa, ya que mejora la predicción de las respuestas fisiológicas que los peces presentan ante las condiciones impuestas por los cambios en su entorno, en razón de la capacidad que posee el músculo cardíaco en peces para mantener su desempeño frente a diferentes condiciones fisiológicas (Driedzic & Gesser, 1994). Cabe mencionar que esta capacidad del músculo cardíaco se relaciona con que los corazones de los peces a diferencia del de los mamíferos crecen por hiperplasia e hipertrofia durante su ciclo de vida (Gamperl & Farrell, 2004).

Girardinichthys multiradiatus, la especie utilizada en este estudio se conoce comúnmente como Mexclapique de Zempoala y posee características que hacen a sus individuos particulares, ya que son peces vivíparos, endémicos de los medios dulceacuícolas mexicanos, cuya distribución se limita prácticamente a la parte del Altiplano mexicano (Miller & Smith., 1986; Uyeno et al., 1983). Que con los años han atravesado una intensa radiación adaptativa en un área donde los peces dulceacuícolas primarios son escasos o ausentes y hay pocos Ciprinodontiformes nativos, además de los Goodeidos mismos, por lo que tienen un ámbito geográfico restringido (De La Vega-Salazar, 2006).

Se ha reportado, además, que *Girardinichthys multiradiatus* es el único Goodeido que vive a casi 2800 m de altitud, la mayor elevación de la familia, lo que lo hace un objeto de estudio bastante interesante. A pesar de que muchas de sus especies hermanas están extintas la especie perdura, pese a que la Cuenca del Río Lerma-Santiago y los estanques, se han caracterizado por una gran explotación de los recursos naturales y que en conjunto con los grandes asentamientos urbanos, actividades agrícolas, pecuarias e industriales de importancia económica, han hecho de su hábitat natural, uno de los más contaminados en México, el más grave de los daños es causado por los desechos líquidos que sobre él arrojan las decenas de industrias instaladas a lo largo de su cauce, que han provocado prácticamente la desaparición de la fauna y flora de sus aguas (Athié Lambarri, 1987),

aunado a esto, en algunas de sus porciones, se han instalado pesquerías artesanales de pescado blanco, charales, popocha, algunos Goodeidos e incluso de peces exóticos como truchas, considerados especies invasoras (De La Vega-Salazar, 2006), su adecuación al ambiente ha permitido que autores como De La Vega Salazar et al., 1997, la considere una especie tolerante a la degradación ambiental.

En general, los seres vivos se enfrentan al cambio climático global, especialmente a la elevación de la temperatura (Ramírez Carrillo & Macías García, 2015) y a la creciente demanda humana de agua para los cultivos.

Los resultados de estudios fisiológicos, como esta tesis, nos ayudan a conocer algunas de las adaptaciones en este caso cardiovasculares, que estos organismos utilizan para adecuarse a su hábitat y sobrevivir, además estos datos contribuyen al conocimiento de la biología y fisiología de *Girardinichthys multiradiatus*, ya que actualmente, a nivel mundial los Mexclapiques se encuentran en riesgo de extinción, por ello la SEMARNAT los ha protegido bajo la Norma Oficial Mexicana 059 (NOM-059-SEMARNAT-2010) catalogándolos como especie prioritaria para la conservación, al igual que la IUCN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza) , ya sus poblaciones han ido disminuyendo debido a actividades humanas como la transformación de su hábitat, sobreexplotación, interacciones con especies invasoras, efectos de la contaminación, etc., por lo que conocer sus adaptaciones no es suficiente, también es necesario para desarrollar políticas de gestión que permitan tanto a la sociedad como a las especies acuáticas utilizar los recursos hídricos, para con esto mejorar la protección, conservación y el manejo sostenible de las poblaciones de peces especialmente en humedales modificadas por uso antropogénico como lo son los bordos donde esta especie habita y así crear una gestión eficiente de los recursos para proteger la supervivencia de peces endémicos.

Existen pocos estudios relacionados con la fisiología cardiovascular en Goodeidos, en parte debido al desafío que representa realizar estudios en peces endémicos de poblaciones locales con corazones tan pequeños, esto solo limita nuestra comprensión sobre la morfología y fisiología cardíaca a través de los años. Cabe mencionar que la anatomía y fisiología cardíaca en las poblaciones de *Girardinichthys multiradiatus* descrita en este trabajo es el resultado de la adecuación evolutiva a ciertos factores de su hábitat como la altitud, a su modo de vida y al nivel de actividad de las poblaciones estudiadas a través de los años, los resultados describirán no solo la morfología si no también la fisiología detrás del corazón

de la especie, por lo que evidenciara la capacidad del músculo cardíaco en la especie para mantener su desempeño ante distintas condiciones.

Analizar ECG de la especie de estudio nos permitirá conocer los componentes principales y cíclicos que lo integran como la onda P, el complejo QRS y la onda T y así confirmar los mecanismos fisiológicos cardiovasculares compartidos con humanos y otros peces.

Morfológicamente se ha reportado que en condiciones de temperaturas variables los individuos presentan un ventrículo más redondo y con menos ángulos, sus bulbos arteriosos están desalineados, esto se relaciona con una mayor tasa de mortalidad en circunstancias de estrés (Galli & Richards, 2014). La masa ventricular también presenta variabilidad genética entre especies de peces y entre sexos (Gamperl & Farrell, 2004), en consecuencia, se reporta un alto grado de plasticidad en la morfología cardíaca en una especie, entender los mecanismos de respuesta fisiológica de los ventrículos en las poblaciones de *Girardinichthys multiradiatus* ante el cambio en su ambiente es de crucial importancia para conocer las modificaciones cardíacas que estos peces endémicos han utilizado para sobrevivir.

La frecuencia cardíaca de *Girardinichthys multiradiatus* entre poblaciones y sexos, uno de los resultados presentados en este trabajo, será básico para determinar modificaciones como bradicardia en estudios posteriores, además presentamos una técnica de ECG no invasiva para determinar la frecuencia en peces de talla pequeña, durante la cual los peces no son anestesiados, ni sometidos a procedimientos quirúrgicos, procesos que apartan a los peces de sus estados fisiológicos y de comportamiento normales, lo cual es perjudicial cuando se pretende determinar la frecuencia basal de las especies, ya que las funciones cardiovasculares cambian como respuesta al estrés (Barton, 2002).

Por tanto, con estos resultados pretendemos establecer la frecuencia cardíaca basal en nuestras poblaciones y entre sexos para que en futuras investigaciones se utilice como parámetro para determinar estrés en los individuos, conocer los factores que lo producen y minimizarlo en actividades como la conservación de la especie o para determinar patogénesis cardíaca entre individuos (Cooke et al., 2000).

Finalmente, utilizamos morfometría geométrica para cuantificar con mayor exactitud las diferencias en la forma ventricular de estos organismos, esto con el fin de describir si existe plasticidad en sus ventrículos a través de factores cuantitativos como las RW o cambios morfológicos relacionados con su hábitat o sexo.

ANTECEDENTES

- **Anatomía y fisiología del corazón de los peces**

Los peces son considerados organismos evolutivamente exitosos ya que han dominado una amplia variedad de hábitats que difieren entre ellos respecto a factores abióticos como temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, pH, profundidad, luminosidad, y también de condiciones bióticas como disponibilidad de alimento, depredación y competencia (Wootton, 1989), por lo que son el grupo de vertebrados con el mayor número de especies casi 30,000 (Nelson et al., 2016), todas ellas adaptadas a hábitats, estilos de vida y niveles de actividad distintos que han resultado en interesantes variaciones fisiológicas y morfológicas en los sistemas y órganos intra e inter específicamente, uno de los sistemas más importantes en los que se han reportado estas variaciones morfológicas y fisiológicas, es el sistema cardiovascular.

Las descripciones clásicas consideran que el corazón de la mayoría de los teleósteos está formado por dos cámaras con segmentos dispuestos en serie: el seno venoso, la aurícula, el ventrículo y el bulbo (Rantin et al., 2020); Farrell and Jones, 1992, mencionan que el corazón de los peces representa solo el 0.04%-0.4% de la masa corporal total.

Las cámaras que forman el corazón están dentro del pericardio, un saco membranoso que contiene una pequeña cantidad de líquido seroso pericárdico que proporciona lubricación al corazón en cada latido y separa el corazón del pez del resto del cuerpo (Farrell, 2011). El flujo sanguíneo dentro del corazón es unidireccional gracias a la apertura y el cierre de válvulas, que están presentes en las uniones de las cámaras del corazón, entre el seno venoso y la aurícula y entre la aurícula y el ventrículo, estas válvulas se abren y cierran cuando las cámaras se relajan (diástole) o se contraen (sístole), con el objetivo de bombear sangre venosa desoxigenada entre las cámaras y hasta las branquias (Tota et al., 1983).

El corazón de los peces posee un tejido especial denominado "marcapasos" en el seno venoso, este tejido está formado por células con características particulares que desencadenan potenciales de acción espontáneos que determinan la frecuencia cardíaca basal de los peces (Farrell, 2011; Vornanen, 2011). Desafortunadamente, la ubicación exacta del área del marcapasos en el seno venoso de cada especie aún no está claramente definida (Davie' et al., 1987; Farrell & Pieperhoff, 2011; Santer & Walker, 1980).

Respecto a la posición y composición histológica de las cámaras cardíacas, **el seno venoso**, se ubica en la porción más caudal del corazón, es un saco de paredes finas de aproximadamente 60-90 μm de espesor, compuesta de músculo cardíaco y tejido conectivo,

esta cámara tiene una región especial repleta de células de marcapasos llamada "nódulo sinoauricular" ubicada generalmente entre la aurícula y el ventrículo, esta región envía señales eléctricas al resto de las cámaras, por lo que los cardiomiocitos presentes en esta región producen potenciales de acción espontáneos de respuesta lenta que provocan la estimulación necesaria para la contracción y el control de los latidos del corazón, estos cardiomiocitos son diferentes a los del atrio y el ventrículo, ya que los potenciales de acción de estas células solo presentan 3 fases (0,3,4), la Fase 0 se produce cuando se supera el potencial umbral, activando los canales de Ca^{2+} activados por voltaje, lo que permite el ingreso de una gran cantidad de Ca^{2+} que despolariza a la célula, luego se presenta la Fase 3 donde se inactivan los canales de Ca^{2+} y se activan los canales de K^+ , por lo que al salir iones de K^+ , las células nuevamente se repolarizan y regresan a un potencial de membrana en reposo negativo y finalmente en la fase 4, considerada la más importante en estas células, actúa la bomba $\text{Na}^+/\text{KATPasa}$ para restablecer el equilibrio iónico y la entrada neta pero persistente de Na^+ y Ca^{2+} , por lo que las células se despolarizan de nuevo para superar el potencial umbral y generar así otro potencial de acción, en estos miocitos no hay un potencial de reposo verdadero, y el potencial aumenta lentamente a partir del punto de mayor electronegatividad; denominado potencial diastólico máximo (Farrell et al., 1988; Farrell & Pieperhoff, 2011; Shiels, 2011).

El tejido en el seno está ricamente innervado por fibras vagales posganglionares cuyas terminaciones tienen vesículas que contienen acetilcolina que controla la corriente de Ca^+ durante la despolarización y repolarización de los cardiomiocitos (Satchell, 1991).

El seno venoso se encarga de recoger la sangre desoxigenada (venosa) del cuerpo a través de vasos colectores denominados ductos de Cuvier, formado por las venas cardinales y hepáticas ambas ubicados fuera del pericardio y conduce la sangre a la aurícula mediante una válvula (Santer & Walker, 1980).

Entre el seno venoso y el atrio se encuentra la **válvula sinoauricular**, que controla el flujo de la sangre entre ambas cámaras y previene que la sangre regrese al seno cuando el atrio se contrae, evitando el reflujo sanguíneo, esta válvula está compuesta por tejido conectivo, músculo endocárdico y músculo miocárdico (Medugorac, 1982).

El **atrio o aurícula** es una cámara muscular irregular y de paredes delgadas formada por cardiomiocitos que envía la sangre desoxigenada a la zona del ventrículo (la siguiente cámara cardíaca), por lo que genera suficiente presión para llenar el ventrículo y aunque su masa es aproximadamente 1/10 a 1/5 parte de la masa ventricular, su contracción llena 20 % al 30% del ventrículo (Randall, 1968).

Entre el atrio y el ventrículo se encuentra **la válvula atrio ventricular (AV)**, la cual se sostiene por un anillo de tejido cardíaco (Icardo, 2017), compuesta por tejido conectivo, músculo endocárdico y músculo miocárdico (Medugorac, 1982) su función es evitar que la sangre vuelva al atrio durante la sístole del ventrículo, manteniendo un flujo unidireccional (Farrell & Pieperhoff, 2011).

El ventrículo, es la cámara más prominente en el corazón de un pez, su masa relativa varía en un orden de magnitud representando entre el 0.03% y el 0.40% de la masa corporal del pez (Rantin et al., 2020). Es una cámara muscular de paredes gruesas que bombea la sangre al tracto de salida (OFT). Esta cámara presenta una gran variabilidad intra e interespecífica entre peces, en relación con su masa, morfología, histología y vascularización, dependiendo de la demanda cardíaca impuesta por el nivel de actividad, las condiciones del entorno en el que se desarrollan y el sexo del individuo (Davie & Farrell, 1991; Farrell et al., 1988; Pieperhoff et al., 2009; Santer et al., 1983; Farrell & Pieperhoff, 2011; Satchell, 1991; Farrell & Pieperhoff, 2011; Satchell, 1991).

Como es de esperarse, entre el ventrículo y el bulbo se encuentra la válvula bulbo ventricular (Medugorac, 1982) su función es evitar que la sangre vuelva al ventrículo, manteniendo un flujo unidireccional hacia la porción OFT del corazón (Farrell & Pieperhoff, 2011).

El ventrículo envía la sangre al tracto de salida (OFT) que en teleósteos antiguos está compuesto únicamente por un cono arterioso y en peces modernos está conformado por el bulbo arterial y el cono (Icardo, 2012), este segmento es responsable de transportar cuidadosamente la sangre que sale del ventrículo a la aorta ventral que se encarga de transportarla a las branquias para que sea oxigenada y posteriormente irrigue el resto del cuerpo.

Histológicamente, el bulbo se compone de tejido conjuntivo elástico y colágeno y una pequeña cantidad de células musculares lisas (Farrell & Pieperhoff, 2011; Olson, 2011; Wootton, 1989). Es extremadamente elástico lo cual le permite almacenar y liberar la energía cinética generada por la contracción ventricular para asegurar el flujo continuo y cuidadoso de sangre a las laminillas secundarias presentes en las branquias (lugares de intercambio de gases) a lo largo del ciclo cardíaco. Esta distensibilidad evita la transmisión directa de la presión sistólica ventricular a las laminillas secundarias de las branquias, cuyas finas estructuras epiteliales unicelulares podrían romperse (Farrell & Pieperhoff, 2011; Olson, 2011), el bulbo constituye la porción preponderante del OFT en la mayoría de los teleósteos (Grimes & Kirby, 2009).

Respecto al cono, solo se presenta en algunas especies de teleósteos antiguos, contiene cardiomiocitos y múltiples válvulas que regulan el flujo sanguíneo en el último fragmento de salida, disminuyendo con esto la presión de la sístole ventricular en las laminillas secundarias de las branquias (Icardo, 2012).

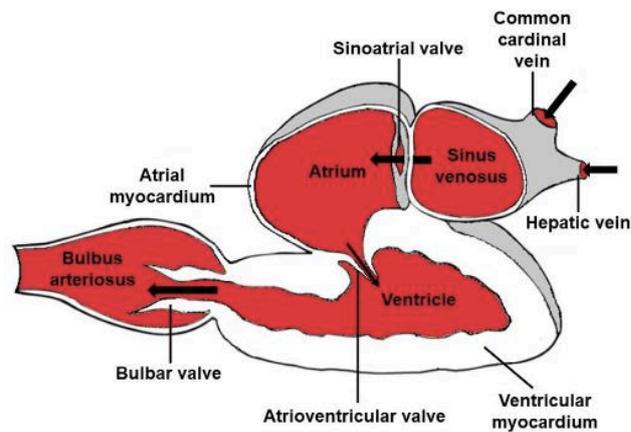


Figura 1. Representación esquemática de la sección longitudinal del corazón de los peces teleósteos, se muestran las cuatro cámaras en serie (seno venoso, aurícula, ventrículo, bulbo arterioso). Las flechas representan la dirección del flujo sanguíneo a través del corazón Esquema extraído de Rantin et al., 2019.

- **Elasticidad de las cámaras cardiacas**

Todas las cámaras del corazón de un pez se contraen y relajan con señales eléctricas que las excitan, excepto el bulbo; todas ellas están separadas por válvulas que mantienen el flujo unidireccional de la sangre en el corazón.

La primera cámara del corazón, el seno venoso es débilmente contráctil, por lo que sus potenciales de acción no son detectados por el electrocardiograma, las contracciones de la aurícula llevan la sangre hacia el ventrículo hasta llenarlo, pero sus potenciales de acción no son tan intensos como los ventriculares; por lo que algunos autores consideran al ventrículo, la principal cámara de propulsión del corazón, ya que es la cámara que presenta contracciones continuas y numerosas y por ende potenciales de acción más potentes y detectables; el bulbo por su parte es elástico y no contráctil, sólo tiene un par de válvulas que protegen la salida del ventrículo (Forster & Farrell, 1994; Vormanen, 2011).

Tanto el cono como el bulbo parecen funcionar como reservorios elásticos distendidos que se vacían pasivamente a través de los vasos periféricos al final de la sístole ventricular. Así, tanto el cono como el bulbo mantienen el flujo sanguíneo cuidadosamente hacia la aorta ventral (Eisner et al., 2017; Rantin et al., 2019).

- **Circulación dentro de las cámaras cardiacas**

El corazón en teleósteos consta de cámaras en serie y las recorre de la siguiente manera: La sangre venosa entra en el seno venoso desde los conductos de Cuvier y las venas hepáticas; a continuación, fluye hacia la aurícula a través de la válvula sinoauricular; luego cuando el atrio se despolariza (contrae) fluye hacia la válvula atrio ventricular la cual permite la sangre llene el ventrículo, y finalmente la sangre sale cuidadosamente hacia la sección OFT compuesta solo por el bulbo arterioso en teleósteos modernos y por el cono en algunas especies antiguas (Farrell, y Jones, 1992), desde ahí se dirige a la aorta ventral la cual irriga a cuatro pares de arterias branquiales aferentes, que llevan la sangre venosa a las branquias, donde la sangre se oxigena, para luego ser recolectada por cuatro pares de arterias branquiales eferentes y salir ya oxigenada a la aorta dorsal, que la distribuye por medio de las arterias carótidas derecha e izquierda a la cabeza y la aorta dorsal a través del arco hemal de la columna hasta la cola con varias ramas arteriales principales, las cuales irrigan los órganos oxigenándolos, finalmente convertida en sangre venosa vuelve por los conductos a la aurícula.

En una vuelta completa la sangre venosa pasa solo una vez por el corazón contrario a los mamíferos, por lo que la circulación se considera simple, que además es «completa» porque no mezcla sangre arterial con la venosa.

En resumen, la sangre es transportada y distribuida por todo el cuerpo cediendo oxígeno y recogiendo dióxido de carbono y regresa hasta el seno venoso del corazón por medio de los conductos de Cuvier y las venas hepáticas (Nesterov et al., 2005), esto se observa en la Fig. 4. El volumen de la sangre bombeada se denomina volumen de la carrera, y el tiempo respectivo de los latidos se reconoce como la frecuencia cardíaca.

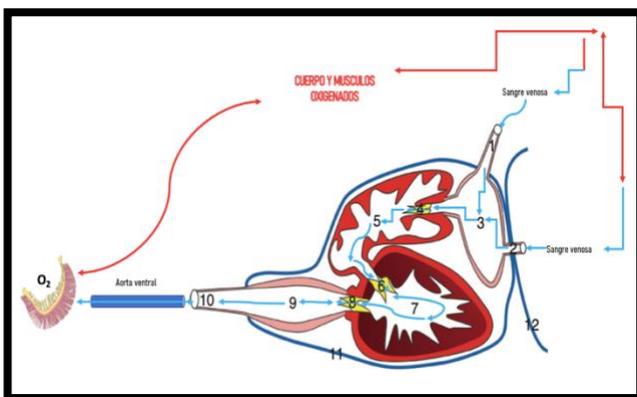


Figura 2. Circulación dentro de las cámaras cardiacas, obsérvese la circulación de sangre venosa (sin oxígeno) en color azul pasa por todas las cámaras cardiacas entrando por los ductos de Cuvier (1) y las venas hepáticas (2), el seno venoso (3), la válvula sino-auricular (4), el atrio (5), la válvula sino-ventricular (6), el ventrículo (7), la válvula ventrículo-bulbar (8), pasa finalmente por el bulbo arterioso (9) y el cono arterioso (10), para luego recorrer la aorta ventral y las branquias, para en ese lugar oxigenarse y ya oxigenada (flecha color rojo), recorre el cuerpo para oxigenarlo y ya sin O_2 , la sangre vuelve a los ductos de Cuvier (1) y las venas hepáticas (2), Esquema modificado de Farrell & Pieperhoff, 2011.

El diagrama muestra la circulación de la sangre venosa (sin oxígeno) en color azul que pasa por todas las cámaras cardiacas. Entra por los ductos de Cuvier (1) y las venas hepáticas (2) al seno venoso (3). Desde allí pasa por la válvula sino-auricular (4) al atrio (5), luego por la válvula sino-ventricular (6) al ventrículo (7). Desde el ventrículo pasa por la válvula ventrículo-bulbar (8) al bulbo arterioso (9) y el cono arterioso (10). La sangre oxigenada (flecha color rojo) recorre la aorta ventral y las branquias, donde se oxigena. Luego, la sangre oxigenada recorre el cuerpo para oxigenarlo y ya sin O_2 , la sangre vuelve a los ductos de Cuvier (1) y las venas hepáticas (2).

- **Posición del corazón**

En los teleósteos, comúnmente el corazón está situado en la parte posterior y ventral de las branquias, dentro del epicardio y se encuentra más cerca de las branquias que en condricios (Icardo, 2012).

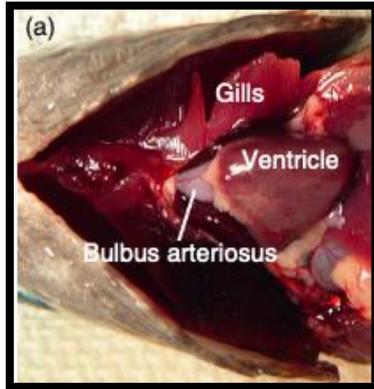


Figura 3. Vista ventral de una trucha arco iris con una incisión en la línea media para revelar la organización anatómica y la forma de las cámaras cardíacas. Para esta vista se abrió la cavidad pericárdica. Obsérvese la arteria coronaria visible en la superficie blanca del bulbo arterioso. Esquema de Farrell & Pieperhoff, 2011

- **Morfología ventricular de los peces**

Se ha observado que la forma externa ventricular no está totalmente fija y presenta gran variabilidad entre especies y entre individuos, de peces, ya que puede modificarse en respuesta a las condiciones del desarrollo embrionario, demanda cardíaca, el nivel de actividad, el entorno, temperatura, cantidad de oxígeno, maduración sexual, alimentación, ejercicio e inactividad (Dimitriadi et al., 2018, 2021; Gamperl & Farrell, 2004; Keen et al., 2016; Lund et al., 2017). Una de las clasificaciones morfológicas ventriculares externas más conocidas es la propuesta por Santer et al., (1983), este autor plantea que el ventrículo en los peces, puede ser clasificado con 3 diferentes morfotipos, la primera forma descrita es la tubular (Fig. 2a) los ventrículos tienen forma cilíndrica y son característicos de peces con cuerpo alargado; el segundo morfotipo descrito es de saco (Fig. 2b) este ventrículo típicamente es redondo y aplanado dorsoventralmente, es común observarlo en peces de agua salada; ambos morfotipos ventriculares carecen de bordes definidos. El tercer morfotipo descrito presenta una forma piramidal (Fig. 2c), por lo que los ventrículos son una pirámide triangular invertida irregular, donde las caras anterolaterales tienen una superficie mayor que las caras basal y dorsal, con orificios bulbo y atrio ventricular juntos con bordes definidos en la cara dorsal, este morfotipo es característico de especies con estilos de vida activos (Gamperl & Farrell, 2004; Sánchez-Quintana et al., 1995).

Se cree que cada forma ventricular tiene una implicación funcional, ya que se ha documentado la presencia de ventrículos piramidales en peces con arduos periodos de natación, mientras que los otros dos morfotipos la mayoría de las veces se presentan en

peces sedentarios (Pieperhoff et al., 2009; Santer, 1985) es importante mencionar la relación entre la histología, la vascularización y la forma ventricular no es constante entre especies.

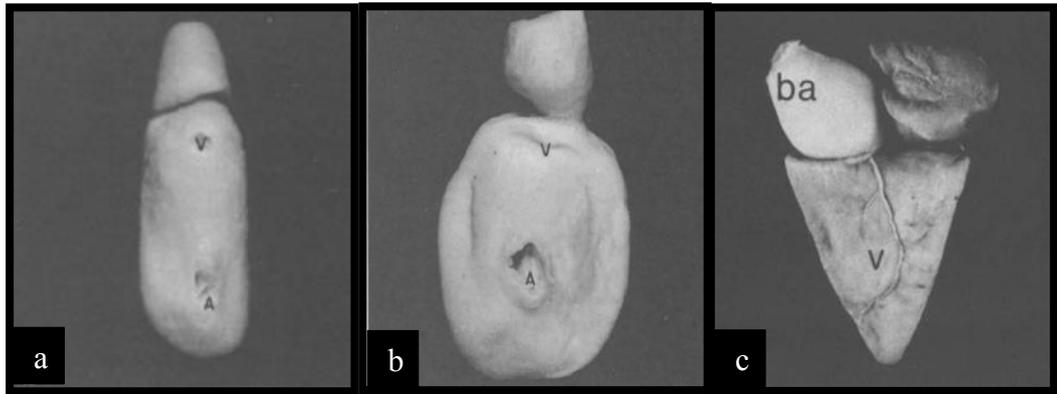


Figura 4. Morfología ventricular de teleósteos modernos.

Vista dorsal (a, b) del ventrículo tubular de *Merluccius merluccius* (a), sacular de *Lophius piscatorius* (b) y vista anterolateral del ventrículo piramidal de *Clupea harengus* (c). Ilustraciones a y b de (Sanchez-Quintana et al., 1995) y c de (Santer, Greer Walker, et al., 1983)

Tipos de miocardio y uniones

Además de las diferentes formas externas, autores reportan que el ventrículo presenta dos tipos de miocardio estructuralmente diferente uno denominado trabecular (esponjoso) y otro compacto, algunas especies de peces presentan ventrículos completamente trabeculados (esponjosos) y otras especies presentan ventrículos mixtos, con una capa esponjosa interna y una capa compacta externa de espesor variable (Davie' et al., 1987; Tota, 1989; Tota et al., 1983).

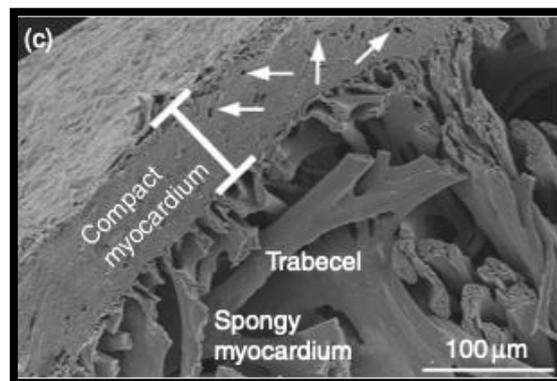


Figura 5. Micrografía electrónica de barrido de la pared del ventrículo salmón para ilustrar los dos tipos de arquitectura miocárdica. Las flechas señalan los vasos coronarios en el miocardio compacto. Esquema de Farrell & Pieperhoff, 2011.

Por lo que, todas las especies de peces presentan miocardio esponjoso, que representa entre el 40% en ventrículos mixtos y el 100% del músculo ventricular, el miocardio esponjoso es una red en forma de malla con cardiomiocitos dispuestos en haces (trabéculas) que trabéculas crean lagunas llenas de sangre venosa (la ruta de suministro de oxígeno venoso para el miocardio esponjoso).

Dado que el volumen sistólico final es mínimo, estas lagunas se vacían en gran medida durante cada latido cuando las trabéculas se contraen. El miocardio compacto recubre el miocardio esponjoso y no tiene acceso directo a la sangre venosa de las lagunas. En su lugar, dispone de una circulación coronaria propia.

De hecho, se propone que la presencia de una capa externa compacta de miocardio en los ventrículos mixtos es una adaptación morfológica asociada a una mayor actividad metabólica, es decir este tipo de ventrículo está presente en peces con ardua actividad, por lo que esta cámara debe tener un sistema de suministro de oxígeno adecuado y suficientemente plástico para satisfacer la demanda necesaria cuando se realiza una natación sostenida a gran velocidad (Icardo & Colvée, 2011).

Existe interés particular en conocer cómo interactúan los miocitos en la interfaz de las dos capas en los ventrículos de tipo mixto, ya que este tipo de ventrículos respalda las demandas estructurales y fisiológicas del corazón de peces activos, los primeros estudios con atunes sugirieron que estas capas estaban unidas entre sí a través del tejido conjuntivo que actuaba como pegamento de unión (Eisner et al., 2017; Sánchez-Quintana et al., 1995), otros estudios informan la presencia de colágeno entre ambas capas (Johnston & Gillis, 2022), además de células externas miocárdicas en la capa esponjosa que doblan sus puntas y crean una unión paralela con la capa compacta, esta unión está enriquecida con desmosomas adherentes que crean una superficie de unión fuerte para mantenerlas unidas, permitiendo una contracción muscular ventricular coordinada y sin lesiones (Icardo, 2007, 2012), se ha observado que si aplicas fuerza mecánica esta unión de capas se desprende con bastante facilidad.

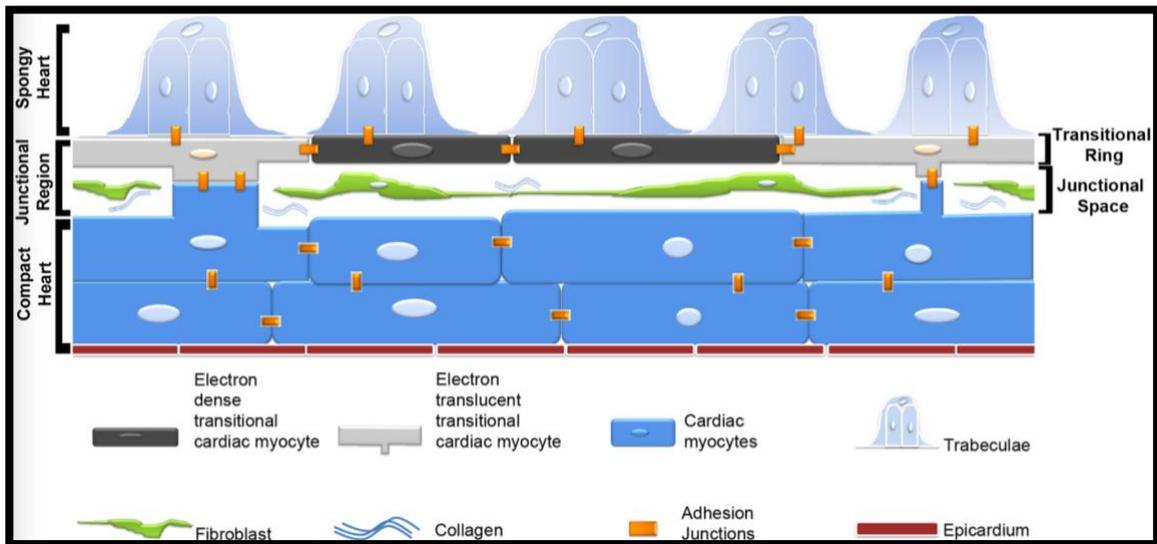


Figura 6. Representación esquemática de la región de interfase entre el miocardio compacto y el esponjoso en el pez cebra adulto.

La interfase consiste en una compleja región de unión con un espacio intersticial poblado por una red de fibroblastos y fibrillas de colágeno. Un anillo de miocitos cardíacos aplanados forma la base de las trabéculas lumbinales salientes y, a intervalos, esquema extraído de Lafontant et al., 2013.

Ahora bien, las uniones comunicantes entre los cardiomiocitos están formadas por dos hemicanales de conexión de células opuestas que se unen para formar un gran poro de conductancia (una conexina), la cual forma una vía eléctrica de baja resistencia que permite el paso de iones, moléculas de señalización y metabolitos entre células (Pieperhoff et al., 2009; Tota et al., 1983). La distribución específica de estas conexinas en los miocitos permite que las conexiones controlen la velocidad de conducción y la propagación del potencial de acción a través del corazón (Davie' et al., 1987).

- **Morfología y fisiología de cardiomiocitos**

Los miofilamentos son la maquinaria contráctil del cardiomiocito, en los cardiomiocitos de los peces, se ubican en la periferia, formando una sola capa de forma cilíndrica directamente debajo del sarcolema. El tejido cardíaco de los peces, como el de todos los vertebrados, es estriado, y está formado por filamentos de actina y miosina, que se superponen para formar la unidad funcional contráctil de la célula llamada sarcómero, la unidad funcional de las fibras musculares.

En los peces, la organización general y la periodicidad de los sarcómeros es más heterogénea que en los mamíferos, a menudo parecen menos organizados y, a veces, no se extienden de un extremo de la célula al otro (Vornanen et al., 2002)

La miosina cardíaca consiste en cuatro cadenas ligeras y dos cadenas pesadas de miosina. La variación en la cantidad, la regulación y la secuencia de aminoácidos de estas cadenas contribuye en gran medida a la variación de las propiedades de contracción muscular entre especies (Icardo, 2007; Icardo & Colvee, 2011). Un estudio de Vornanen et al., en 2002, demostró que la temperatura puede desencadenar un cambio en la expresión de la isoforma de la miosina ATPasa, menciona que, en invierno, el ventrículo solo expresaba una isoforma de cadena pesada de miosina y en verano esta isoforma presentaba mayor actividad en la ATPasa, lo que permitía funcionalmente frecuencias cardíacas más altas con tiempos de contracción más rápidos y más cortos en los peces de verano.

La fuerza de contracción de los miocitos se puede modular alterando el suministro de Ca^{2+} en los miofilamentos, pero también se puede modular cambiando la forma en que esos miofilamentos responden al Ca^{2+} .

El estiramiento del miocito aumenta la sensibilidad al Ca^{2+} del miofilamento y esto aumenta la fuerza contráctil. Los miofilamentos de los peces no sólo son fuertemente activados por el Ca^{2+} , sino que esa activación aumenta con la longitud, en una mayor proporción en los miofilamentos de los peces que en los de los mamíferos (Eisner et al., 2017; Medugorac, 1982).

La longitud de los miofilamentos cambia a medida que el corazón se llena (se relaja) y se vacía (se contrae) durante el ciclo cardíaco, y este cambio en la longitud del sarcómero es el equivalente celular de la respuesta de Frank-Starling en todo el corazón del pez (Farrell & Stecyk, 2007; Gamperl & Farrell, 2004). La respuesta de Frank-Starling es una propiedad intrínseca de los corazones de los vertebrados que asegura que un aumento en el retorno venoso, que estira el miocardio, da como resultado una contracción más enérgica y por tanto la cámara presenta un mayor volumen sistólico.

Las dimensiones de los cardiomiocitos de diferentes especies de peces son bastante similares, a pesar de las enormes variaciones en el tamaño corporal y la masa del corazón (Randall, 1968; Shiels, 2017). En todos los peces estudiados hasta la fecha, la mayoría de los cardiomiocitos activos tanto en las aurículas como en los ventrículos tienen forma de huso con una relación longitud: anchura extendida.

El sarcolema (SL), la membrana lipídica que envuelve al cardiomiocito, en mamíferos presenta extensiones denominadas túbulos T, los cuales son vitales para activar y transportar Ca^{2+} en el interior de los miocitos ventriculares de mamíferos que son más grandes, en los peces el sarcolema no forma invaginaciones profundas al centro de los miocitos auriculares o ventriculares, ya que los miocitos de los peces son más delgados y

los miofilamentos se colocan justo debajo del sarcolema, por lo que se ha reportado que los miocitos de los peces son similares a los de los anfibios, reptiles y aves, que también tienen un diámetro estrecho y carecen de túbulos en T (Haverinen & Vornanen, 2007).

En peces el sarcolema posee invaginaciones más pequeñas llamadas caveolas (Di Maio & Block, 2008; Tiitu & Vornanen, 2002). Las caveolas, aumentan la relación celular entre el sarcolema y el miocito, por lo que son importantes para la compartimentación intracelular y la señalización celular en los peces (Shiels, 2011).

Comparación entre miocitos de peces y mamíferos

Algunas características que diferencian las células del músculo cardíaco de los peces de las de mamíferos, es el tamaño de 1-12.5 μm , los peces presentan miocitos más pequeños, lo cual les confiere ventajas funcionales, entre ellas, una menor distancia de difusión de señales de excitación eléctrica desde el exterior de la membrana (el epicardio) hasta el centro de la célula (el endocardio), por lo que, las células se comunican con mayor eficiencia y tienen mayor relación entre el área superficial de la membrana plasmática (sarcolema) y el volumen intracelular (Shiels, 2011).

Los miocitos en peces, además, presentan un desarrollo anatómico limitado del retículo sarcoplásmico (SR); una cantidad variable de mioglobina intracelular (Shiels, 2011; Vornanen et al., 2002); la ausencia de túbulos T, que en mamíferos se encargan de llevar información eléctrica desde la superficie hasta el interior de la fibra muscular, esta función los peces la reemplazan ubicando periféricamente miofibrillas en la región más cercana al sarcolema (SL) lo que facilita la difusión de calcio desde el espacio extracelular hacia el aparato contráctil, lo cual es crítico para el desempeño del músculo cardíaco (Farrell and Jones, 1992).

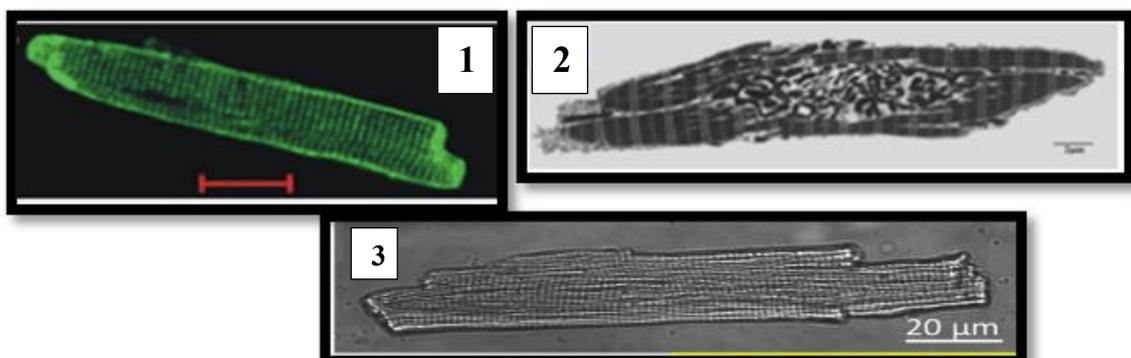


Figura 7. Morfología de miocitos de teleosteo y mamífero. (1) Imagen confocal de un miocito ventricular de rata adulta, (2) Miocito ventricular aislado de *Thunnus orientalis*; obsérvese el patrón sarcomérico de las miofibrillas y la organización interna de los orgánulos a lo largo del eje longitudinal de la célula. (3) Conjunto de miocitos ventriculares de rata adulta.

- **Frecuencia cardíaca**

La contracción del corazón debe generar suficiente presión para impulsar la sangre desde las cámaras cardíacas hacia la aorta ventral, estas contracciones deben ocurrir con cierta frecuencia para que la sangre llegue constantemente a los tejidos (Eisner et al., 2017; Satchell, 1991). El número de contracciones cardíacas por unidad de tiempo necesarias para mantener un suministro de sangre adecuado a los tejidos se denomina frecuencia cardíaca (FH por sus siglas en inglés).

La FH generalmente se expresa en latidos por minuto (lpm, por cada latido). La actividad intrínseca de las células marcapasos, ubicadas en el nodo sinusal, establecen la frecuencia basal a la que late el corazón de un pez (Rantin et al., 2019), estas se comunican a través de potenciales de acción (PA) que despolarizan la membrana de los miocitos cardíacos en cada contracción. La propagación rápida y ordenada del PA garantiza que el músculo cardíaco se contraiga de forma eficaz para reducir el volumen del lumen de una cámara cardíaca y expulsar la sangre a otra cámara o al sistema arterial. Sin un potencial de acción eficiente, no habría bombeo cardíaco, y si todas las células cardíacas no estuvieran sincronizadas en su actividad, el bombeo sería ineficaz.

- **Causas de variación de la frecuencia cardíaca y efectos morfológicos**

La fisiología y la anatomía cardíacas de los peces muestran una multiplicidad de modificaciones intraespecíficas y afecciones en la actividad cardíaca cuando se ven expuestos a cambios prolongados en parámetros ambientales relevantes como la temperatura, la hipoxia, disponibilidad de alimento, y exigencias asociadas al entrenamiento/aumento de la actividad y la maduración sexual (Gamperl & Farrell, 2004). La mayoría de estos parámetros probablemente afectan al corazón de manera indirecta, principalmente al alterar el nivel de inhibición vagal en el corazón.

Se conocen bien dos factores que modifican el corazón de los peces, uno de ellos es la temperatura, llamada factor maestro, porque tiene un profundo efecto en la fisiología de los animales ectotérmicos (Brett, 1971). Un aumento de la temperatura provoca un marcado aumento del gasto cardíaco, debido casi por completo a un aumento de la frecuencia cardíaca, de hecho, se ha reportado que la temperatura actúa directamente sobre las células marcapasos del corazón ubicadas en el seno venoso (Haverinen & Vornanen, 2007), alterando la permeabilidad de la membrana en estos cardiomiocitos a iones como el Ca^{+2} y aumentando con esto la frecuencia intrínseca de estas células, además se ha reportado que

existe un aumento en la masa muscular ventricular que compensa una disminución de la contractilidad inducida por temperaturas bajas (Tiitu & Vornanen, 2002).

El potencial de acción cardíaco también es modificado por la temperatura, el descenso de la temperatura aumenta la duración y reduce la velocidad de ascenso del PA cardíaco, como consecuencia, disminuyen la despolarización de las células y con ello la frecuencia cardíaca, la velocidad de conducción del impulso sobre el corazón, y la duración de la contracción de cada miocito cardíaco es mayor (Driedzic & Gesser, 1994; Nyboer & Chapman, 2018)

Algunas especies de peces se han adaptado para explotar los hábitats de aguas con temperaturas fluctuantes, el amplio rango de temperatura implica una plasticidad cardíaca que proporciona ventajas a los peces que habitan ese entorno (Farrell. Jones, 1992; Graham and Farrell, 1989).

En algunas especies la exposición a una disminución de 10°C durante 3-4 semanas aumenta la masa ventricular relativa en un 20-40%, pero disminuye la proporción de miocardio compacto en un 15 a 30% (Gamperl & Farrell, 2004). Aunado a esto, se ha correlacionado la elevación de la temperatura de desarrollo con un aumento significativo de la redondez del ventrículo en los juveniles y los machos, pero no en las hembras de pez cebra. Determinando que los peces juveniles criados a temperaturas más cálidas presentan ventrículos más redondos y anchos, así como un bulbo arterioso más corto en comparación con los criados a temperaturas más frías (Dimitriadi et al., 2021).

Molecularmente la entrega de calcio a la troponina C, inicia el evento contráctil y regula la fuerza de la contracción cardíaca, esto es claramente plástico en los peces y responde a la temperatura. Los filamentos delgados de actina, del músculo cardíaco tienen una sensibilidad reducida al Ca^{2+} a temperaturas más bajas, lo que resulta en una pérdida de capacidad generadora de fuerza (Shiels, 2011).

Los cambios estacionales de temperatura desencadenan la remodelación del corazón de los peces (Graham & Farrell, 1989; Vornanen et al., 2002).

La hipoxia (el otro factor representativo), provoca un aumento del tono vagal y una marcada bradicardia o en teleósteos (Emery et al., 1985).

Algunos estudios reportan modificaciones observadas en embriones o en larvas de ectotermos al exponerlos a hipoxia, algunas de estas modificaciones las utilizan para solventar la necesidad de oxígeno son, la disminución de la frecuencia cardíaca y del gasto cardíaco atribuido a un efecto directo de la falta de oxígeno en el metabolismo de los cardiomiocitos (Orlando & Pinder, 1994).

Se ha reportado que los organismos presentan corazones más ensanchados en ambientes hipóxicos, por lo que la cavidad ventricular aumenta y puedan recibir una mayor cantidad de sangre, lo que hará que el volumen sistólico se intensifique y el aporte de oxígeno a los tejidos sea rápido y constante, por lo que logrará abastecer sus propias exigencias de oxígeno (Farrell et al., 2009; Mandic & Regan, 2018).

Como vemos, las adaptaciones morfológicas y fisiológicas en el corazón de los peces hacen posible un bombeo más eficaz de la sangre, y por ende una renovación intensa del oxígeno a los diferentes tejidos del cuerpo, estas adaptaciones son posibles gracias a la plasticidad fenotípica que los peces presentan cardiovascularmente, esta plasticidad se presenta interespecíficamente e intraespecífica, por lo que se refleja la variabilidad individual sobre la que podría actuar la selección natural (Dimitriadi A., Geladakis G., & Koumoundouros, 2020).

La plasticidad cardíaca intraespecífica e interespecífica en peces es apoyada por otros procesos fundamentales como la hipertrofia (agrandamiento de las células existentes) e hiperplasia (la producción de nuevas células), ya que a diferencia del corazón de los mamíferos, el corazón de los peces no pierde la capacidad de crecimiento hiperplásico e hipertrófico con la edad, se sospecha que el alto grado de plasticidad intraespecífica que se describe en el ventrículo, está relacionada con estos procesos, que apoyan la respuesta adaptativa del corazón durante toda su vida (Keen et al., 2016, 2017), la hipertrofia es una respuesta compensatoria bien documentada cuando la temperatura es demasiado fría en tejidos como el hígado (Kent et al., 1988).

Además, se ha reportado que las catecolaminas tienen un efecto directo en el corazón de los peces (Ostlund, 1954), ya que provocan un aumento en la frecuencia y modifican la fuerza del latido del corazón en los teleósteos, de hecho cambiar los niveles de catecolaminas en la sangre de la trucha durante la natación afecta la velocidad y la fuerza de contracción del corazón y altera la relación entre el llenado venoso y la fuerza de contracción, ya que tiene como objetivo la modificación de los potenciales de acción de las células del marcapasos.

Aunado a todo esto, un trabajo de Tiitu & Vornanen, en 2003, sugiere que el agrandamiento cardíaco estacional/frío podría estar parcialmente relacionado con el estado de la tiroides, debido a que las hormonas tiroideas afectan muchas funciones fisiológicas de los peces, por ejemplo, la osmorregulación, la excreción de nitrógeno, los cambios morfológicos asociados a la esmoltificación, el crecimiento muscular, etc.

- **Electrocardiograma**

La buena conductividad de los fluidos y tejidos corporales hace que los pequeños voltajes generados por las células cardíacas contrayéndose desde las distintas partes del corazón durante el ciclo cardíaco se sumen y pueden observarse desde la superficie del corazón o bien, desde la superficie del pez como un electrocardiograma (ECG), por lo que un electrocardiograma es la representación visual de la actividad eléctrica del corazón en función del tiempo (Moss, 2010).

Los peces teleósteos presentan ondas electrocardiográficas con la morfología típica de los demás vertebrados: una onda P (correspondiente a la despolarización auricular), un complejo QRS (correspondiente a la despolarización ventricular) y una onda T (correspondiente a la repolarización ventricular). El análisis de la morfología y duración de las ondas y sus respectivos segmentos e intervalos proporciona información importante sobre la función cardíaca de los peces (Zhao et al., 2019).

Las gráficas de ECG se basan en potenciales de acción detectables, que tienen lugar en el sarcolema de los cardiomiocitos, estos cambios pequeños y transitorios de voltaje a través de la membrana celular se producen gracias a la actividad de canales iónicos y proteínas de membrana de paso selectivo de moléculas como el Ca^{2+} , Na^{2+} , K^+ (Shiels, 2011).

La onda de excitación del potencial de acción se propaga por el corazón desde la región del marcapasos y en dirección caudal (Haverinen & Vormanen, 2020).

La forma, amplitud y duración del potencial de acción cardíaco varía en función de las condiciones ambientales y del nivel de ejercicio de los peces. La frecuencia y el ritmo de los latidos cardíacos, así como la propagación ordenada de la contracción del corazón de los peces, están determinados por la conducción del potencial de acción a través de las cámaras del corazón, despolarizaciones y repolarizaciones ordenadas, producto de la unión de calcio a la troponina C, que marcan el inicio del evento contráctil y regulan la fuerza de la contracción cardíaca, por lo que son claramente plásticas en los peces y responden a la temperatura (Rajagopal et al., 2015; Shiels, 2011).

- **Potencial de acción y base iónica**

El potencial cardíaco se produce por la apertura y cierre ordenados de los canales iónicos sarcolemales, los cuales son poros específicos de iones de la membrana celular, que permiten el transporte de cargas eléctricas principalmente por iones de sodio, potasio y calcio (Bartos et al., 2015).

El sarcolema (SL), es la membrana celular externa y la interfaz entre el espacio extracelular e intracelular, incrustados en esta membrana hay una serie de canales iónicos y transportadores que permiten un paso ordenado y regulado de iones entre el espacio extracelular y el interior de la célula en ambas direcciones (Vornanen et al., 2002).

El Ca^{2+} es el ion clave en la contracción del miofilamento, mientras que el Na^{2+} y el K^+ , son importantes en la excitabilidad eléctrica del miocito y su potencial de acción (PA). Las principales proteínas de la membrana celular, implicadas en el movimiento de Ca^{2+} hacia el miocito de los peces, son los canales de Ca^{2+} de tipo L (LTCC) y los intercambiadores de $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$ (NCX) (Landstrom et al., 2017).

La principal vía de entrada de Ca^{2+} a través del sarcolema es el canal tipo LTCC, el cual es un canal iónico activado por voltaje que se cierra cuando la membrana está en reposo, pero se abre durante la despolarización (p. ej., durante un potencial de acción) permitiendo que el Ca^{2+} fluya hacia el cardiomiocito. Los LTCC dejan de conducir Ca^{2+} poco después de abrirse. La inactivación de Ca^{2+} depende de dos características: la repolarización de la membrana durante el potencial de acción y el hecho de que el propio Ca^{2+} puede evitar que el canal conduzca más Ca^{2+} (inactivación dependiente de Ca^{2+}) (Eisner et al., 2017). El cese de la conductancia de Ca^{2+} es importante porque el Ca^{2+} citosólico necesita caer a un cierto nivel para que el corazón pueda relajarse y llenarse de sangre entre latidos. El flujo de Ca^{2+} a través del LTCC es sensible a la temperatura, con una amplitud y una cinética de la corriente mayores a temperaturas cálidas y reducidas a temperaturas más frías (Shiels, 2011).

El elevado número de LTCC en la membrana celular y la gran relación superficie/volumen son responsables de la rápida fase ascendente de la entrada transitoria de Ca^{2+} . Esta rápida fase ascendente es evidente en los transitorios cambios de Ca^{2+} de un miocito cardíaco de atún rojo (*Thunnus orientalis*). La entrada de calcio en los cardiomiocitos a través del canal de Ca^{2+} tipo L (ICa) desempeña un papel importante en la contractilidad cardíaca, ya que desencadena la liberación de Ca^{2+} intracelular desde el retículo sarcoplásmico (RS). Este orgánulo actúa como un sitio para el almacenamiento, la captación y la liberación de Ca^{2+} (Shiels, 2011; Vornanen et al., 2002).

- **Fases del potencial de acción (PA)**

El PA cardíaco se produce por la apertura y cierre ordenados de los canales iónicos sarcolemales, que permiten el transporte de cargas eléctricas, los cuales producen despolarizaciones que contraen o relajan los miocitos cardíacos (Eisner et al., 2017).

Un cardiomiocito con potenciales de acción de respuesta rápida, que no se contrae tiene un potencial de membrana en reposo (PMR (Potencial de Membrana en Reposo) (Potencial de Membrana en Reposo) estable de -70 a -90 mV (fase 4), esto es característico de los miocitos auriculares y ventriculares del corazón, y mantiene el estado relajado y no excitado (diástole). Cuando la corriente despolarizante llega al miocito, el voltaje de membrana oscila bruscamente desde la PMR hacia voltajes positivos generando una carrera ascendente (despolarización) del PA (fase 0). Como consecuencia, el potencial de membrana alcanza un valor cercano al potencial de membrana cero o ligeramente superior. Se trata de la señal de inicio de la fase de contracción (sístole) del corazón, ya que activa la afluencia de calcio y Na^+ desde el espacio extracelular al citoplasma del miocito cardíaco (Landstrom et al., 2017; Tiitu & Vornanen, 2002).

La carrera ascendente del PA cardíaco va seguida de una pequeña desviación negativa (fase 1 repolarización rápida temprana) que a menudo es imperceptible o incluso inexistente en los miocitos cardíacos de los peces, en esta fase se inactivan los canales de Na^+ y se activan los de K^+ , ion que sale de la célula, en consecuencia el potencial de membrana se repolariza por poco tiempo, la fase 2 es la etapa más larga del PA y se denomina fase de meseta porque el potencial de membrana permanece relativamente constante cerca del potencial de membrana cero o se desplaza lentamente hacia voltajes más negativos, ya que salen iones de K^+ e ingresan iones de Ca^{2+} . Esta fase es crucial para el acortamiento y la producción de fuerza de los miocitos cardíacos, determina el tiempo disponible para la difusión del calcio desde el espacio extracelular al citosol de los miocitos para activar la contracción de los miofilamentos. La última fase del PA cardíaco (fase 3: repolarización rápida tardía) es la rápida restauración del PRM negativa o repolarización final, que inicia una disminución de la concentración de calcio citosólico al convertir una entrada neta de calcio sarcolemal en una salida neta de calcio y, por lo tanto, provoca el cese de la sístole (Shiels, 2011; Tiitu & Vornanen, 2002).

La forma, amplitud y duración del PA cardíaco varían en función de las condiciones ambientales y del nivel de ejercicio de los peces (Shiels, 2011). Sin embargo, la frecuencia

y el ritmo de los latidos cardíacos, así como la propagación ordenada de la contracción del corazón de los peces, están determinados por la conducción del PA por el corazón.

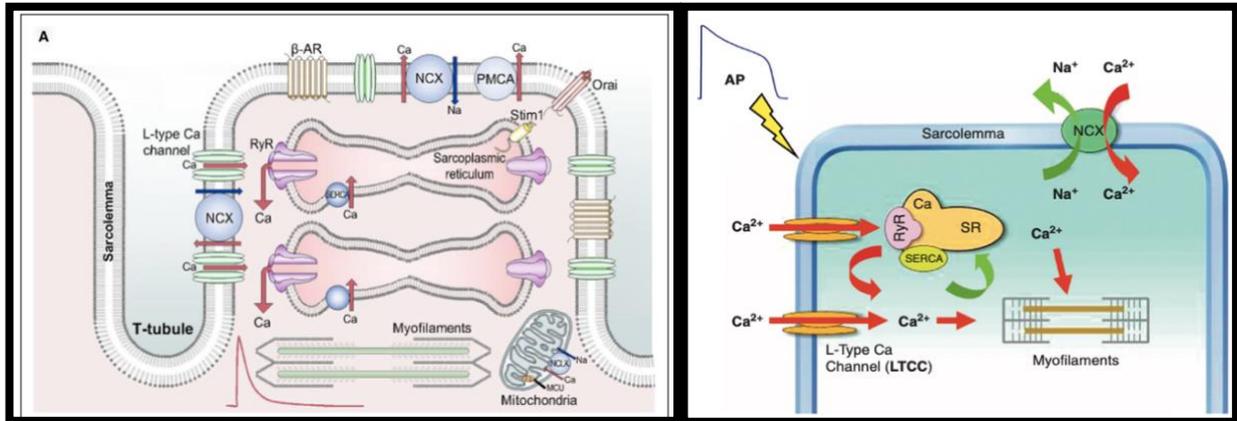


Figura 7. Diagramas esquemáticos del ciclo de Ca^{2+}

Estructuras implicadas en el ciclo del Ca^{2+} .

(A) Diagrama esquemático. Muestra la membrana superficial, el túbulo transverso, el retículo sarcoplásmico (RS) y la mitocondria, así como los diversos canales y transportadores mencionados en el texto (Eisner et al., 2017)

(B) El sarcolemma (SL) es excitado por un potencial de acción (PA), que abre canales de Ca^{2+} tipo L (LTCCs) permitiendo la entrada de Ca^{2+} (flechas rojas) por su gradiente de concentración. El Ca^{2+} también puede entrar en la célula a través del modo inverso de intercambio $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$ (NCX). La afluencia de Ca^{2+} puede desencadenar la liberación de Ca^{2+} del retículo sarcoplásmico (RS) a través de los receptores de rianodina (RyR) en un proceso denominado liberación de Ca^{2+} inducida por Ca^{2+} (CICR). En conjunto, estas entradas de Ca^{2+} provocan un aumento transitorio del Ca^{2+} que inicia la contracción de los miofilamentos. La relajación se produce cuando el Ca^{2+} se retira del citosol (flechas moradas), bien a través del SL mediante NCX en modo de avance, bien de vuelta al SR a través de las bombas de Ca^{2+} del SR (SERCA), esquema de (Shiels, 2011).

- **Ciclo cardiaco**

La actividad rítmica asociada a cada latido se denomina ciclo cardíaco y puede ser descrito desde tres perspectivas: el vaciamiento de las cámaras cardíacas; los patrones de generación; y la actividad asociada a eventos eléctricos (el electrocardiograma).

Respecto al vaciamiento de las cámaras, el ciclo cardíaco se puede dividir en períodos de sístole y diástole, que corresponden a la contracción y relajación del músculo cardíaco, respectivamente. Durante la sístole, el músculo cardíaco genera presión arterial y expulsa sangre al disminuir el volumen contrayendo las cámaras. Cuando el músculo cardíaco se relaja durante la diástole, la aurícula y el ventrículo pueden llenarse de sangre y aumentan su volumen (Rantin et al., 2019).

Así pues, el ciclo cardíaco comienza con la aurícula y el ventrículo en un estado relajado. Durante la diástole, la sangre que fluye desde las venas hepáticas y los conductos de Cuvier llena la aurícula y llena parcialmente el ventrículo, pasando por el seno venoso, la válvula sinoauricular y la válvula auriculoventricular. Luego la contracción auricular (sístole auricular) expulsa sangre desde la aurícula hacia el ventrículo, que todavía está en diástole, y esto completa el llenado ventricular (Farrell & Pieperhoff, 2011).

La relajación auricular (diástole auricular) se produce mientras el ventrículo se contrae (sístole ventricular). Sin embargo, antes de que comience la contracción ventricular, la propagación del potencial de acción desde la aurícula se retrasa brevemente en la válvula AV. Este retraso AV garantiza que la sangre tenga tiempo suficiente para desplazarse desde la aurícula y completar el llenado ventricular. La contracción ventricular (sístole ventricular) expulsa la sangre al tracto de salida a través de la válvula bulbo-ventricular (VB) abierta. El ciclo cardíaco se completa cuando el ventrículo se relaja (diástole ventricular) (Mousavi et al., 2021)

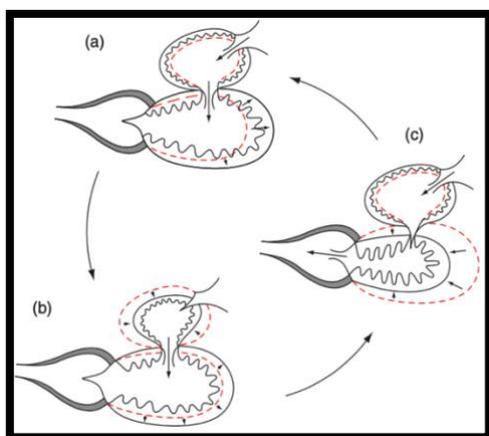


Figura 8. Diagrama esquemático de las tres fases principales de llenado y vaciado de las cuatro cámaras cardíacas del corazón de un pez. (a) Tanto la aurícula como el ventrículo se llenan debido a la presión de la sangre venosa. (b) La aurícula se contrae (como muestran las flechas pequeñas), expandiéndose aún más y completando el llenado del ventrículo. (c) El ventrículo se contrae, expulsando líquido al bulbo arterioso. Al mismo tiempo, la aurícula comienza a llenarse. Diagrama extraído de Farrell, 2011.

Respecto a los eventos de presión, el flujo sanguíneo sigue un gradiente de energía, que suele ser una diferencia en la presión arterial (energía potencial) entre dos puntos en el sistema circulatorio. El corazón imparte energía a la sangre cuando comienza su circuito por el cuerpo. La mayor parte de esta energía se pierde por la resistencia vascular. El llenado cardíaco usa cualquier energía restante en la sangre venosa, que suele tener suficiente energía cinética y potencial para llenar completamente la aurícula y comenzar a llenar el ventrículo (Farrell, 2011; Gamperl & Farrell, 2004).

Este tipo de llenado cardíaco se denomina vis-a-tergo (literalmente, fuerza por detrás) porque la energía procede de la sangre venosa (Figura 10). El canal AV y sus válvulas ofrecen una resistencia mínima al flujo sanguíneo entre la aurícula y el ventrículo; por consiguiente, nunca existe una diferencia muy grande entre las presiones sanguíneas auricular y ventricular durante la diástole ventricular.

Aunque la aurícula de paredes finas genera una presión sistólica mucho menor en comparación con el ventrículo de paredes gruesas, la presión es suficiente para estirar la pared del ventrículo y conseguir un llenado ventricular más rápido. Por el contrario, la aurícula más flexible permite que el llenado auricular se produzca utilizando únicamente presión sanguínea venosa (Icardo, 2012; Icardo & Colvee, 2011).

Este aumento de presión cierra primero la válvula AV y abre después la válvula BV cuando la presión ventricular supera ligeramente la presión arterial diastólica. A continuación, la contracción ventricular se vuelve progresivamente isotónica, expulsando con fuerza la sangre hacia el tracto de salida. Esta contracción isotónica provoca un aumento paralelo de la presión arterial hasta que se alcanza la presión arterial sistólica. A continuación, se produce una relajación ventricular que hace que la presión ventricular caiga por debajo de la presión arterial, lo que cierra la válvula BV. La presión arterial desciende lentamente hacia su presión diastólica hasta el siguiente latido, a medida que la sangre se desplaza por el sistema circulatorio (Claireaux et al., 2005; Santer, 1985).

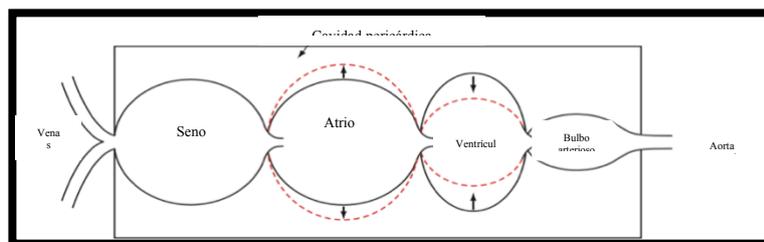
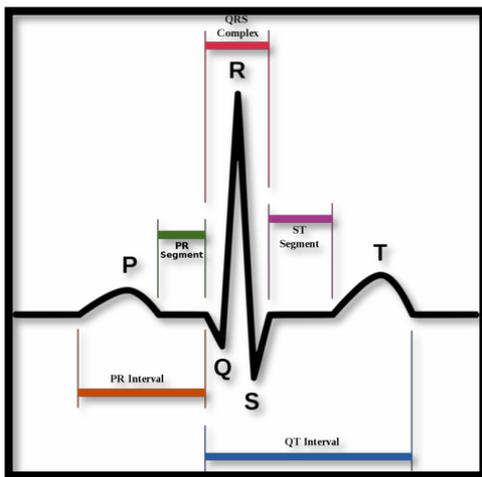


Figura 9. Diagrama esquemático de la sincronía entre la contracción ventricular y la expansión auricular producida con el llenado auricular vis-a-fronte. A medida que el volumen del ventrículo disminuye (dirección de las flechas hacia la línea discontinua), el volumen de la aurícula se expande. Diagrama de (A. P. Farrell, 2011)

Finalmente, con respecto a los eventos eléctricos, cada latido va acompañado de ondas de actividad eléctrica, que pueden registrarse en la superficie de la piel o cerca de ella mediante electrodos conectados a amplificadores que permiten observar gráficas de electrocardiograma (ECG). Dado que el ECG es la suma de los cambios eléctricos (despolarizaciones y repolarizaciones) durante el ciclo cardiaco, su patrón se corresponde estrechamente con las contracciones y relajaciones del corazón de los peces (Qiao et al., 2021; Singleman & Holtzman, 2011).

Los principales componentes eléctricos del ciclo cardiaco en peces son la onda P, la onda QRS y la onda T.

En algunos peces, el ECG comienza con una pequeña onda V, que representa la contracción de los haces de músculo cardíaco en el seno venoso. Poco después, una onda P de mayor tamaño representa la contracción sincitial del



músculo auricular (despolarización atrial). El intervalo entre las ondas V y P es indicativo del tiempo que tarda el potencial de acción en desplazarse el potencial por el músculo auricular desde el seno hasta la aurícula. Un complejo QRS considerablemente mayor representa la contracción sincitial del músculo ventricular más grueso, hasta ahora se sabe que la onda Q corresponde a la despolarización interventricular

y al inicio de la despolarización del ventrículo, la onda R representa la despolarización del ventrículo y es la onda positiva del complejo, y finalmente la onda S que corresponde a la despolarización basal del ventrículo, esta es negativa. El intervalo entre las ondas P y R es indicativo del retraso AV, el tiempo que tarda el potencial de acción en viajar a través del canal AV, el canal de conexión entre la aurícula y el ventrículo. La onda T corresponde a la repolarización ventricular y su actividad eléctrica está asociada a la relajación ventricular (Véase arriba) (Prajapati et al., 2022; Rantin et al., 2019; Singleman & Holtzman, 2011).

- **Índice de Fulton.**

El factor de condición (K) expresa la relación volumétrica en función del peso. Dicho factor puede indicar el estado nutritivo de los organismos y, en cultivo, es útil para comparar y cuantificar numéricamente la condición o estado en que el pez se encuentra pudiendo asociarse a una valoración de la textura o estado de delgadez o gordura por individuo (Cifuentes et al., 2012), por lo que es una estimación del estado nutricional del pez.

También es un parámetro usado para comparar la condición de poblaciones que habitan en sistemas acuáticos con distintos grados de intervención antrópica. Por ello, conocer el comportamiento de poblaciones que habitan en ecosistemas prístinos, entrega información de base, relevante para comprender cambios o efectos en poblaciones sometidas a estas presiones.

Y se calcula con la siguiente fórmula:

$$K = 100 \frac{W}{L^3}$$

Factor de condición K de Fulton donde W= peso húmedo de cuerpo entero en gramos y L= Longitud de los peces en cm; se utiliza el factor 100 para aproximar K a la unidad (Froese, 2006).

- **Morfometría geométrica**

La morfometría geométrica es un método alternativo, que permite el estudio de la variación de forma y su covariación con otras variables (Bookstein, 1992), utiliza el análisis geométrico de coordenadas cartesianas presentes en estructuras morfológicas, para analizar estadísticamente los cambios, a través de representaciones gráficas (Slice, 2007). Las técnicas de morfometría geométrica se basan en la colección de coordenadas bidimensionales de puntos de referencia biológicamente definibles (Adams et al., 2004), no es un método invasivo ya que todo se aplica en imágenes.

Los efectos de la variación en la posición, orientación y escala de los especímenes que están presentes en las coordenadas sin procesar se eliminan matemáticamente antes de su análisis, para eliminar la variación, se utiliza un método de superposición de puntos de referencia que se ajusta a algún criterio de optimización, el método de superposición que es comúnmente aplicado es el Análisis Procrustes Generalizado (GPA).

Además, en la morfometría, se aplica una técnica complementaria llamada Thin Plate Spline (TPS) que se encarga de buscar patrones en el cambio de forma, con este método se puede mapear la deformación de la forma de un objeto a otro (Bookstein, 1992). Con esta técnica, las diferencias en la forma entre los especímenes son representadas como cuadrículas de transformación, donde un objeto se "deforma" en otro.

Puesto que los landmarks, determinan las coordenadas en las imágenes, se consideran caracteres basados en coordenadas, y nos permiten deducir la forma de los organismos o de sus órganos para posteriormente estudiarlas y compararlas y con ello describir la variación entre las muestras (Park et al., 2013).

Algunas estructuras carecen de contornos bien definidos, principalmente en formas que presentan curvas, por lo que la alternativa es utilizar semilandmarks, los cuales son una serie de puntos localizados a lo largo de una curva (Meng et al., 2018), sin embargo, conviene destacar que para colocar los landmarks o semilandmarks se deben cumplir con criterios como que los puntos serán localizados de manera precisa y consistente en todos los especímenes (Rohlf et al., 1996).

Las deformaciones (warps), representadas por la función thin-plate splines, se determinan y descomponen en descriptores de forma que pueden tener componentes uniformes que describen estiramiento, compresión o escisión (variación global) y componentes localizados que corresponden a cambios que ocurren en regiones específicas en la forma. Las deformaciones principales (PW por sus siglas en inglés) son los vectores propios de la matriz de la energía de deformación y cada uno de ellos describe un posible cambio en la forma aplicable a la configuración principal. Las configuraciones superpuestas se proyectan sobre las deformaciones principales que describen las diferencias de forma como desviaciones de la configuración principal (Bookstein, 1989; Rohlf, 1993). Las proyecciones generadas indican la cantidad necesaria de cada deformación principal para lograr las deformaciones.

Las puntuaciones, también llamadas deformaciones parciales (Pw por sus siglas en inglés), describen una combinación lineal entre las deformaciones principales y las coordenadas estandarizadas X-Y para cada punto de referencia anatómico. Estas puntuaciones pueden utilizarse en análisis multivariantes (Rohlf, 2005; Rohlf, 1993; Rohlf et al., 1996).

Las deformaciones relativas (RW por sus siglas en inglés), son los componentes principales de la matriz que combinan las puntuaciones de las deformaciones parciales y los componentes uniformes, se obtienen utilizando la matriz de las puntuaciones de las

deformaciones parciales, y se construyen gráficos de ordenación y cuadrículas de las deformaciones asociados a cada eje calculado (Rohlf, 1993; Slice, 2007).

- **Descripción de la problemática y la especie de estudio *Girardinichthys multiradiatus***

La ictiofauna dulceacuícola en México es excepcionalmente rica, el territorio mexicano tiene alrededor de 506 especies de peces distribuidas en 47 familias, lo que representa 6% de las especies conocidas en el planeta, por consiguiente, nuestro país presenta altos niveles de endemismos, ya que 163 especies (32%) son endémicas de México (De La Vega-Salazar, 2006).

La familia Goodeidae, a la que pertenece *Girardinichthys multiradiatus*, cuenta con por lo menos 36 especies que representan el 32% de las especies endémicas de la mesa central de México, lamentablemente este sitio se ha caracterizado por una gran explotación de recursos naturales, esto ha sido favorecido dado que en su cauce se asientan grandes poblaciones urbanas, de manera que esta región es una de las más densamente pobladas de la República Mexicana y también de las más contaminadas por actividades agrícolas, pecuarias e industriales de importancia económica. Todo esto ha contribuido a que las cuencas Lerma-Chapala-Santiago, Balsas, sean considerados como los más contaminados del país (Vázquez-Gutiérrez, 1993), lo que ha provocado la desaparición de la fauna y flora de sus aguas en algunas de sus porciones (Godínez-rodríguez et al., 1993; Lopez-Lopez & Diaz-Pardo, 1991).

Asimismo, De La Vega-Salazar, en 2006, menciona que más del 75% de las especies de Goodeidos, presentan características fisiológicas que posiblemente ponen en peligro su supervivencia por bioacumulación de contaminantes, aun así por sorprendente que parezca algunas de las especies, el autor las considera como tolerantes a la degradación ambiental puesto que se aferran a sobrevivir, este es el caso de especies como *A. maculata*, *A. robustus*, *C. encaustus*, *G. multiradiatus* (especie utilizada en este estudio), *G. viviparus*, *S. bilineata*, *X. eiseni*, *X. melanosoma* y *X. variata*. Las especies con mayor tolerancia a la degradación ambiental son las que tienen mayor área de distribución, lamentablemente son las que se han desplazado de algunas localidades principalmente por degradación ambiental o por introducir otras especies.

Los goodeidos persisten principalmente en cuerpos de agua con altas concentraciones de oxígeno y aguas corrientes transparentes, con bajas concentraciones de amonio, fosfatos y sitios poco eutrofizados (Godinez-rodriguez et al., 1993), factores que difícilmente encontramos en sus hábitats naturales en la actualidad.

Se ha reportado la desaparición de las poblaciones de Goodeidos en sus localidades históricas, principalmente por la degradación de su hábitat, considerada la principal causa de desplazamiento de especies actualmente, a causa de actividades antropogénicas, que ocasiona que un gran número de cuerpos de agua tengan una gran acumulación de sedimentos, características que han propiciado que las especies sensibles desaparezcan (Paulo-Maya et al., 1999), así mismo, existen otros factores importantes como lo son el ambiente geográfico limitado, la especialización ecológica, la fragmentación del hábitat y la introducción de especies exóticas (De La Vega Salazar et al., 1997; Lopez-Lopez & Diaz-Pardo, 1991; Ramírez Carrillo & Macías García, 2015).

Las cuencas de Lerma- Chapala- Santiago y de Ameca presentan la mayor degradación ambiental y estos son los lugares donde se han desplazado un gran número de especies de Goodeidos, incluyendo a nuestra especie de estudio *Girardinichthys multiradiatus* (De La Vega Salazar et al., 1997; Godinez-rodriguez et al., 1993; Lopez-Lopez & Diaz-Pardo, 1991; Paulo-Maya et al., 1999).

Girardinichthys multiradiatus es una de las especies endémicas consideradas de interés especial debido a su distribución, es un pequeño pez dulceacuícola habitante de la cuenca del río Lerma (Torres, 1991).

Esta especie no posee interés comercial; pero es un pez vivíparo, endémicos de los medios dulceacuícolas mexicanos, cuya distribución se limita prácticamente a la parte del altiplano mexicano llamada "Mesa Central" (Miller & Smith., 1986; Uyeno et al., 1983), por lo que con los años han atravesado una intensa radiación adaptativa, aunado a esto, está reportado que *Girardinichthys multiradiatus* es el único goodeido que vive a casi 2800 m de altitud, la mayor elevación de la familia, lo que lo hace un objeto de estudio bastante interesante, y se encuentra en riesgo de desaparecer, por ello la SEMARNAT los ha protegido bajo la Norma Oficial Mexicana 059 (NOM-059-SEMARNAT-2010) y catalogado como especie en peligro de extinción y como especie prioritaria para la conservación, al igual que la IUCN.

Por otro lado, la mayoría de los trabajos realizados con *G. multiradiatus* se han enfocado a aspectos taxonómicos (Alvarez del Villar José, 1970; Miller & Fitzsimons, 1971; Uyeno et al., 1983), etológicos (García & García, 1994; Macías García & de Perera, 2002) y

biológicos (de Perera Burt & Macías Garcia, 2003; Martínez Hernández María Guadalupe, 2018; Pérez-Guerra, 2017), más no fisiológicos, como este trabajo pretende hacerlo.

Esta especie presenta dimorfismo sexual, por lo que las hembras de *G. multiradiatus* son quienes eligen a la pareja y los machos quienes portan características llamativas y compiten por el acceso a las hembras, quienes incluso poseen visión UV, que influye en la elección de pareja (Macías Garcia & de Perera, 2002; Martínez-Hernández, 2018).

Los machos presentan características fenotípicas llamativas, como la coloración del cuerpo y las aletas que en machos sanos son doradas con bordes oscuros; las hembras, en cambio son monótonas, ya que tienen un color dorado menos llamativo y pocas o ninguna marca (Miller et al., 2005). Asimismo, la aleta anal de machos se modifica en un gonopodio que actúa como un órgano intromitente; en su aleta caudal, además de la coloración amarilla presentan una línea negra (García & Valero, 2010), respecto a su tamaño los machos son más pequeños que las hembras y presentan una aleta dorsal muy desarrollada con radios más largos que las hembras (González Zuarth & Macías Garcia, 2006).

G. multiradiatus es una especie vivípara, por lo que la madre y los embriones desarrollan relaciones ontogenéticas, morfológicas, tróficas y fisiológicas (Wourms, 1981).

La viviparidad proporciona protección a las crías durante su etapa vital más vulnerable, sin embargo, la viviparidad aumenta los costes energéticos de la hembra, lo que provoca una reducción del tamaño de la nidada, esto se compensa con un mayor tamaño y mayores tasas de supervivencia de los descendientes (Thibault & Schultz, 1978; Wourms, 1981). Algunas especies de peces vivíparos son matrotroficas, lo que significa que la madre proporciona activamente nutrición a sus crías durante todo el embarazo (Thibault & Schultz, 1978). Otras especies son lecitotroficas, y en estos casos la madre llena los óvulos con suficiente yema para mantener a su descendencia durante todo el embarazo sin un aprovisionamiento materno activo (Thibault & Schultz, 1978), no se conoce con certeza el tipo de viviparismo que presenta *Girardinichthys multiradiatus*.

Con respecto al corazón de *Girardinichthys multiradiatus*, no existen estudios que reporten su morfología ni su fisiología sin embargo, se ha determinado que la especie *Gambusia holbrooki*, un pez vivíparo que comparte muchas características con nuestra especie presenta dimorfismo cardíaco que se manifiesta en la organogénesis tardía y persiste hasta la edad adulta, en esta especie, la diferencia en la frecuencia cardíaca es útil incluso para predecir el sexo en los embriones, ya que las frecuencias ventriculares y atriales de los embriones femeninos son significativamente más altas que las de los masculinos en las

etapas de desarrollo correspondientes y se mantienen así en todas las etapas posteriores del desarrollo. En concurrencia, la frecuencia cardíaca y el tamaño ventricular de las hembras adultas también son significativamente más altas y más grandes, respectivamente, que los de los machos (Mousavi et al., 2021).

Los resultados en la fisiología cardíaca basada en el sexo en adultos de *Gambusia holbrooki*, (machos más bajos que las hembras antes mencionado) concuerdan con las diferencias de tamaño ventricular en el pez cebra juvenil (Dimitriadi et al., 2018); adulto (Dimitriadi et al., 2021; Mousavi & Patil, 2020), grosor de la pared (Summerhill et al., 2020) y cambios en las propiedades contráctiles de los cardiomiocitos en humanos (Nijenkamp et al., 2020).

Como sabemos la morfología e histología ventricular generalmente responde a la actividad que la especie realiza, por lo que la forma del ventrículo externo puede variar de piramidal a sacular o tubular (Santer, 1985; Santer, Greer Walker, et al., 1983) y el miocardio puede estar completamente trabeculado, compuesto solo de una disposición compleja de láminas trabeculares (es decir, capa esponjosa); o mixto, compuesto de un miocardio trabeculado interno que está rodeado por una capa externa compacta de haces musculares (Sánchez-Quintana et al., 1996; Satchell, 1970). Respecto a la actividad de *Girardinichthys multiradiatus* se ha reportado que este pez se encuentra en aguas tranquilas, frescas y de movimiento lento, las cuencas hidrográficas donde se encuentran estos peces suelen ser poco profundas y contienen muchas plantas acuáticas (Miller et al., 2005), por lo que la especie de estudio no necesita periodos arduos de natación y tampoco se ha registrado que migre. Castello, en 2008, clasificó a *Arapaima gigas* como sedentaria debido a su preferencia por los entornos lénticos y la ausencia de migración reproductiva características que comparte con nuestra especie, por lo que de acuerdo a estos parámetros nuestra especie quizá es sedentaria.

Es importante mencionar que a excepción del pez cebra (*Danio rerio*), el medaka (*Oryzias latipes*) y recientemente en el pez mosquito (*Gambusia holbrooki*), no ha habido estudios cardíacos exhaustivos en otros teleósteos, particularmente en especies de Poecílidos, hasta ahora,

Respecto a la morfología ventricular en peces vivíparos se ha reportado que sus ventrículos son cónicos. La aurícula tiene forma de herradura y envuelve el ventrículo, cubriendo la región dorsal. La forma cónica del ventrículo y la forma de herradura de la aurícula son más pronunciadas en las hembras que en los machos. El bulbo arterial en forma de pera se ubica dorsal y anterior al ventrículo y apunta superior frontalmente hacia las branquias, mientras

que el tracto de salida se estrecha para convertirse en la aorta ventral (Mousavi et al., 2021).

- **Descripción del área de estudio: Estanques San Elías y Ex Hacienda**

El área de estudio en el que se basa la investigación son dos bordos del Curso Alto del Río Lerma (CARL) uno denominado Ex Hacienda y el segundo Sn Elías, en donde habita *G. multiradiatus*, González-Fernández, en 2015, para el bordo Ex Hacienda, registró valores de parámetros fisicoquímicos de 6.32 ± 2.48 mg/l de O_2 , una temperatura de 16.65 ± 1.03 °C, salinidad de 0.197 ± 0.031 ppt, un pH de 8.43 ± 0.35 , 0.39 ± 0.07 ppt de sólidos totales disueltos, una profundidad de 26.25 ± 12.74 cm y una transparencia de 9.37 ± 4.17 cm. Mientras que, en el bordo San Elías reportó valores de 8.51 ± 3.32 mg/l de O_2 , una temperatura de 20.01 ± 2.68 °C, salinidad de 0.1714 ± 0.026 ppt, un pH de 9.69 ± 0.98 , 0.33 ± 0.033 ppt de sólidos totales disueltos, una profundidad de 45 ± 26.14 cm y una transparencia de 13.75 ± 4.78 cm.

Desde 2012 se translocó una muestra de cada población a estanques dentro de las instalaciones de la Facultad de Ciencias a cargo del Laboratorio de Ecofisiología Animal donde los peces, se mantienen en semicautiverio. En julio de 2016 se midió la turbidez del estanque proveniente del Bordo Ex Hacienda y se registró una turbidez de 2 FAU y 22 mg/l sólidos suspendidos (SS). En abril de 2017 los parámetros fisicoquímicos reportados para el estanque Ex Hacienda eran 0.028 mg/l de nitritos, 2.6 mg/l de nitratos, 15.54 mg/l de oxígeno, 0.33 mg/l de fósforo reactivo, un pH de 9.05, 39 mg/l de sólidos suspendidos, una turbidez de 65 FAU, 1.58 mg/l de fósforo total (Pérez-Guerra, 2017).

OBJETIVOS GENERALES

*Analizar la morfología ventricular y la frecuencia cardíaca de individuos de *Girardinichthys multiradiatus* provenientes de 2 poblaciones en semicautiverio del Alto Lerma, Estado de México para determinar si existen diferencias significativas respecto a la población a la que pertenecen y a su sexo.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

*Determinar la frecuencia cardíaca de individuos de *Girardinichthys multiradiatus* provenientes de 2 poblaciones en semicautiverio del Alto Lerma, mediante una técnica no invasiva de electrocardiograma para conocer aspectos del ciclo cardíaco entre poblaciones y sexos.

*Describir la morfología del ventrículo de individuos de *Girardinichthys multiradiatus* provenientes de 2 poblaciones en semicautiverio del Alto Lerma, mediante la técnica de morfometría geométrica para comparar la variación de la forma entre poblaciones y entre sexos.

*Determinar si el peso corporal, peso del corazón, peso ventricular, longitud total corporal y longitud patrón de los individuos presenta variación entre poblaciones y entre sexos.

METODOLOGÍA

**Sitios de captura

Los organismos fueron capturados en estanques ubicados en la Facultad de Ciencias de la UAEMex, con poblaciones de *Girardinichthys multiradiatus* en semicautiverio desde hace una década, los organismos provenían de 2 Bordos (San Elías y Ex Hacienda) que se encuentran dentro de la microcuenca Toluca-Ixtlahuaca del Alto Lerma, en El Cerrillo Piedras Blancas, en la localidad de San Cayetano Morelos, situado en el Municipio de Toluca al noroeste del Estado de México.

El bordo San Elías (SE) está en el paralelo 19.406704 de latitud Norte y el meridiano -99.686367 longitud Oeste, con una altitud de 2606.56 m y una longitud promedio de 291.73 m. El bordo Ex-Hacienda (EXH) está en el paralelo 19.416467 de latitud Norte y el meridiano -99.697235 longitud Oeste, con 2608.54 m y una longitud promedio de 280.6 m (Pérez-Guerra, 2017).



Figura 10. Estanque Sn Elías ubicado en la Facultad de Ciencias.



Figura 11. Mapa de San Cayetano de Morelos indicando los bordos cercanos y mostrando imágenes satelitales de los Bordos San Elías y Ex-Hacienda (Imagen original de Pérez-Guerra, 2017, modificada en este documento).

****Captura de individuos**

Durante 4 semanas, en los meses de noviembre y diciembre (otoño), de 9 a 11 de la mañana se capturaron semanalmente 8 individuos adultos de *Girardinichthys multiradiatus* (4 hembras y 4 machos) utilizando redes de cuchara de nylon de 4 in. y 8 in.

Inmediato a la captura, los peces fueron transportados en termos de 4L, etiquetados previamente con el nombre de cada estanque, al laboratorio de Ecofisiología Animal en donde se mantuvieron bajo condiciones controladas en peceras de vidrio de 30 x 30 X 12 cm (con cuatro divisiones), aireación constante. Cada pez fue identificado individualmente. Los peces fueron aclimatados a una temperatura de 20° C.

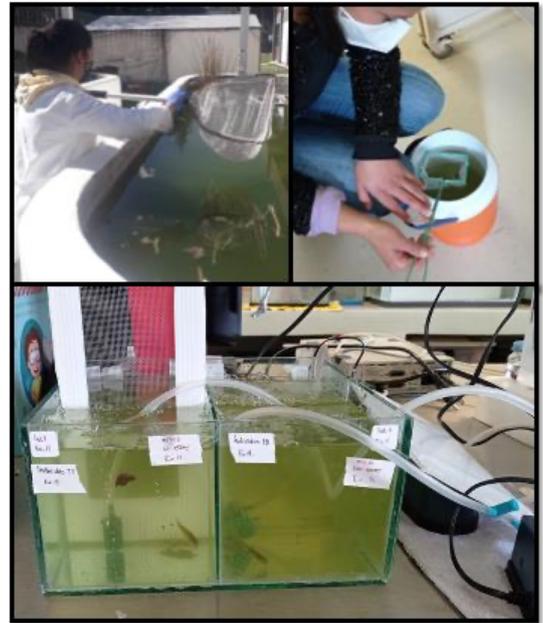


Figura 13. Captura de organismos con redes de cuchara, transportación y aclimatación.

**** Longitud total, patrón y peso.**

Después de 24 hrs en aclimatación a las nuevas condiciones de laboratorio, se obtuvo el peso en miligramos de cada pez colocándolos de manera individual dentro de un contenedor cilíndrico vertical de 5 ml con una esponja (para evitar el movimiento brusco del pez) y agua para posteriormente ser pesado en la balanza analítica (©Denver instrument). Inmediatamente después, el contenedor se colocó en posición horizontal y se tomaron fotografías de cada individuo con una cámara de celular (Redmi Note 9) sobre una hoja milimétrica como referencia de medida (Ver Figura 16).

La longitud total (LT) y longitud estándar (LS) de los peces fue medida a partir de las fotografías que fueron digitalizadas y analizadas utilizando el programa Image J del cual se obtuvieron los datos que posteriormente fueron registrados en una hoja de datos en Excel.

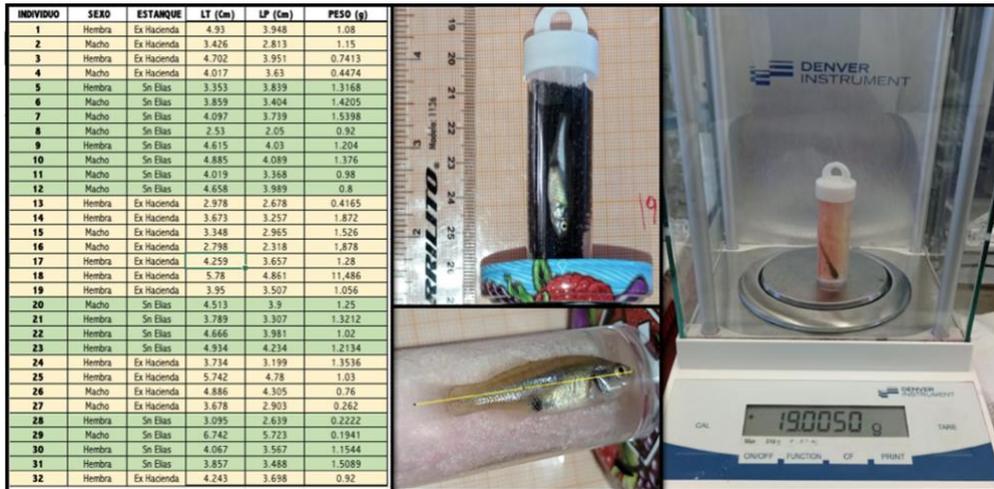


Figura 14. Métodos para determinar el peso, la longitud total y parcial de los individuos y la base de datos construida.

****Frecuencia cardíaca en peces con técnica no invasiva**

Se realizó la modificación de técnicas invasivas a una técnica no invasiva, sin anestésiar al pez, ni insertar electrodos. Se preparó una pecera de 750 ml con agua proveniente de las peceras donde se encontraban los peces. Dentro fueron colocadas una jaula de metal y una de tela de 10x10 cm, la caja metálica de 10x10 que funcionó como una jaula de Faraday, hecha con un material conductor (malla de acero inoxidable), que fue capaz de bloquear los campos eléctricos externos y evitar que los electrodos capturasen ruidos externos en la señal enviada al software (Perakende, 2023).

La jaula de Faraday improvisada, funcionó gracias a que presenta propiedades de un conductor eléctrico que está en equilibrio electrostático, por lo que cuando un campo eléctrico externo entra en contacto con la jaula, las cargas eléctricas positivas se quedan fijas y los electrones, que en un metal son libres, empiezan a moverse de un átomo a otro empujados por la fuerza del campo eléctrico, los electrones, al tener carga negativa, se mueven en sentido contrario al campo eléctrico. Aunque la carga eléctrica total del conductor es nula, en uno de los lados de la jaula hay exceso de carga negativa y el lado opuesto se carga positivamente. Este movimiento de electrones hace que en el interior de la caja se cree un campo eléctrico de sentido contrario al campo externo. El resultado de los dos campos eléctricos de sentido contrario provoca que, en el interior de la caja, el campo eléctrico sea nulo, por lo que en el interior de la caja no hay campo eléctrico y por lo tanto ninguna carga puede atravesar y por ende la señal dentro de la caja donde se encuentran los electrodos es más limpia (Perakende, 2023).

Dentro de la jaula de Faraday, se colocaron 3 electrodos (positivo, negativo y tierra) de manera que formaran un Triángulo de Einthoven (triángulo equilátero invertido) procurando que el pez estuviera en el centro del triángulo. Los electrodos fueron conectados a una unidad de PowerLab, un bioamplificador utilizado comercialmente para obtener un ECG (Electrocardiograma) en humanos y otros organismos. Esta unidad presenta un conjunto de módulos de adquisición de datos cuyo núcleo es el PowerLab y se utilizó para construir gráficos que muestran los principales componentes eléctricos del ECG y el ciclo cardíaco de los peces.

Al tercer día de aclimatación, los peces se colocaron individualmente dentro de las jaulas en medio del triángulo de Einthoven, después se cubrieron la pecera con una tapa de aluminio para evitar interferencias por ruidos externos. Con esta técnica los peces no sufren daños mecánicos, no se modifica su fisiología humoral ya que no se anestesian y tampoco mueren. Cada pez se aclimató al dispositivo durante 5 minutos, finalmente se registraron lecturas de ECG de los ciclos cardiacos durante 40 minutos.

Pasado ese tiempo los peces fueron trasladados de nuevo a sus peceras con aireación. La manipulación de los organismos para medición de frecuencia cardiaca concuerda con los protocolos institucionales de cuidado animal del National Institutes of Health de Estados Unidos de América correspondiente con normas bioéticas internacionales (National Research Council. 2011. *Guide to the Care and Use of Laboratory Animals: Eighth Edition*. Washington, DC: The National Academies Press. <https://doi.org/10.17226/12910>).

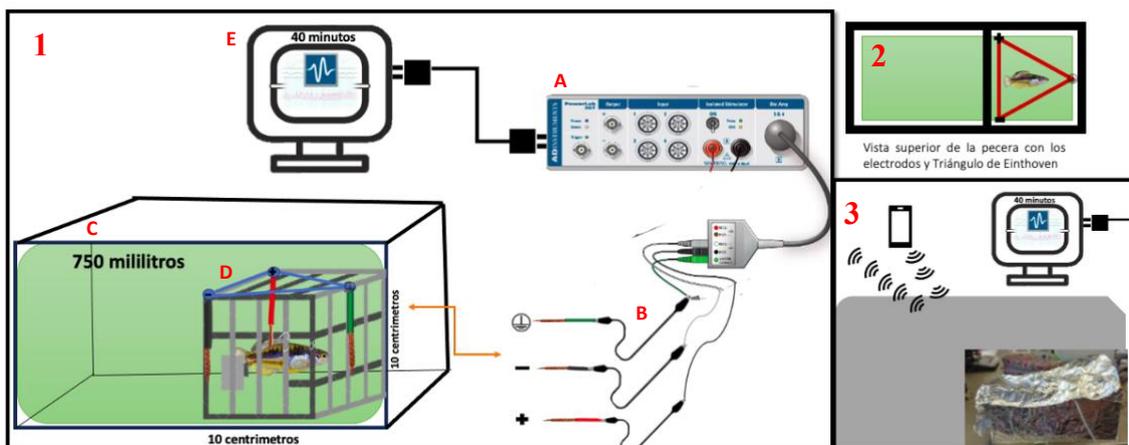


Figura 15. (1) Método no invasivo para determinar la frecuencia cardíaca de peces. (A) PowerLab 26T, (B) Electrodo conectado a los canales del PowerLab (C) Pecera de 750mL (D) Jaula de Faraday 10x10 con electrodos colocados en un Triángulo de Einthoven (E) Computadora con software LabChart; (2) Vista superior de pecera y posición del pez; (3) Pecera cubierta por completo con aluminio evitando ruidos externos a la señal capturada.

****Eutanasia de los organismos**

Los individuos fueron sobre anestesiados sumergiéndolos en una solución de tricáina (MS 222) fría y KCl simulando una solución cardiopléjica para detener la actividad mecánica y eléctrica del corazón, lo cual reduce la actividad metabólica del miocardio durante los períodos de isquemia, aletarga la acidosis intracelular y el exceso de calcio en el citosol del miocito (Comunicación personal con Steven Williams, B.Sc., University of North Texas, Denton, Texas, M.Sc. graduate student). Mientras que la concentración de KCl evita la despolarización (contracción) de los cardiomiocitos manteniendo el potencial de membrana por debajo del umbral de despolarización, evitando que el corazón se contraiga (sístole ventricular), se pueda mantener relajado y sin modificaciones morfológicas y estructurales. Los individuos fueron anestesiados bajo protocolos éticos, por ello fueron sumergidos en la solución de anestesia hasta que presentaron la etapa 6, donde el movimiento, reflejo, equilibrio, tono muscular y frecuencia respiratoria disminuyen (Vázquez et al., 2013).

Posteriormente, los peces anestesiados se colocaron en una pequeña bandeja de disección en posición dorsal y se realizó una incisión longitudinal, en la parte ventral a la altura del istmo, a través de la piel y el pericardio, para exponer la cámara cardíaca. El corazón seguía activo y esto permitió detenerlo en diástole mediante la aplicación de más solución anestésica. Después de 2 minutos la cabeza junto con el corazón en diástole fue separados del cuerpo y colocados inmediatamente en fijador frío a 4°C (Formalina 4%) para detener la apoptosis y la degradación enzimática. Después, ambas partes se aspiraron a vacío durante 30 minutos a 382 atm, para que el fijador se infiltrara rápidamente en el tejido, evitando la alteración de la forma. Finalmente, la cabeza y el corazón se dejaron en el fijador durante 24 horas y luego se separaron.

Todos los experimentos con animales se llevarán a cabo de acuerdo con las normas bioéticas y de manipulación del Reino Unido (U.K. Animals Scientific Procedures Act 1986), con número de certificado SAB/SCT.W06/088 expedido en octubre de 2006, a nombre de la Dra. Mónica Vanessa Garduño Paz.

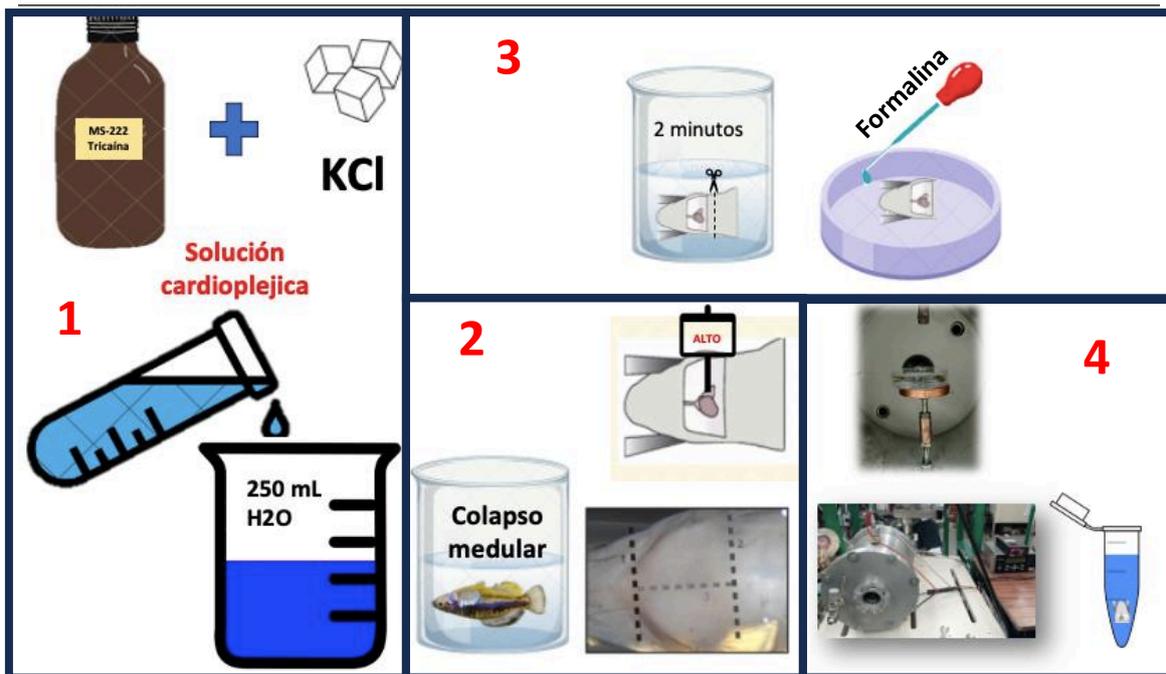


Figura 16. 1. Elaboración de solución cardiopléjica para sobre anestesia 2. Estados de anestesia hasta colapso medular, corte longitudinal para posterior observación directa del ventrículo en diástole 3. Organismo disectado colocado de nuevo en solución cardiopléjica, cortamos la cabeza cuidando el corazón y colocamos en fijador 4. Colocamos en cámara de vacío 30 minutos a 382mbar y finalmente colocamos la cabeza fijada en formalina y reservamos 24 horas.

**Toma de fotografías

El corazón completo se pesó en una balanza analítica ©Denver instrument y posteriormente se separaron las cámaras del corazón cuidando siempre conservar la forma del ventrículo, y pesarlo por separado. Se tomaron fotografías de las diferentes vistas (Lateral, Dorsal, Anterior-ventral, Posterior) de cada ventrículo a través de un microscopio estereoscópico.

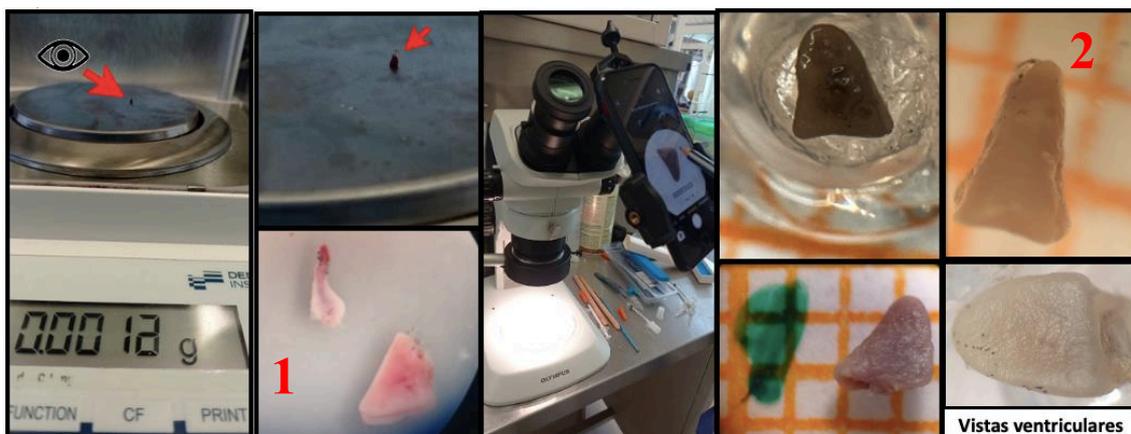


Figura 17. 1. Peso del corazón, separación de cámaras y pesaje individual. 2. Fotos tomadas con microscopio estereoscópico 3. Vista ventriculares (a) dorsal, (b) lateral, (c) antero-ventral y (d) dorsal.

**** Morfometría geométrica**

Las fotografías de los ventrículos fueron analizadas mediante la técnica de morfometría geométrica. El corazón posee una forma curva, por lo que se optó por usar el método de los semilandmarks que permiten referir una serie de puntos a lo largo de la curva. Colocando peines, de manera que se pueda cubrir toda la forma externa del corazón, para ello, se usó el módulo MakeFan del paquete estadístico IMP (Integrated Morphometrics Package) (Fig. 19).

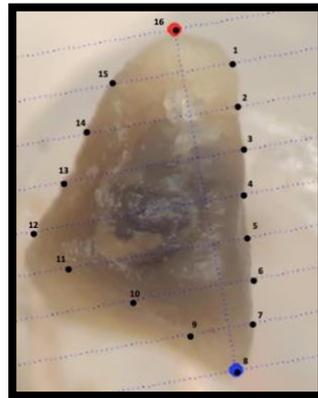


Figura 18. Peines y semilandmarks utilizados en las fotografías en vista dorsal

Las fotografías fueron empaquetadas en un solo archivo y se transformaron a formato .tps con el programa utilitario tpsUtil de la serie TPS (Thin Plate Spline). El archivo .tps fue utilizado en el programa tpsDig para digitalizar los landmarks y semilandmarks.

Una vez digitalizadas las landmarks, éstas fueron sometidas a un proceso de superposición mediante el Análisis Generalizado de Procrustes (GPA, por sus siglas en inglés Generalised Procrustes Analysis) para eliminar la variación generada por la posición, orientación y tamaño a través de los procedimientos de translación, rotación y escala, respectivamente (Slice, 2007). A partir de este proceso se obtuvieron nuevas variables de forma llamadas coordenadas Procrustes.

**** Análisis estadísticos.**

La normalidad de todas las variables longitudinales, de peso y morfológicas (forma y tamaño) fue verificada con la prueba de Shapiro-Wilks o Kolmogórov-Smirnov.

Las coordenadas Procrustes, fueron analizadas en el programa tpsRELW, y sometidas a un análisis multivariado de ordenación conocido como Análisis de Deformaciones Relativas (RWA, Relative Warp Analysis) que es equivalente a un Análisis de Componentes Principales (ACP) el cuál describe las variaciones de los individuos en un conjunto de datos, reduciendo

la dimensionalidad de las variables sobre una matriz de covarianza, para la separación entre grupos y mostrando las principales tendencias de cambio.

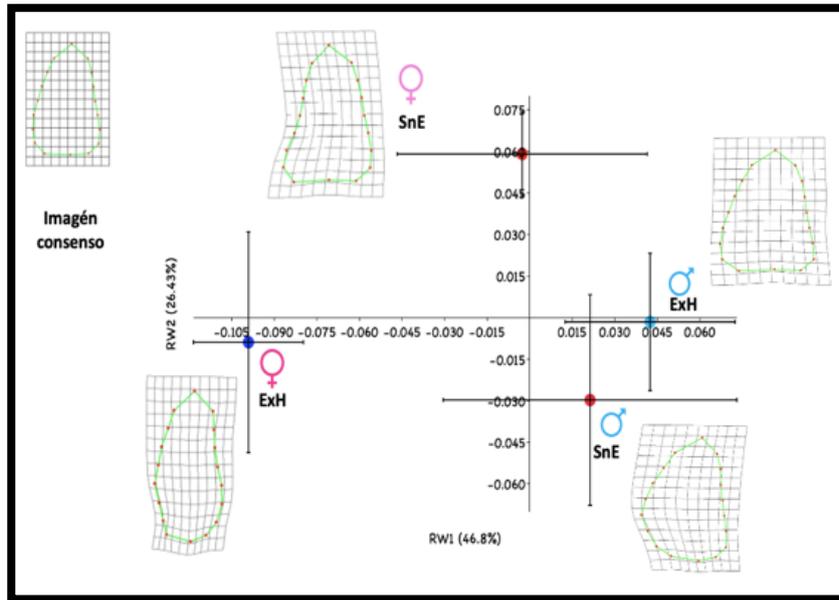


Figura 19. Análisis de Deformaciones Relativas (RWA, Relative Warp Analysis).

Para discriminar con respecto a la forma del corazón y clasificar correctamente a los individuos de cada población se realizó un Análisis de Variables Canónicas (AVC), estos análisis se desarrollarán con el programa Paleontological statistics (Meng et al., 2018). Por último, para visualizar el grado de deformación de cada población mediante placas delgadas se realizará un análisis de Thin Plate Spline con el módulo de PCAGen del programa IMP.

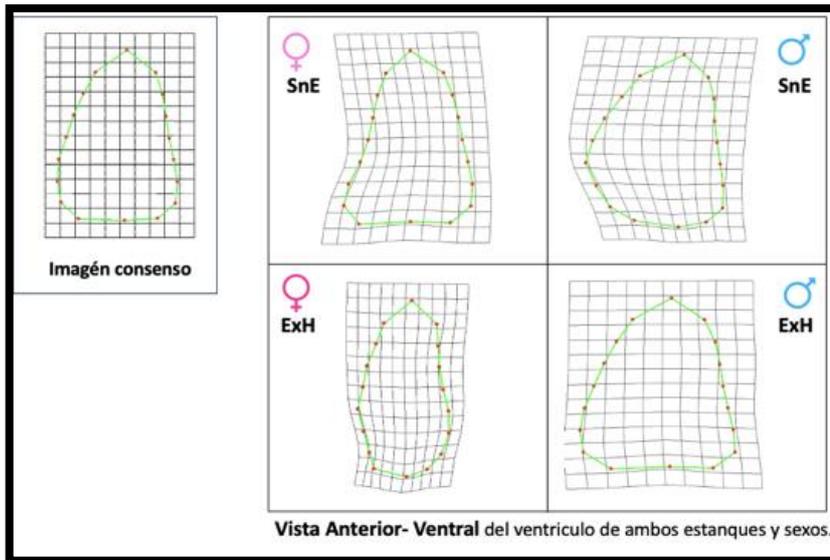


Figura 20. Imagen consenso y gradillas de deformación de todas las poblaciones

RESULTADOS

SECCIÓN 1. ANATOMÍA DEL CORAZÓN DE *Girardinichthys multiradiatus*.

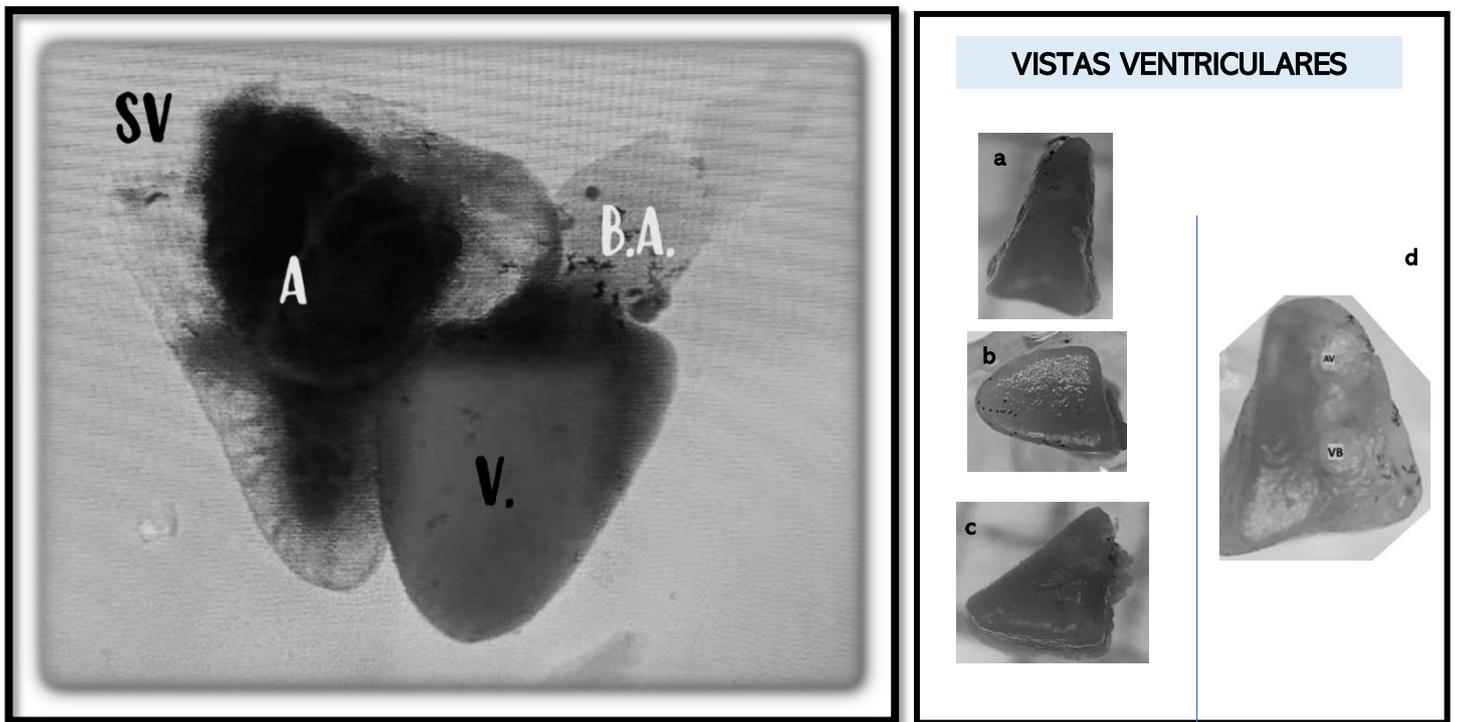


Figura 21. Anatomía del corazón de *Girardinichthys multiradiatus* con 4 cámaras, el SV: Seno venoso, A: Atrio, V: Ventrículo, B.A: Bulbo arterioso) y vistas ventriculares (a: anterior-ventral, b: posterior, c: lateral, d: dorsal).

La observación de la morfología cardíaca externa en peces adultos machos y hembras muestra que todo el corazón estaba dentro del epicardio, que presentaba pigmentación escasa, mientras que las cámaras del corazón no mostraron pigmentación, el corazón en la especie se ubicaba en la parte posterior y ventral de las branquias, dentro del epicardio, lo que concuerda con lo descrito por Icardo, 2012.

En la imagen podemos observar que el corazón de *Girardinichthys multiradiatus* presenta 4 cámaras en serie (Seno venoso, Atrio, Ventrículo y el Bulbo) descritas con anterioridad; durante la sobre anestesia nos percatamos que por el seno venoso ingresa la sangre que proviene del cuerpo, observamos la presencia de la válvula sinoatrial en la vista dorsal del ventrículo, luego el atrio desde donde la sangre pasa al ventrículo por la válvula atrio-ventricular también observada en la vista dorsal ventricular, para luego transportarla por la válvula bulbo-ventricular al bulbo para finalmente pasar a las branquias y así oxigenarse.

En la figura 21 también se observan las vistas ventriculares que utilizamos en la morfometría geométrica para determinar que la forma del ventrículo que se observa en las imágenes (a), (b), (c), (d) es piramidal.

SECCIÓN 2. VARIABLES CUANTITATIVAS.

En total se utilizaron 32 peces, 16 hembras y 16 machos. Se midieron 6 variables fisiológicas que fueron comparadas entre estanques (Ver Tabla 1). Los valores de frecuencia cardíaca que se detectaron en los individuos utilizando el software de Labchart, se calibraron con valores que se obtuvieron a través de mediciones manuales, y se determinó que entre ambos valores existe una fuerte correlación (0.91).

Tabla 1. Tabla de ANOVA indicando comparación de variables fisiológicas entre los individuos que pertenecen al estanque EXH (Ex Hacienda) y los de SNE (San Elías).

N=32 VARIABLE	EX HACIENDA Media ± SD	SAN ELIAS Media ± SD	F	Valor P α= 0.05
Frecuencia cardíaca (bpm)	97 ± 6.48	93 ± 5.83	0.68	0.09
Longitud estándar (cm)	3.86 ± 0.75	4.49 ± 0.94	0.41	0.04
Masa corporal (g)	1.16 ± 0.43	1.10 ± 0.41	0.83	0.22
Masa corazón (mg)	1.3 ± 0.88	1.1 ± 0.82	0.77	0.51
Masa ventricular (mg)	0.54 ± 0.52	0.41 ± 0.33	0.08	0.40
Índice de Fulton	2.60 ± 2.14 Crecimiento alométrico -	1.27 ± 0.78 Crecimiento alométrico -	7.44	0.02

Unidades: Bpm- Latidos por minuto; Cm- Centímetros; g- Gramos; mg- Miligramos

Los peces del estanque EXH presentan frecuencias cardíacas, peso corporal, peso de corazón y peso de ventrículo mayor que los individuos del estanque SNE, pero la diferencia significativa solo se presentó en las variables de la longitud estándar y el índice K de Fulton, por lo que los peces del estanque SNE son más largos longitudinalmente y más ligeros que los del estanque EXH, además de presentar un crecimiento alométrico negativo.

Tabla 2. Tabla de ANOVA indicando comparación de variables fisiológicas entre las hembras y los machos de ambos estanques.

N=32 VARIABLE	HEMBRAS Media ± SD	MACHOS Media ± SD	F	Valor P α = 0.05
Frecuencia cardíaca	95 ± 7.01	95 ± 5.67	0.44	0.88
Longitud estándar (cm)	4.22 ± 0.74	4.12 ± 1.09	0.14	0.76
Masa corporal (g)	1.15 ± 0.25	0.96 ± 0.57	0.002	0.21
Masa corazón (mg)	1.5 ± 0.87	0.7 ± 0.51	0.06	0.002
Masa ventricular (mg)	0.67 ± 0.45	0.23 ± 0.23	0.01	0.003
Índice de Fulton	1.87 ± 1.27 Crecimiento alométrico -	2.02 ± 2.23 Crecimiento alométrico -	0.32	0.81

Unidades: Bpm- Latidos por minuto; Cm- Centímetros; g- Gramos; mg- Miligramos

Al comparar entre sexos, en ambos estanques se presentaron diferencias significativas en el peso del corazón y el peso del ventrículo, las hembras presentaron ventrículos y corazones más pesados, la longitud estándar y el peso corporal fue mayor en las hembras, ambos sexos presentaron crecimiento alométrico negativo.

Tabla 3. Tabla de ANOVA indicando comparación de variables fisiológicas entre las hembras y los machos del estanque San Elías.

N=32 VARIABLE	HEMBRAS Media ± SD	MACHOS Media ± SD	F	Valor P α = 0.05
Frecuencia cardíaca	92 ± 6.35	94 ± 5.51	0.71	0.53
Longitud estándar (cm)	3.83 ± 0.54	3.88 ± 1.01	0.16	0.86
Masa corporal (g)	1.20 ± 0.12	0.75 ± 0.48	0.001	0.02
Masa corazón (mg)	1.48 ± 0.84	0.71 ± 0.63	0.46	0.04
Masa ventricular (mg)	0.6 ± 0.31	0.23 ± 0.23	0.46	0.01
Índice de Fulton	1.54 ± 0.70 Crecimiento alométrico -	1.01 ± 0.81 Crecimiento alométrico -	0.73	0.18

Unidades: Bpm- Latidos por minuto; Cm- Centímetros; g- Gramos; mg- Miligramos

Al realizar la comparación entre sexos en el estanque San Elías, se observó que existen diferencias estadísticamente significativas en el peso corporal y el peso ventricular, las hembras presentan valores mayores en ambas variables. Los machos presentan mayor cantidad de latidos por minuto, pero no de manera significativa (Ver Tabla 3). Ambos sexos presentan crecimiento alométrico negativo.

Tabla 4. Tabla de ANOVA indicando comparación de variables fisiológicas entre las hembras y los machos del estanque Ex Hacienda.

N=32 VARIABLE	HEMBRAS Media ± SD	MACHOS Media ± SD	F	Valor P α = 0.05
Frecuencia cardíaca	99 ± 4.30	97 ± 6.04	0.76	0.93
Longitud estándar (cm)	3.54 ± 0.64	3.09 ± 0.58	0.83	0.25
Masa corporal (g)	1.11 ± 0.33	1.24 ± 0.60	0	0.20
Masa corazón (mg)	1.66 ± 0.92	0.7 ± 0.35	0.04	0.03
Masa ventricular (mg)	0.73 ± 0.56	0.24 ± 0.25	0.09	0.06
Índice de Fulton	2.14 ± 1.57 Crecimiento alométrico -	3.38 ± 2.86 Crecimiento alométrico +	0.30	0.27

Unidades: Bpm- Latidos por minuto; Cm- Centímetros; g- Gramos; mg- Miligramos

En la Tabla 4, se reporta la comparación entre sexos del estanque Ex Hacienda, se encontraron diferencias significativas en el peso del corazón, el cual es mayor en hembras

que en machos (el doble). Además, las hembras presentaron valores mayores (no significativamente) de longitud estándar y peso ventricular, mientras que los machos presentaron valores mayores de peso corporal e índice de Fulton. El crecimiento es alométrico para ambos sexos, pero es negativo para hembras y positivo para machos.

SECCIÓN 3. PORCENTAJE CORAZÓN RESPECTO AL CUERPO.

En las Tablas 5 a 8 se reportan valores medios de los porcentajes de peso del corazón y ventrículo con respecto al peso corporal, no se encontraron diferencias significativas entre sexos en general, ni entre sexos dentro de cada estanque ni tampoco entre estanques. Sin embargo, en las tablas se observa que el corazón y ventrículo de los peces del estanque Ex Hacienda y el de las hembras en general es mayor respecto a su cuerpo.

N=32	EX HACIENDA	SAN ELIAS	F	Valor P
VARIABLE	Media ± SD	Media ± SD		$\alpha = 0.05$
% CORAZÓN/ CUERPO	0.12 ± 0.08	0.10 ± 0.08	1.10	0.8
% VENTRÍCULO/CUERPO	0.05 ± 0.04	0.03 ± 0.03	1.83	0.41
% VENTRÍCULO/CORAZÓN	37 ± 19.3	35 ± 12.3	2.44	0.72

Tabla 5. Tabla de ANOVA indicando comparación del porcentaje del corazón y ventrículo respecto al cuerpo entre estanques.

N=32	HEMBRAS	MACHOS	F	Valor P
VARIABLE	Media ± SD	Media ± SD		$\alpha = 0.05$
% CORAZÓN/ CUERPO	0.13 ± 0.08	0.09 ± 0.07	1.24	0.12
% VENTRÍCULO/CUERPO	0.05 ± 0.04	0.03 ± 0.03	1.77	0.08
% VENTRÍCULO/CORAZÓN	37 ± 17.4	34 ± 14.2	1.50	0.62

Tabla 6. Tabla de ANOVA indicando comparación del porcentaje del corazón y ventrículo respecto al cuerpo entre sexos.

N=32	HEMBRAS	MACHOS	F	Valor P
VARIABLE	Media ± SD	Media ± SD		$\alpha = 0.05$
% CORAZÓN/ CUERPO	0.15 ± 0.08	0.07 ± 0.06	1.94	0.07
% VENTRÍCULO/CUERPO	0.06 ± 0.04	0.02 ± 0.02	2.99	0.08
% VENTRÍCULO/CORAZÓN	39 ± 19.5	33 ± 19.9	0.96	0.53

Tabla 7. Tabla de ANOVA indicando comparación del porcentaje del corazón y ventrículo respecto al cuerpo entre sexos en el estanque de EXH.

N=32	HEMBRAS	MACHOS	F	Valor P
VARIABLE	Media \pm SD	Media \pm SD		$\alpha = 0.05$
% CORAZÓN/ CUERPO	0.11 \pm 0.08	0.10 \pm 0.08	0.88	0.77
% VENTRÍCULO/CUERPO	0.04 \pm 0.03	0.03 \pm 0.03	0.83	0.66
% VENTRÍCULO/CORAZÓN	34 \pm 15.3	35 \pm 9.55	2.57	0.88

Tabla 8. Comparación del porcentaje del corazón y ventrículo respecto al cuerpo entre sexos en el estanque SNE, valores de F y valores de significancia.

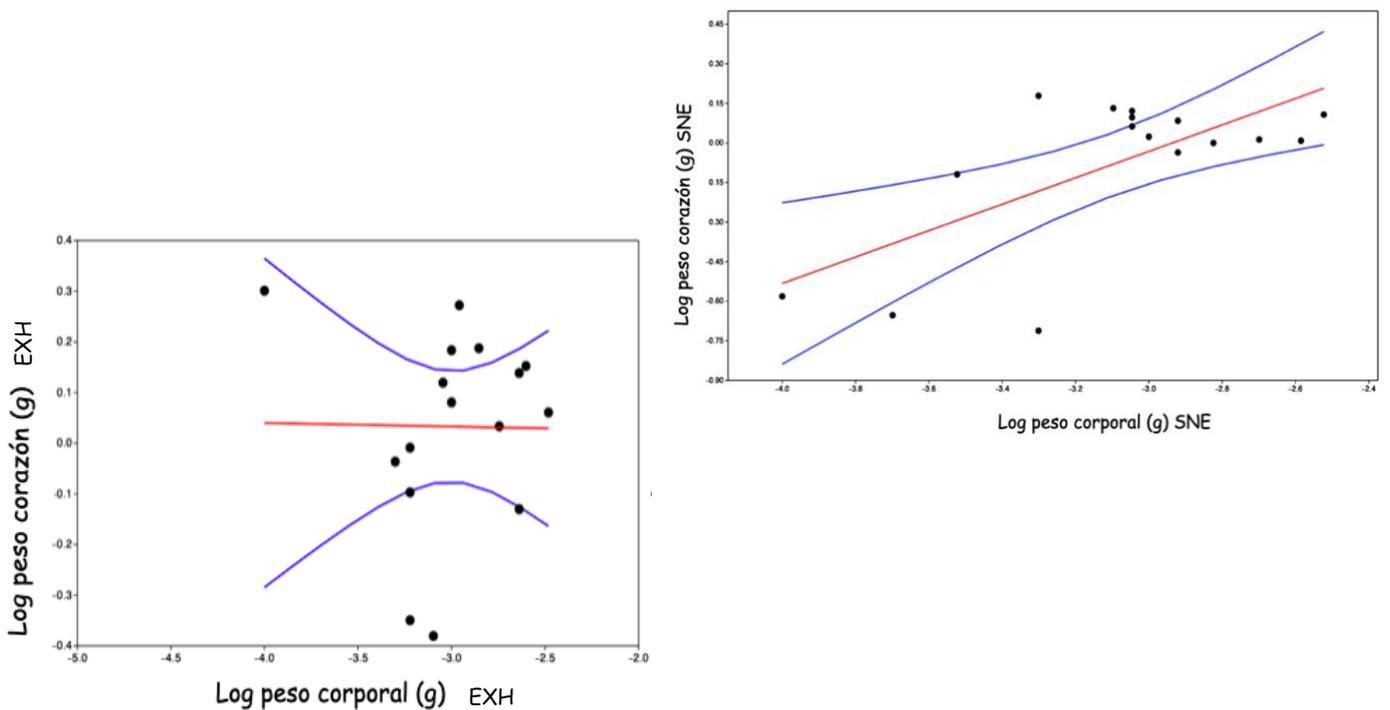


Figura 22. Relación entre la masa del corazón (g, transformado logarítmico) y la masa corporal (g, transformado logarítmico) de Ex Hacienda (Primer gráfico) y San Elías (Segundo gráfico).

Las líneas de regresión representan eje mayor estandarizado estandarizadas \pm 95 intervalos de confianza.

SECCIÓN 4 CICLO CARDIACO

- Comparación entre estanques.

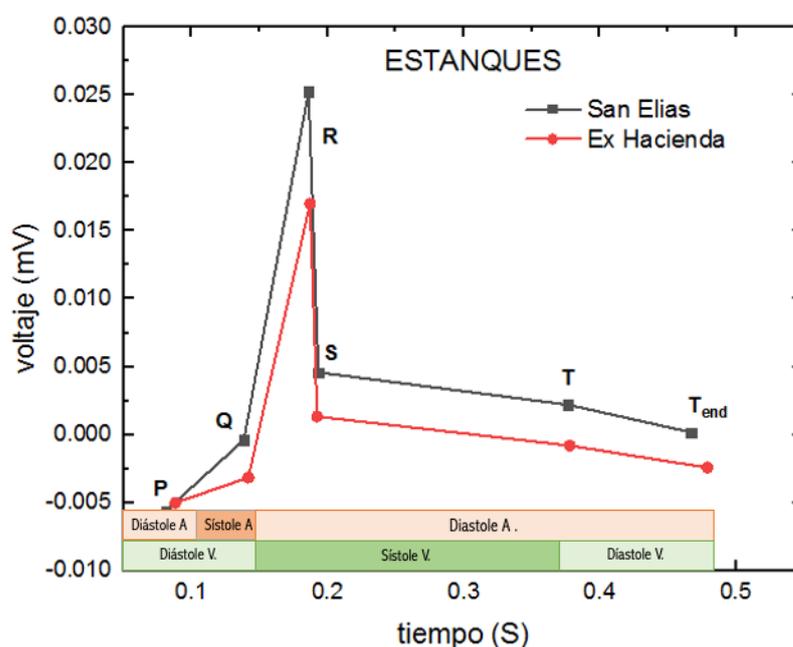


Figura 23. Gráfico de Comparación del ciclo cardíaco entre estanques, diástole y sístole del corazón, intervalos y tiempo.

N=32	EX HACIENDA Media ± SD	SAN ELIAS Media ± SD	F	Valor P $\alpha = 0.05$
VARIABLE				
Intervalo RR (s)	0.66 ± 0.06	0.71 ± 0.05	1.13	0.04
Intervalo PR (s)	0.14 ± 0.007	0.13 ± 0.01	0.51	0.38
Duración P (s)	0.08 ± 0.006	0.08 ± 0.008	0.67	0.01
Intervalo QRS (s)	0.18 ± 0.015	0.18 ± 0.016	0.88	0.73
Intervalo QT (s)	0.37 ± 0.019	0.37 ± 0.022	0.69	0.73
QTc (s)	0.48 ± 0.03	0.46 ± 0.02	1.55	0.12
Intervalo JT (s)	0.19 ± 0.007	0.19 ± 0.009	0.54	0.79
Intervalo Tpeak Tend (s)	0.08 ± 0.004	0.08 ± 0.004	1.0	0.51

Tabla 9. Comparación de los intervalos del ciclo cardíaco entre estanques valores de F y valores de significancia. Unidades: S- Segundos

En la tabla 9, se reportaron diferencias significativas entre estanques en la duración total del ciclo cardíaco (Intervalo RR), es mayor en los individuos del estanque SNE, mientras que el intervalo entre las ondas P y R que indica el tiempo del retraso fisiológico que sufre el estímulo eléctrico proveniente de la aurícula al pasar por la válvula AV, es mayor en el estanque EXH.

- Comparación entre sexos.

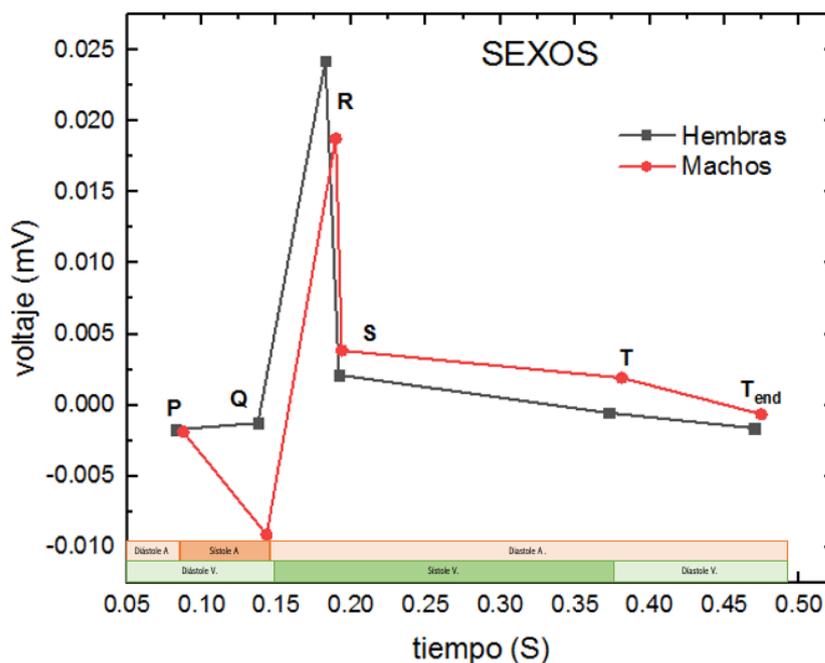


Figura 24. Gráfico de comparación del ciclo cardíaco entre sexos de ambos estanques, diástole y sístole del corazón, intervalos y tiempo

N=32	VARIABLE	HEMBRAS Media \pm SD	MACHOS Media \pm SD	F	Valor P $\alpha = 0.05$
	Intervalo RR (s)	0.69 \pm 0.07	0.68 \pm 0.05	1.87	0.61
	Intervalo PR (s)	0.14 \pm 0.007	0.13 \pm 0.009	0.55	0.25
	Duración P (s)	0.08 \pm 0.004	0.08 \pm 0.009	0.24	0.05
	Intervalo QRS (s)	0.19 \pm 0.01	0.18 \pm 0.01	1.10	0.17
	Intervalo QT (s)	0.38 \pm 0.02	0.37 \pm 0.02	0.95	0.20
	QTc (s)	0.47 \pm 0.03	0.46 \pm 0.02	1.95	0.46
	Intervalo JT (s)	0.19 \pm 0.008	0.19 \pm 0.008	0.88	0.50
	Intervalo Tpeak Tend (s)	0.08 \pm 0.004	0.08 \pm 0.005	0.66	0.51

Tabla 10. Comparación de los intervalos del ciclo cardíaco entre sexos, valores de F y valores de significancia. Unidades: S- Segundos

En la tabla 10, se observa la diferencia entre machos y hembras y aunque no existen diferencias estadísticamente significativas entre las poblaciones, podemos percatarnos que la duración de algunos de los intervalos del ciclo cardíaco entre machos y hembras no es la misma, en general las hembras presentan ondas con mayor duración.

- Estanque San Elías por sexo.

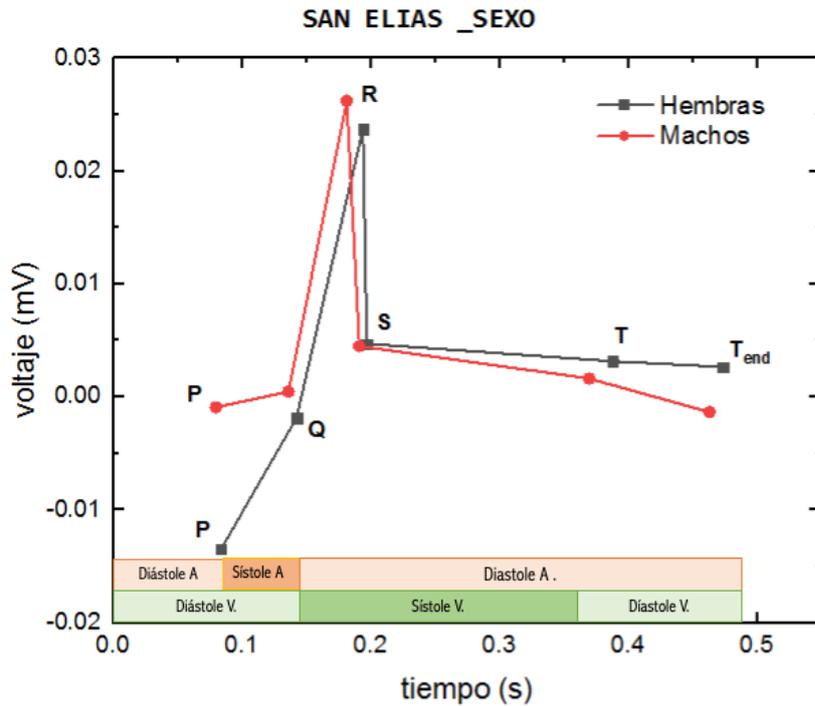


Figura 25. Gráfico de comparación del ciclo cardíaco entre sexos del estanque SNE, diástole y sístole del corazón, intervalos y tiempo

N=32	HEMBRAS Media ± SD	MACHOS Media ± SD	F	Valor P (Medias) alfa = 0.05
RR Interval (s)	0.73 ± 0.06	0.70 ± 0.05	1.38	0.37
PR Interval (s)	0.14 ± 0.01	0.13 ± 0.009	1.52	0.40
P Duración (s)	0.08 ± 0.006	0.07 ± 0.008	0.66	0.19
QRS Interval (s)	0.19 ± 0.01	0.18 ± 0.01	0.64	0.18
QT Interval (s)	0.38 ± 0.02	0.36 ± 0.02	0.83	0.18
QTc (s)	0.47 ± 0.02	0.46 ± 0.02	1.09	0.48
JT Interval (s)	0.19 ± 0.01	0.19 ± 0.009	1.35	0.44
Tpeak Tend Interval (s)	0.08 ± 0.003	0.08 ± 0.006	0.33	0.93

Tabla 11. Comparación de los intervalos del ciclo cardíaco entre sexos en el estanque SNE, valores de F y valores de significancia. Unidades: S- Segundos

En la tabla 11 se reportan la diferencia en la duración del ciclo cardíaco entre machos y hembras del estanque SNE y aunque no son diferencias estadísticamente significativas, podemos observar que la duración de los intervalos del ciclo cardíaco entre sexos no es la misma. La duración total del ciclo cardíaco (Intervalo RR) y el intervalo entre las ondas P y R fue mayor en hembras, además la despolarización ventricular en las hembras es 1

segundo más lenta que en los machos. En general las hembras presentan ondas del ciclo cardíaco con mayor duración.

- Estanque Ex Hacienda por sexo.

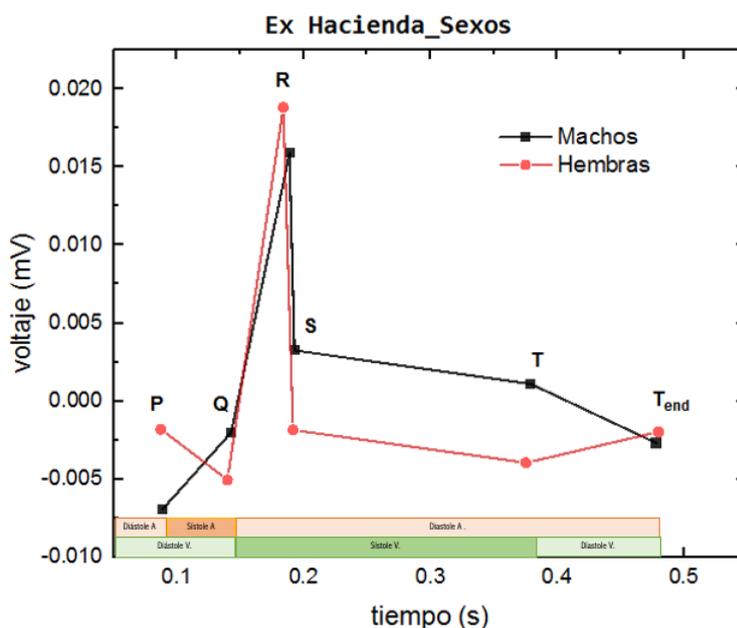


Figura 26. Gráfico de comparación del ciclo cardíaco entre sexos del estanque EXH, diástole y sístole del corazón, intervalos y tiempo

N=32	HEMBRAS Media ± SD	MACHOS Media ± SD	F	Valor P (Medias) alfa = 0.05
VARIABLE				
RR Interval (s)	0.68 ± 0.06	0.65 ± 0.04	1.71	0.65
PR Interval (s)	0.14 ± 0.006	0.14 ± 0.01	0.33	0.75
P Duración (s)	0.08 ± 0.005	0.08 ± 0.01	0.28	0.90
QRS Interval (s)	0.18 ± 0.01	0.18 ± 0.01	0.64	0.79
QT Interval (s)	0.37 ± 0.01	0.37 ± 0.01	0.94	0.96
QTc (s)	0.47 ± 0.03	0.48 ± 0.01	3.19	0.70
JT Interval (s)	0.19 ± 0.006	0.19 ± 0.009	0.44	0.71
Tpeak Tend Interval (s)	0.08 ± 0.004	0.08 ± 0.005	0.78	0.52

Tabla 12. Comparación de los intervalos del ciclo cardíaco entre sexos, valores de F y valores de significancia en el estanque EXH. Unidades: S- Segundos

En la tabla 12 se muestran los valores del ciclo cardíaco entre machos y hembras del estanque EXH, y aunque no existen diferencias estadísticamente significativas entre las poblaciones, podemos observar que la duración de los intervalos del ciclo cardíaco entre sexos no es la misma.

SECCIÓN 5. MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA

- Vista Anterior Ventral

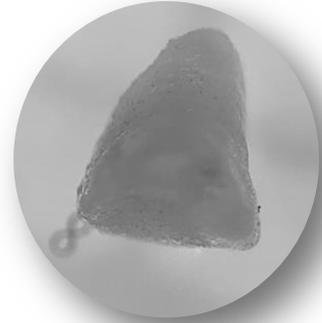


Figura 27. Micrografía de la vista anterior ventral externa del ventrículo de los individuos de *Girardinichthys multiradiatus*.

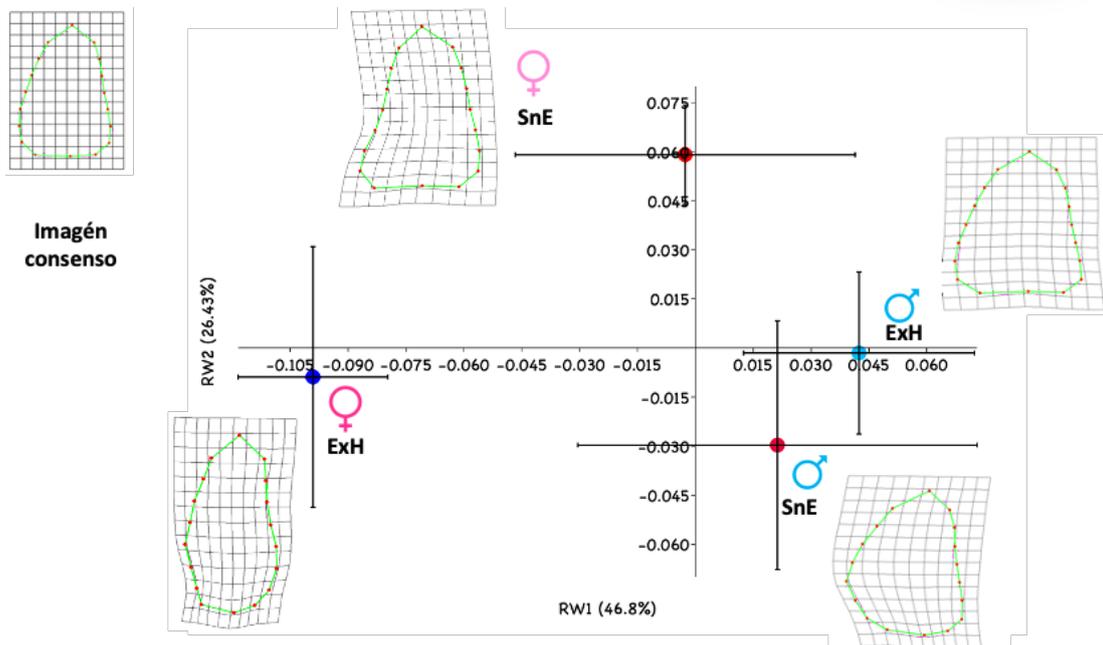


Figura 28. Gráfico de medias de los RW1 y RW2 de la vista anterior ventral externa ventricular de los individuos de *Girardinichthys multiradiatus* del estanque EXH y SNE y la imagen consenso (izquierda superior). El porcentaje entre paréntesis indica el porcentaje de variación explicado por cada RW. Se muestran los gráficos de deformación TPS correspondiente a la media para cada sexo dentro de ambos estanques, las landmark están conectadas por líneas para facilitar visualización de la forma general.

En el gráfico 5, se representa la variación de la forma externa antero-ventral del ventrículo, con un gráfico de medias para cada población por estanque y su respectivo sexo, están distribuidas a lo largo del RW1 (eje Y) y RW2 (eje X) con gradillas que muestran su morfología.

Las gradillas que están distribuidas en los extremos del RW1 (46.8%) corresponden al estanque SNE a hembras y machos. Se observa, que las hembras de SNE se distribuyen hacia el extremo positivo, mientras que los machos de SNE se distribuyen hacia el lado negativo. En contraste con la población de machos, las hembras presentan ventrículos más compactos con bases más rectas y con menos deformaciones en los laterales.

La variación poblacional que se distingue a lo largo de la RW2 es que las hembras del estanque EXH, se distribuyen hacia el extremo negativo mientras que los machos de EXH se distribuyen hacia el lado positivo. En contraste con la población de machos, las hembras presentan ventrículos más compactos con bases más redondas y delgadas y ápices más alargados.

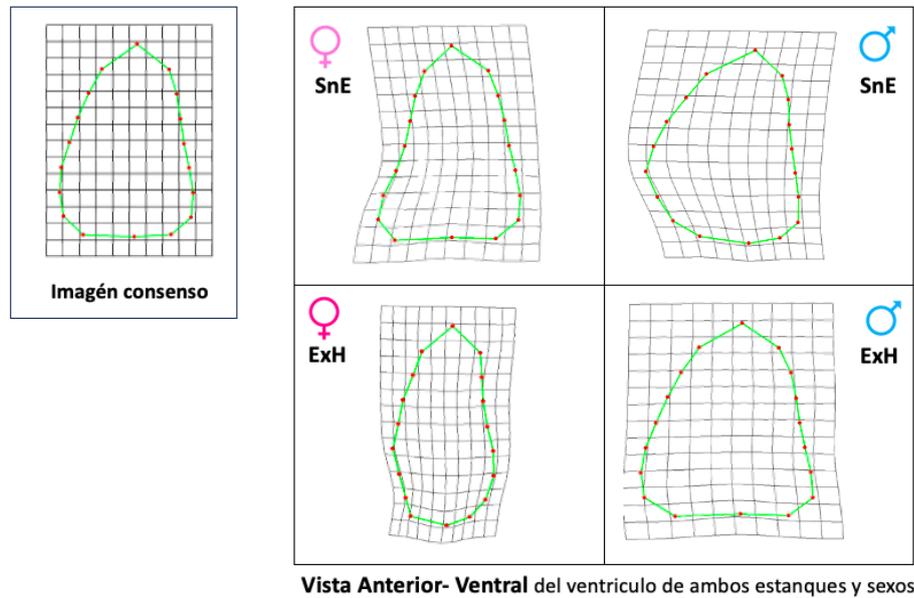


Figura 29. Comparación de la forma ventricular en vista anterior ventral externa entre estanques y sexos

En la figura 6 podemos observar:

o **COMPARACIÓN SEXOS EN ESTANQUE SAN ELIAS.**

Las hembras tienen ventrículos más delgados mientras que los machos presentan ventrículos más ensanchados.

*Lateral derecha: Las hembras del bordo SNE presenta curvaturas similares a los machos del estanque.

*Ápice: El ápice es similar en ambos sexos si lo observamos por el lateral derecho, sin embargo, por el lado izquierdo, en los machos el lateral está mucho más ensanchado.

*Lateral izquierdo: En los machos este lado está más ensanchado y presenta una curva muy notoria y deformada.

*Base: La base del ventrículo de las hembras es más recta con sus extremos diagonales, los machos por su parte presentan bases más redondas.

- **COMPARACIÓN SEXOS EN ESTANQUE EX HACIENDA.**

Las hembras presentan ventrículos más delgados mientras que los machos tienen ventrículos más ensanchados.

*Lateral derecha: Los machos del bordo Ex Hacienda, presentan un lateral derecho más recto y ensanchado que las hembras del mismo estanque, en las hembras la parte posterior presentan extremos con una curva muy notoria.

*Ápice: El ápice a simple vista está más ensanchado en los machos que en hembras, ambos sin curvaturas.

*Lateral izquierdo: En los machos este lado está muy ensanchado y presenta una curva muy notoria, las hembras presentan una línea más recta y deforme que los machos.

*Base: La base del ventrículo de las hembras está más redonda y reducida que en los machos, ya que estos presentan bases rectas con extremos diagonales.

- **COMPARACIÓN DE HEMBRAS EN AMBOS ESTANQUES.**

El ventrículo de las hembras del estanque EXH es mucho más delgado- angosto que el ventrículo de hembras de SNE.

*Lateral derecha: Observamos que en el estanque SNE esta línea es más recta y sin deformaciones que en el estanque EXH, además las hembras del estanque EXH presentan una curva notoria en la base del lateral.

*Ápice: Los extremos del ápice son similares diagonalmente, aunque en las hembras del estanque SNE se ven más ensanchadas.

*Lateral izquierdo: Observamos que el lateral izquierdo está más deformado en las hembras del estanque EXH, mientras que en el estanque Sn Elías este lateral es recto.

*Base: La base del estanque SNE es más recta que en el estanque EXH además en EXH la base está reducida y más deforme.

- **COMPARACIÓN DE MACHOS EN AMBOS ESTANQUES.**

Los machos del estanque SNE presentan una forma muy irregular.

*Lateral derecha: El lateral derecho en ambos machos es similar (diagonal).

*Ápice: el ápice también es similar, aunque en los machos del estanque EXH es más ancho

*Lateral izquierdo: Ambos ventrículos presentan en sus laterales izquierdo-curvas, aunque el ventrículo del estanque SNE, presentan una curvatura muy notable en la parte media del lateral.

Base: La base del ventrículo del estanque EXH es más recto y elongado que el de los ventrículos del estanque SNE que presenta una base más redondeada.

- Vista Dorsal



Figura 30. Micrografía de la vista dorsal externa del ventrículo de los individuos de *Girardinichthys multiradiatus*.

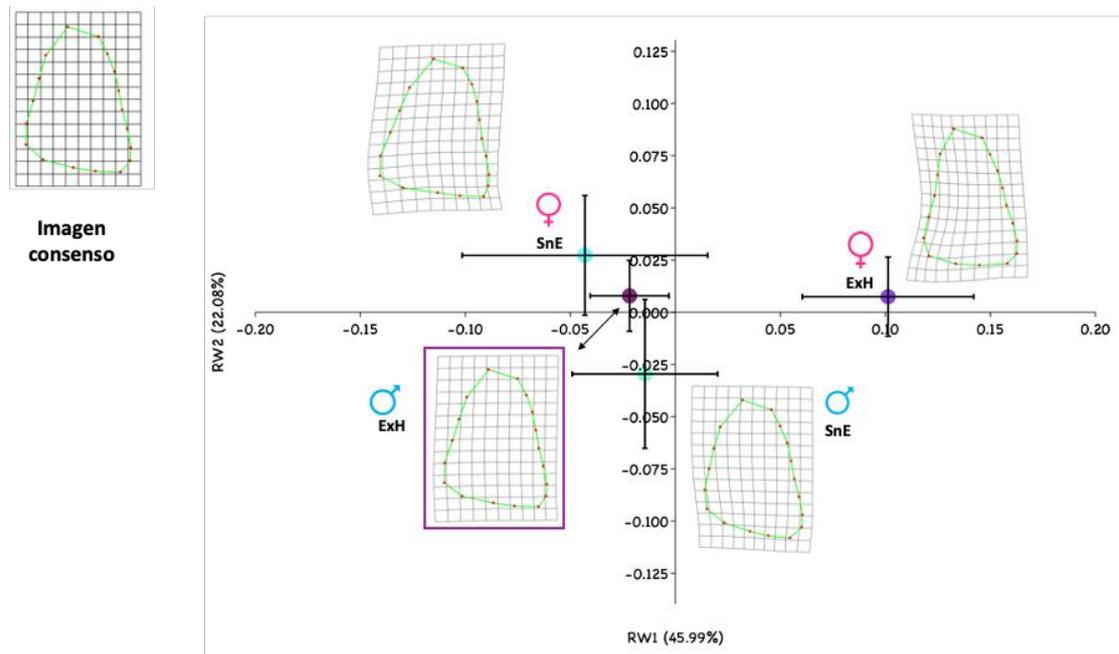


Figura 31. Gráfico de medias de los RW1 y RW2 de la vista dorsal externa ventricular de los individuos de *Girardinichthys multiradiatus* del estanque Ex Hacienda EXH y San Elías SNE y la imagen consenso a la izquierda superior. El porcentaje entre paréntesis indica el porcentaje de variación explicado por cada RW. Se muestran los gráficos de deformación TPS correspondiente a la media para cada sexo dentro de ambos estanques, las landmark están conectadas por líneas para facilitar visualización de la forma general.

En el gráfico 31 se representa la variación de la forma externa dorsal del ventrículo con un gráfico de medias para cada población por estanque y su respectivo sexo, están distribuidas a lo largo del RW1 (eje Y) y RW2 (eje X) junto con sus respectivas gradillas donde se observa su morfología. Las gradillas distribuidas en la base del RW1 (45,99%) corresponden al estanque San Elías a hembras y machos, pero, cerca del origen, observamos a los machos del estanque EXH.

Se observa, que las hembras del estanque SNE se distribuyen hacia el extremo positivo al igual que los machos de EXH, mientras que los machos de SNE se distribuyen hacia el lado negativo.

La variación poblacional se distingue a lo largo de la RW2, las hembras de EXH se distribuyen hacia el extremo positivo, mientras que los machos de EXH se distribuyen hacia el lado negativo, como las poblaciones del estanque SNE. En contraste con la población de machos, las hembras presentan ventrículos más compactos y con deformaciones puntuales en los laterales.

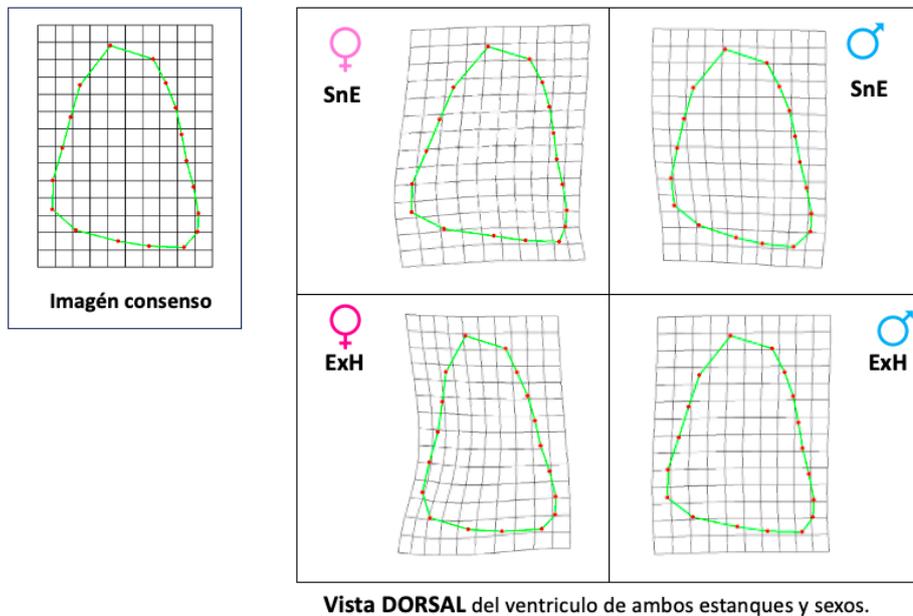


Figura 32. Comparación de la forma ventricular externa con vista dorsal entre estanques y sexos

En la figura 8 podemos observar:

o **COMPARACIÓN SEXOS EN ESTANQUE SAN ELIAS.**

Hembras con ventrículos más ensanchados y machos con ventrículos más reducidos.

*Lateral Derecha: Las hembras del bordo San Elías presentan curvaturas similares a los machos del estanque.

*Ápice: El ápice es similar en ambos sexos si lo observamos por ambos laterales.

*Lateral Izquierdo: En las hembras este lateral está más inclinado hacia la derecha y es más recto en la base ya que en los machos la base en este lateral es más curva.

*Base: La base del ventrículo de las hembras es más recta con sus extremos diagonales, los machos por su parte presentan bases más redondas.

- **COMPARACIÓN SEXOS EN ESTANQUE EX HACIENDA.**

Hembras con ventrículos más delgados y machos con ventrículos más ensanchados.

*Lateral Derecha: Los machos del bordo Ex Hacienda, presentan un lateral derecho más recto y ensanchado que las hembras del mismo estanque, en las hembras la parte posterior presentan extremos con una curva muy notoria.

*Ápice: El ápice a simple vista está más ensanchado en los machos que en hembras, ambos sin curvaturas.

*Lateral Izquierdo: En los machos este lado está muy ensanchado y presenta una curva muy notoria, las hembras presentan una línea más recta y deforme que los machos.

*Base: La base del ventrículo de las hembras esta más redonda y reducida que en los machos ya que estos presentan bases rectas con extremos diagonales.

- **COMPARACIÓN DE HEMBRAS EN AMBOS ESTANQUES.**

En las hembras del estanque de EXH el ventrículo es mucho más delgado y angosto que en hembras de SNE.

*Lateral Derecha: Observamos que en el estanque SNE esta línea es más recta y sin deformaciones, presenta además una línea diagonal más marcada y con inclinación hacia la izquierda.

*Ápice: El ápice de las hembras de EXH está mucho más en punta que el del estanque SNE.

*Lateral Izquierdo: Observamos que el lateral izquierdo esta más inclinado a la derecha en las hembras del estanque SNE, mientras que en el estanque EXH las hembras presentan el lateral más recto.

*Base: La base del estanque SNE es más recta que en el estanque EXH, además en EXH la base está reducida y es más redonda.

- **COMPARACIÓN DE MACHOS EN AMBOS ESTANQUES.**

El ventrículo de los machos es similar entre el estanque EXH y el de SNE.

*Lateral Derecha: El lateral derecho en ambos machos es similar, es diagonal.

*Ápice: el ápice también es similar, aunque en los machos del estanque EXH es más ancho.

*Lateral Izquierdo: Ambos ventrículos presentan laterales izquierdos con curvas, pero en el estanque SNE los machos presentan menor longitud en este lateral en el estanque SNE.

*Base: La base del estanque EXH es más recto y elongado que el de los ventrículos del estanque SNE en los cuales se presenta una base más redondeada en ambos extremos.

- Vista Lateral externa.



Figura 33. Micrografía de la vista lateral externa del ventrículo de los individuos de *Girardinichthys multiradiatus*.

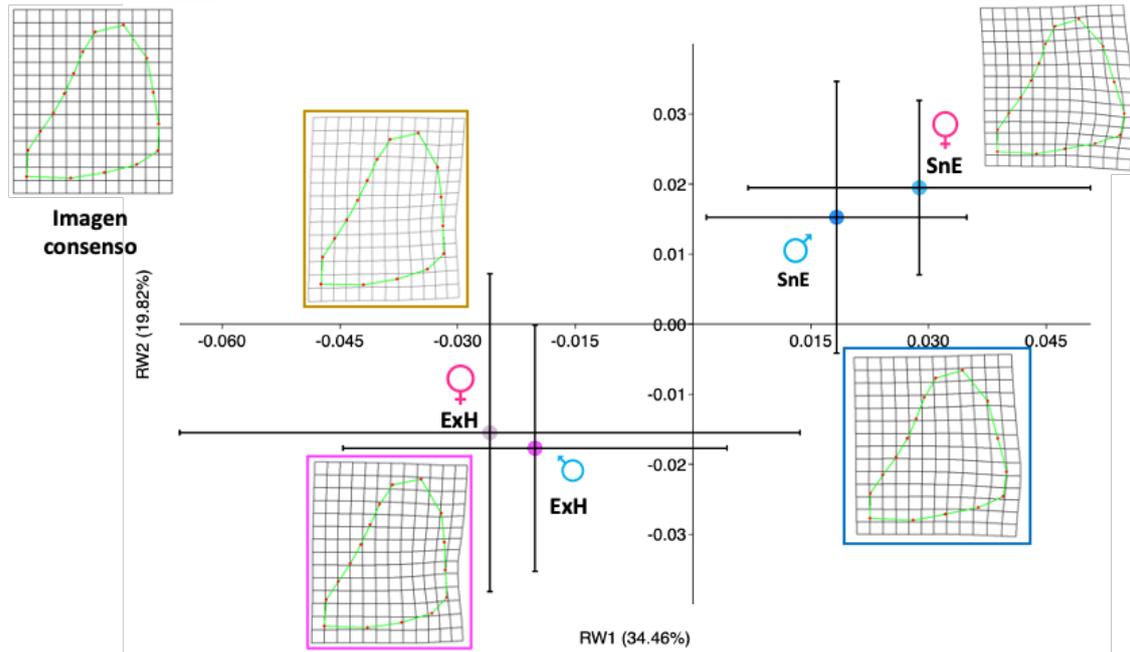


Figura 34. Gráfico de medias de los RW1 y RW2 de la vista lateral externa ventricular de los individuos de *Girardinichthys multiradiatus* del estanque Ex Hacienda EXH y San Elías SNE y la imagen consenso (izquierda superior). El porcentaje entre paréntesis indica el porcentaje de variación explicado por cada RW. Se muestran los gráficos de deformación TPS correspondiente a la media para cada sexo dentro de ambos estanques, las landmark están conectadas por líneas para facilitar visualización de la forma general (el color en los bordes de las imágenes se colocó según la población a la que pertenecen).

En la Figura 34 se representa la variación de la forma externa lateral del ventrículo con un gráfico de medias para cada población por estanque y su respectivo sexo, éstas están distribuidas a lo largo del RW1 (eje Y) y RW2 (eje X) junto con sus respectivas gradillas donde se observa su morfología.

Las gradillas de deformación, distribuidas en la base del RW1, (34.46%) corresponden al estanque San Elías y Ex Hacienda a hembras y machos, presentes en el primer y tercer cuadrante, respectivamente.

Se observa, que las hembras y machos del estanque SNE distribuyen hacia el extremo positivo de los ejes, mientras que los machos y hembras del estanque EXH se distribuyen hacia el lado negativo de ambos ejes.

En contraste con la población de SNE, las hembras y machos de EXH presentan ventrículos más reducidos y con deformaciones en la base del lateral derecho, mientras que los organismos del estanque EXH tienen ventrículos más ensanchados.

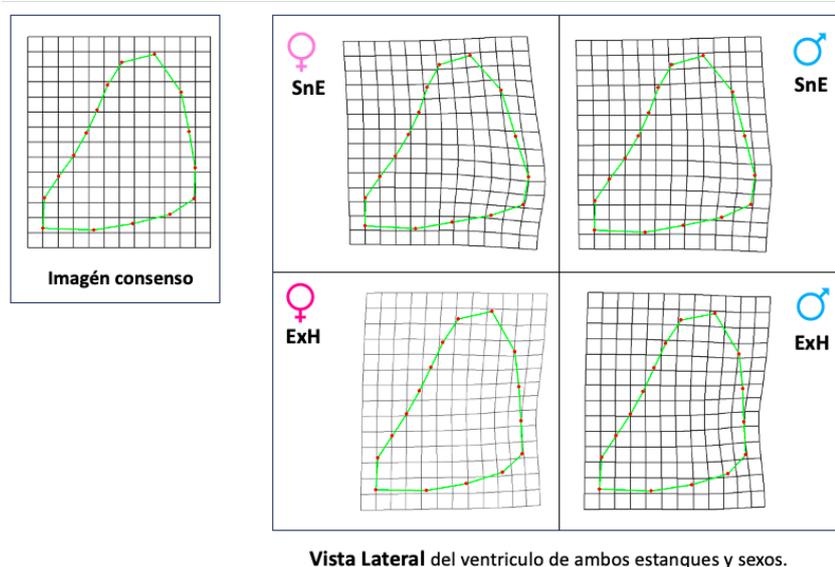


Figura 35. Comparación de la forma ventricular externa con vista lateral entre estanques y sexos

○ **COMPARACIÓN SEXOS EN ESTANQUE SAN ELIAS.**

Hembras con ventrículos más reducidos cerca del ápice y machos con ventrículos más ensanchados.

*Lateral Derecha: Las hembras del bordo San Elías tienen curvaturas diagonales similares a los machos del estanque SNE, pero en las hembras hay una deformación notoria en la base del lateral.

*Ápice: El ápice es similar en ambos sexos si lo observamos por ambos laterales derecho e izquierdo.

*Lateral Izquierdo: En los machos es más recto y en hembras presenta una curva notoria al inicio del lateral.

*Base: La base del ventrículo es similar en ambos ventrículos.

● **COMPARACIÓN SEXOS EN ESTANQUE EX HACIENDA.**

Hembras con ventrículos similares a los machos.

*Lateral Derecha: Los machos y hembras del estanque Ex Hacienda presentan laterales similares, pero los machos presentan una notoria deformación en la base del lateral.

*Ápice: El ápice a simple vista es similar en ambos sexos.

*Lateral Izquierdo: En los machos y hembras presenta una diagonal similar con deformaciones similares.

*Base: La base es similar en ambos ventrículos.

- **COMPARACIÓN DE HEMBRAS EN AMBOS ESTANQUES.**

Hembras del estanque SNE con ventrículos más ensanchados que las hembras del estanque EXH.

*Lateral Derecha: Observamos que este es el lateral con mayor diferencia entre estanques ya que presenta deformaciones en la base del lateral, pero en la dirección contraria, por lo que las hembras de SNE presentan ventrículos más ensanchados.

*Ápice: El ápice es similar entre hembras en ambos laterales.

*Lateral Izquierdo: Observamos que el lateral izquierdo también es similar entre estanques.

*Base: La base del ventrículo también es similar entre hembras, sin embargo, la del estanque SNE es más redonda cuando se une al lateral derecho.

- **COMPARACIÓN DE MACHOS EN AMBOS ESTANQUES.**

Machos del estanque SNE con ventrículos más ensanchados que los machos del estanque EXH.

*Lateral Derecha: El lateral derecho en ambos machos es diferente las deformaciones se presentan en direcciones contrarias, lo que sucede también en hembras.

*Ápice: El ápice es similar, aunque en los machos del estanque SNE es más ancho.

*Lateral Izquierdo: Ambos ventrículos presentan laterales izquierdos similares.

*Base: La base del estanque EXH presenta una deformación que contrae el ventrículo por lo que está más reducido en la base.

- Vista Posterior



Figura 36. Micrografía de la vista posterior externa del ventrículo de los individuos de *Girardinichthys multiradiatus*.

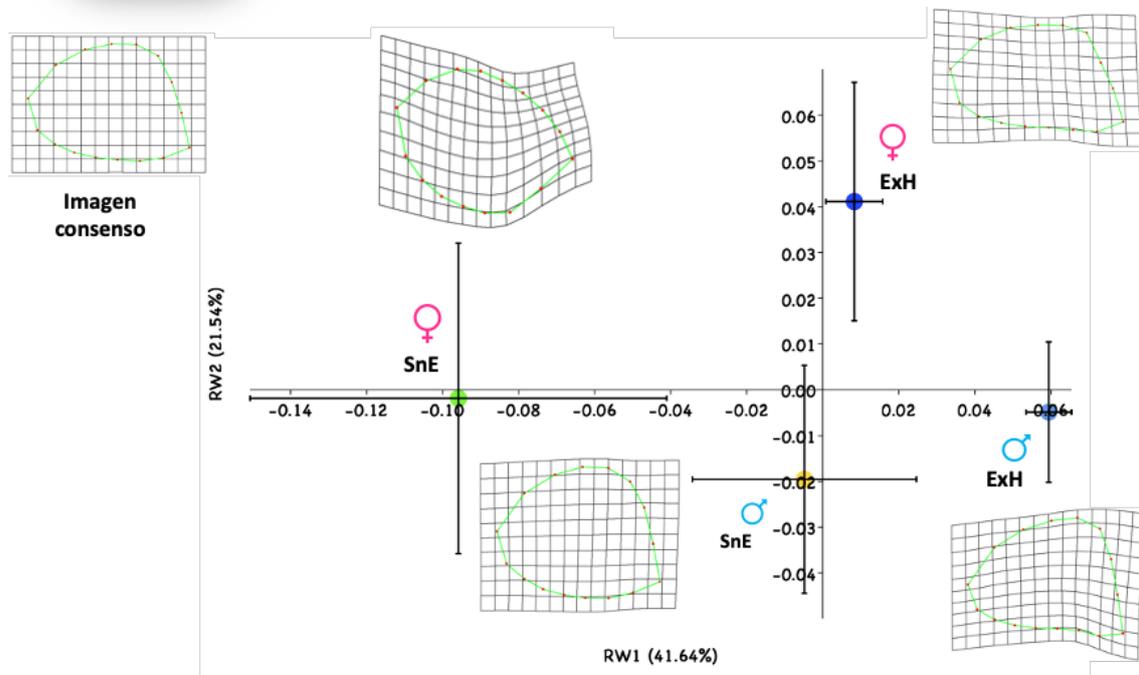


Figura 37. Gráfico de medias de los RW1 y RW2 de la vista posterior externa ventricular de los individuos de *Girardinichthys multiradiatus* del estanque Ex Hacienda EXH y San Elías SNE y la imagen consenso (esquina superior izquierda). El porcentaje entre paréntesis indica el porcentaje de variación explicado por cada RW. Se muestran los gráficos de deformación TPS correspondiente a la media para cada sexo dentro de ambos estanques, las landmark están conectadas por líneas para facilitar visualización de la forma general.

En la Figura 37 se representa la variación de la forma externa de la vista posterior del ventrículo con un gráfico de medias para cada población por estanque y su respectivo sexo, están distribuidas a lo largo del RW1 (eje Y) y RW2 (eje X) junto con sus gradillas que muestran la morfología de cada población.

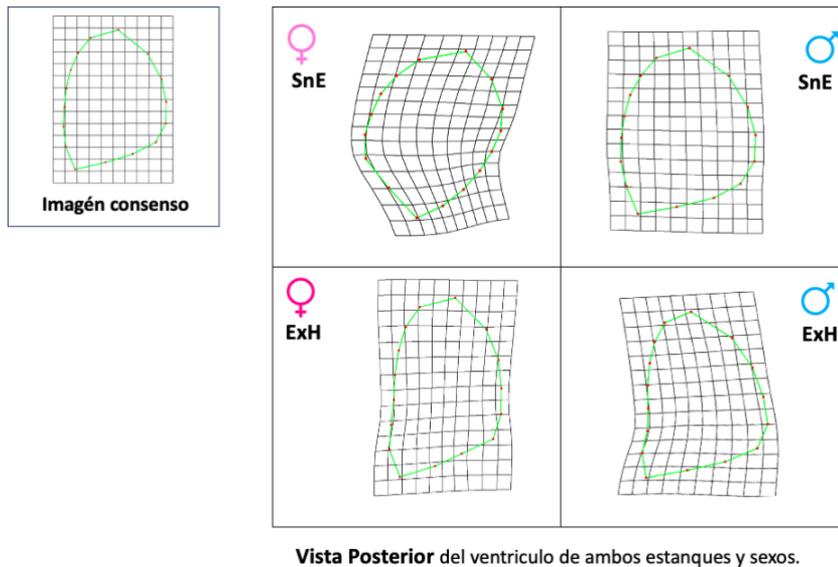
Las gradillas de deformación distribuidas en los extremos del RW1 (41.64%) pertenecen al estanque Ex Hacienda en hembras y al estanque Sn Elías en machos.

Se observa, además que los machos de SNE se distribuyen hacia el extremo negativo, mientras que las hembras de EXH se distribuyen hacia el lado positivo.

En contraste con los machos, las hembras presentan ventrículos más compactos en los laterales, por lo que presentan más deformaciones en la gradilla.

La variación poblacional que se distingue en los extremos del largo de la RW2, son los machos de EXH que se distribuyen hacia el extremo positivo, mientras que las hembras de SNE se distribuyen hacia el lado negativo. En contraste con la población de machos, las hembras presentan ventrículos más triangulares con bases más rectas y sin deformaciones.

Figura 38. Comparación de la forma ventricular externa con vista posterior entre estanques y sexos.



○ **COMPARACIÓN SEXOS EN ESTANQUE SAN ELIAS.**

Machos con ventrículos más ensanchados y hembras con ventrículos más reducidos y con mayor deformación.

*Lateral Derecha: Las hembras del bordo San Elías no tienen bien definido este lateral ya que se observa una deformación bastante notable, mientras que en los machos este lateral es curvo y con dirección a la izquierda.

*Ápice: El ápice es similar en ambos sexos, si lo observamos por ambos laterales derecho e izquierdo, aunque en hembras está más ensanchado.

*Lateral Izquierdo: En los machos es más recto y en hembras presenta una forma curva bastante notoria al inicio del lateral.

*Base: La base está completamente deformada en las hembras y es más recta en machos.

○ **COMPARACIÓN SEXOS EN ESTANQUE EX HACIENDA.**

Hembras con ventrículos más reducidos y machos con ventrículos más ensanchados.

*Lateral derecha: Las hembras del bordo Ex Hacienda, presentan laterales más reducidos que los machos, además los machos presentan una deformación marcada en la base del lateral.

*Ápice: El ápice a simple vista es similar en ambos sexos.

*Lateral izquierdo: En los machos este lateral está más reducido que en las hembras además presentan una deformación importante en la base de los laterales.

*Base: La base es recta en ambos ventrículos, pero es más reducida en hembras.

○ **COMPARACIÓN DE HEMBRAS EN AMBOS ESTANQUES.**

En las hembras del estanque de EXH el ventrículo es mucho más delgado y angosto que en hembras de SNE.

*Lateral derecha: Observamos que este es el lateral con mayor diferencia entre las hembras, ya que presenta deformaciones en la base del lateral.

*Ápice: El ápice es similar entre hembras en ambos laterales.

*Lateral izquierdo: Observamos que este lateral también es distinto en ambas hembras, ya que en el estanque SNE presentan una deformación bastante notable.

*Base: La base del ventrículo también es bastante distinta entre las hembras de los estanques, ya que en el estanque EXH es recto.

○ **COMPARACIÓN DE MACHOS EN AMBOS ESTANQUES.**

En los machos del estanque de SNE el ventrículo presenta menos deformaciones que los machos del estanque EXH.

*Lateral derecha: El lateral derecho es similar en ambos ventrículos, aunque en los de EXH los ventrículos presentan una deformación en la base del lateral.

*Ápice: El ápice del ventrículo es similar en ambos estanques.

*Lateral izquierdo: Este lateral en el estanque EXH tiene una deformación en la base del lateral.

*Base: La base del ventrículo de los machos en los estanques es similar.

VISTA	%	RW	COMPARACIÓN	F	P
ANTERIOR VENTRAL (AV)	46.8	RW ₁	Hembras entre estanques	0.35	0.72
			Machos entre estanques	2.0	0.07
			Hembras- Machos EXH	0.56	0.51
			Hembras- Machos SNE	1.76	0.06
	26.43	RW ₂	Hembras entre estanques	0.62	0.54
			Machos entre estanques	1.59	0.14
			Hembras- Machos EXH	3.42	0.005
DORSAL	45.99	RW ₁	Hembras entre estanques	0.32	0.75
			Machos entre estanques	0.74	0.57
			Hembras- Machos EXH	2.6	0.08
			Hembras- Machos SNE	0.14	0.46
	22.08	RW ₂	Hembras entre estanques	0.87	0.14
			Machos entre estanques	0.15	0.65
			Hembras- Machos EXH	2.5	0.08
			Hembras- Machos SNE	0.47	0.06
LATERAL	34.46	RW ₁	Hembras entre estanques	0.63	0.04
			Machos entre estanques	1.09	0.05
			Hembras- Machos EXH	1.01	0.34
			Hembras- Machos SNE	1.95	0.89
	19.82	RW ₂	Hembras entre estanques	0.87	0.07
			Machos entre estanques	0.76	0.09
			Hembras- Machos EXH	2.7	0.54
			Hembras- Machos SNE	0.79	0.93
POSTERIOR	41.64	RW ₁	Hembras entre estanques	3.2	0.15
			Machos entre estanques	0.45	0.33
			Hembras- Machos EXH	1.59	0.28
			Hembras- Machos SNE	0.26	0.37
	21.54	RW ₂	Hembras entre estanques	1.79	0.16
			Machos entre estanques	0.49	0.76
			Hembras- Machos EXH	0.90	0.09
			Hembras- Machos SNE	1.6	0.15

Tabla 13. Análisis de deformaciones relativas que explican la principal variación de la morfología ventricular en diferentes vistas (AV, dorsal, lateral y posterior) del corazón de *Girardinichthys multiradiatus* de poblaciones en semicautiverio, comparando entre estanques y sexos.

DISCUSIÓN

En los peces, como en todos los vertebrados, el sistema cardiovascular es fundamental para el rendimiento y la supervivencia ya que asegura el transporte de oxígeno y nutrientes a los tejidos, por lo que no es raro encontrar modificaciones en su morfología entre poblaciones. (Gamperl & Driedzic, 2009).

La fisiología y anatomía cardíaca de los peces muestran una multiplicidad de modificaciones intraespecíficas cuando se exponen a cambios prolongados en los parámetros relevantes para el medio ambiente, como la temperatura, la hipoxia y la disponibilidad de alimentos, y cuando se cumplen las mayores demandas asociadas con el entrenamiento/aumento de la actividad y la maduración sexual (Gamperl & Farrell, 2004).

SECCIÓN 1. Morfología del corazón de peces teleósteos.

Encontramos que el corazón de *Girardinichthys multiradiatus* está formado por cuatro cámaras dispuestas en serie: el seno venoso, la aurícula, el ventrículo y el bulbo arterioso, lo que está típicamente descrito en teleósteos modernos (Farrell and Jones, 1992; Santer, 1985; Satchell, 1991).

El seno venoso con sus conductos fueron observados durante la disección, ya que como se menciona en la literatura, el seno es una cámara de paredes delgadas (Icardo, 2007), por lo que se rompen con bastante facilidad, y aunque seguimos las indicaciones descritas por Singleman & Holtzman, sujetando la cara anterior del bulbo arterioso, y con mucha suavidad desprendiendo la conexión con la aorta ventral, para así extraer el corazón lo suficientemente fuera del cuerpo para exponerlo y seccionar el seno venoso, al ser pequeño y frágil sus paredes colapsaron a pesar de los múltiples intentos, sin embargo, con las observaciones realizadas durante las disecciones concordamos con lo que se ha descrito en otros peces teleósteos, ya que el seno venoso en *Girardinichthys multiradiatus* es una cámara vascular delgada, pequeña y discreta que carece de contribución miocárdica, lo que concuerda con lo descrito por Gafranek et al., 2023.

Respecto al atrio, se observó que, es una gran cámara muscular de paredes delgadas con forma irregular y de mayor tamaño que el ventrículo como lo describen Rantin et al., en 2019 y Randall, en 1968.

El ventrículo, por su parte tenía paredes más gruesas que el atrio y presentaba una forma piramidal, en concordancia con la descripción de Santer, et al., en 1983, presentan forma de pirámide invertida con una base triangular de proporciones aproximadamente equiláteras,

sus caras anterolaterales presentaron una superficie mayor que las caras basal y dorsal, el autor también describe que la aurícula y el bulbo arterioso están muy próximos en la cara dorsal ventricular, lo que también se presentó en el corazón de la especie de estudio, por lo que al realizar la separación de las cámaras en esta vista ventricular se observaron dos válvulas una que pertenecía a la aurícula (AV) y otra al bulbo (BV).

La forma ventricular de *Girardinichthys multiradiatus* se presenta en especies activas, sin embargo, las especies se consideran activas cuando presentan arduos periodos de actividad habitando aguas lóxicas o migrando, actividades que no concuerdan con el estilo de vida del pez, sin embargo esta forma ventricular también se ha encontrado en especies que se consideran sedentarias (véase Gardinal et al., 2018); la forma piramidal normalmente se correlaciona con una pared miocárdica más gruesa y un alto gasto cardíaco, lo cual permite altos niveles de trabajo en el corazón evitando accidentes cerebrovasculares y el mantenimiento de presiones arteriales relativamente altas (Vornanen et al., 2002), por tanto se ha reportado que el miocardio de los ventrículos piramidales siempre presenta dos capas histológicamente distintas: un endocardio esponjoso, representa la mayor parte de la masa ventricular, recibe oxígeno y nutrientes directamente de la sangre de la luz ventricular (es decir, sangre venosa); y una capa compacta externa alimentada con una arteria coronaria desde el lado arterializado de las branquias (Santer & Walker, 1980), ambas capas se unen a través de colágeno, fibroblastos y uniones de adhesión (Davie & Farrell, 1991; Tota, 1989; Tota et al., 1983), en la especie estudiada el ventrículo presentó variaciones morfológicas entre sexos y poblaciones que serán descritas en otra sección.

El segmento OFT en los individuos de *Girardinichthys multiradiatus*, está formado únicamente por el bulbo arterioso elástico que se coloca inmediatamente después del ventrículo como clásicamente se ha descrito en teleósteos modernos, por lo que podemos suponer que la recuperación elástica gradual de sus paredes permite un flujo constante de sangre hacia las branquias, evitando daños en la delicada vasculatura branquial (Farrell and Jones, 1992; Priede, 1976; Satchell, 1991), por ello suponemos que la pared del bulbo está dotada de grandes cantidades de elastina y de una capa externa (subepicárdica) de colágeno, que probablemente limita la deformación circunferencial (Icardo et al., 1999).

Desde el punto de vista morfológico, la forma externa del bulbo de *Girardinichthys multiradiatus*, era alargada y redonda en todos los individuos sin importar la población o el sexo, ambos términos fueron descritos por Icardo en 2012, por lo que este segmento

carece de cono arterioso y según la clasificación mencionada por el mismo autor por esta razón, la especie de estudio es considerada un teleósteo moderno.

Basados en la morfología y la observación directa del corazón *Girardinichthys multiradiatus* antes de la eutanasia, se concluye que la contracción de todas las cámaras y la elasticidad del bulbo en conjunto con la apertura y el cierre de las válvulas, mantienen el flujo sanguíneo unidireccional de la sangre a través de las cámaras del corazón en la especie, lo que concuerda con lo descrito por Santer & Walker, en 1980.

SECCIÓN 2. Variables cuantitativas (Frecuencia cardíaca, Longitud estándar, Peso del corazón, Peso ventricular e Índice de Fulton).

****Frecuencia cardíaca en peces con técnica no invasiva.**

El método de Electrocardiograma in vivo para el mexclapique que presentamos aquí ofrece varias ventajas principales, en primer lugar, nuestro enfoque es mínimamente invasivo por lo que no requiere la inserción de electrodos, ni la eliminación de escamas en los peces o de toracotomías, por lo tanto, al minimizar el dolor de los peces, nuestro método nos permite realizar repetidos análisis de ECG durante el ciclo de vida de los individuos.

Para validar la técnica de ECG, además de la fuerte correlación entre las mediciones manuales y la detectada en el software, utilizamos un criterio propuesto por Zhao et al., en 2019, este es aplicado a la técnica con el fin de conocer la concordancia de la onda R con respecto a la onda T, para ello se observa la posición vertical de la onda T, ese criterio confirma la concordancia fundamental entre la polaridad de la onda R y la de la onda T en un electrocardiograma normal, esta concordancia se pierde en la isquemia miocárdica o en técnicas que no reciben la señal de las ondas R y T adecuadamente, esta pérdida de concordancia es un parámetro muy parecido entre el ECG del pez cebra y el humano (Vornanen & Hassinen, 2016).

Cabe mencionar que la frecuencia cardíaca que determinamos con la técnica implementada (modificando técnicas invasivas), mostró una fuerte correlación (0.91) entre el cálculo manual de la frecuencia y el valor calculado con el software, por lo que nuestra técnica puede usarse confiadamente para determinar la frecuencia cardíaca en peces pequeños, ya que es práctica y no invasiva, los peces no se anestesian ni se exponen a estrés, por lo que la frecuencia que el software determina es la más cercana a las condiciones en que los peces se encuentran cotidianamente, encima nuestra técnica es accesible.

En la electrocardiografía, los electrodos se colocaron en el mismo lugar, pero los peces podían desplazarse entre ellos, por lo que la intensidad de la amplitud que capturaban era distinta; los electrodos usados en la técnica funcionan con éxito y detectan la frecuencia cardiaca, la amplitud y la duración de las señales eléctricas de las distintas partes del corazón.

SECCIÓN 2. Variables cuantitativas entre estanques y sexos

Tabla 1

Se ha documentado que la frecuencia de latido del corazón de los peces generalmente es desde unos pocos latidos como en la pintarroja del Atlántico (*Myxine glutinosa*) 16 lpm; el bacalao del Atlántico (*Gadus morhua*) con 37 lpm (Farrell, 1991), hasta aproximadamente 120 latidos/ min (2Hz) (Lillywhite et al., 1999), este valor es considerado como la frecuencia cardiaca máxima en los peces, con la excepción de algunos atunes (Farrell et al., 2009); durante la técnica de ECG no invasiva observamos que la frecuencia reportada (97 latidos por minuto para EXH y 93 para SNE) recae dentro de los parámetros detectados en peces que se consideran activos (A. P. Farrell et al., 2009; Tota, 1989; Tota et al., 1983), y aunque la frecuencia cardiaca reportada es diferente entre estanques, esta diferencia no es significativa, lo que indica que probablemente las poblaciones de peces estudiadas comparten características que determinan esta variable como el ritmo intrínseco del marcapasos sinoauricular, el volumen sanguíneo, la resistencia vascular, el número y tamaño de las células cardiacas, el volumen de los canales de Ca^{+2} por región cardiaca y la estimulación adrenérgica (humoral y/o neural) (Farrell, 1991).

Al comparar entre poblaciones, la aparición de frecuencias cardíacas más altas coincide con corazones y ventrículos más grandes (individuos del estanque EXH), esto se ha descrito anteriormente por Korsmeyer et al., 1997, quien reportó, que la masa cardíaca relativa en el atún (pez activo), con frecuencias cardiacas altas, es 10 veces mayor que la masa cardiaca relativa encontrada en el pez platija, considerado sedentario y que presenta una frecuencia cardiaca menor, además se ha reportado que los organismos más activos necesitan corazones más grandes con ventrículos de paredes más gruesas para aumentar el volumen sistólico y mantener o aumentar el desarrollo de la presión, por lo que los peces activos tienen una masa cardiaca relativa grande (Brill & Bushnell, 1991; Santer, 1985).

Respecto a la diferencia de la frecuencia cardiaca entre estanques, esta puede estar influenciada intrínsecamente por la frecuencia de despolarizaciones de las células del marcapasos, que a su vez dependen de la cantidad de canales de Ca^{+2} y K^{+} , presentes en

el sarcolema de los miocitos y extrínsecamente la frecuencia está regulada por el sistema nervioso autónomo, factores humorales (Landstrom et al., 2017) e incluso hormonas, autores como Tiitu & Vornanen, 2003; descubrieron que las hormonas tiroideas afectan muchas funciones fisiológicas de los peces, entre ellas, la osmorregulación, la excreción de nitrógeno, los cambios morfológicos asociados a la esmoltificación, el crecimiento muscular, etc., asimismo mencionan que trastornos como el hipotiroidismo están asociados a aumentos en el tamaño cardíaco y en la frecuencia de la trucha arco iris (*Oncorhynchus mykiss*).

La frecuencia cardíaca más alta, la masa del corazón y del ventrículo mayores del estanque EXH, coinciden con un índice de Fulton mayor (2.60), una de las características con diferencias significativas en las poblaciones, recordemos que esta característica determina la condición o estado en que el pez se encuentra y se asocia a una valoración del estado de delgadez o gordura, que determina el bienestar de una población (Cifuentes et al., 2012) y por tanto observamos que los individuos del estanque EXH presentan un bienestar mayor que los del estanque SNE.

Este factor se calcula utilizando la fórmula de Fulton, en la acuicultura el crecimiento de los peces se identifica como crecimiento isométrico (I) si el valor $b = 3$, este tipo de crecimiento se presentan en los individuos cuando dos características como el peso y la longitud, crecen en la misma proporción con el tiempo (Delgadillo-Calvillo et al., 2012); por otro lado los peces presentan crecimiento alométrico cuando dos de sus características como el peso y la longitud, crecen en diferente proporción con el tiempo, este tipo de crecimiento presenta dos variantes; el crecimiento se considera positivo cuando el valor de b es mayor a 3 y negativo cuando el valor de b es inferior a 3 (Ragheb, 2023), por lo antes mencionado podemos concluir que en ambos estanques el crecimiento es de tipo alométrico negativo ($b < 3$), por lo que los peces se vuelven más delgados a medida que aumentan su longitud, sin embargo en el estanque EXH el valor es más cercano a 3 en consecuencia los peces son más pesados y cortos como lo describe Froese, en 2006 y por ende presentan mejores condiciones en su entorno, por lo que su bienestar es mayor, García-García & Cerezo., en 2002, mencionan que el valor del índice de Fulton puede variar ampliamente entre poblaciones, ya que está influenciado por factores como temperatura, cantidad y calidad de alimento, el estado reproductivo, condiciones hidrológicas poco comunes, como los cambios en el flujo de agua, la temperatura y la salinidad.

El crecimiento alométrico en la especie *Girardinichthys multiradiatus* encontrado durante el desarrollo de este trabajo, también es descrito por Navarrete-Salgado et al., 2007, quien

determinó durante su periodo de estudio que el ritmo de crecimiento de la especie es diferente tanto en longitud como en peso respecto a las estaciones del año, además reporta el decremento del bienestar de las poblaciones en otoño (temporada en la que se llevó a cabo este estudio) debido al desarrollo gonadal y al acondicionamiento que en el pez se presenta para la temporada invernal, los individuos que fueron capturados eran adultos reproductivos, por lo que es probable que el valor del bienestar y el crecimiento alométrico que se reportó en las poblaciones está influido por este desarrollo y el posterior acondicionamiento.

Tabla 2. Diferencias entre sexos.

Como observamos en la tabla 2 la diferencia significativa entre hembras y machos se presenta en la masa de su corazón y ventrículo, en las hembras la masa del corazón es el doble de la masa en los machos y el triple si hablamos de su peso ventricular, por lo que los machos tienen corazones y ventrículos más pequeños que las hembras, esto coincide con lo reportado en otro pez vivíparo *Gambusia holbrooki* donde las hembras también presentan un tamaño más grande en sus corazones y ventrículos (Mousavi et al., 2021), esta diferencias se han reportado en el tamaño cardíaco en el pez cebrá adulto (Dimitriadi et al., 2018). Las diferencias en el tamaño del corazón entre sexos se atribuyen a diferencias estructurales en el corazón de los peces, como el grosor de su pared ventricular, el número de miocitos, los procesos de hipertrofia o hiperplasia a los que el corazón ha sido sometido, procesos que se adaptan a las demandas fisiológicas que su sexo les impone, a tal punto que de hecho, se reporta que en peces vivíparos el dimorfismo sexual cardíaco se manifiesta en los embriones y persiste hasta la edad adulta, por lo que algunos autores proponen que las mediciones cardíacas se empleen para determinar el sexo en los individuos de una especie vivípara, mucho antes de que su sexo fenotípico sea discernible (Mousavi et al., 2021).

De hecho, el dimorfismo sexual es una característica común en la mayoría de los vertebrados y se reconoce más fácilmente con fenotipos y/o comportamientos externos, sin embargo, este dimorfismo también se extiende a la fisiología de los órganos somáticos internos, que no están directamente involucrados en los procesos reproductivos (Arnold, 2019), este es el caso del corazón de algunos teleosteos que muestran diferencias notorias respecto a su sexo, y según los resultados ese es el caso de *Girardinichthys multiradiatus*, esto se ha reportado también en los adultos de *Gambusia holbrooki*, ya que el tamaño de sus corazones difiere respecto a su sexo, en esta especie los machos tienen corazones más

pequeños que las hembras, esta modificación en los corazones de las hembras puede ser necesaria para mantener el flujo sanguíneo respecto a su tamaño corporal relativamente más grande, ya que como sabemos la función del corazón es bombear sangre a todas las partes del cuerpo, para suministrar oxígeno y nutrientes suficientes para que cada órgano cumpla su función, aunado a esto, las hembras vivíparas nutren a los embriones durante la gestación y eliminan el dióxido de carbono y los elementos residuales (Vornanen & Hassinen, 2016), esta situación la abordaremos a profundidad más adelante.

También, es posible que el tamaño del corazón en las hembras se deba a una mayor proliferación de cardiomiocitos, esto podría provocar un envejecimiento cardíaco prematuro y hacerlas más propensas a enfermedades cardiovasculares (Mousavi et al., 2021), en guppies se ha encontrado que las hembras son más propensas a las lesiones en el bulbo arterioso, esto podría aplicarse a todas las especies Poeciliidos (Woodhead, 1984).

Por otro lado, tanto hembras como machos presentan un crecimiento alométrico negativo ya que sus valores de b son inferiores a 3 por lo que su peso y longitud crecen en diferente proporción con el tiempo, la temporada en que se capturaron a los organismos (el otoño) pudo influir en estos valores (Froese, 2006; Ragheb, 2023), es interesante observar que en ExH pero no en SNE, en este estanque los machos presenten un valor de Fulton mayor que las hembras, por lo que según lo encontrado en la literatura los estanques presentan condiciones que favorecen el desarrollo de los machos más que el de las hembras.

Tabla 3

Cuando comparamos entre sexos en el estanque San Elías, las hembras en promedio presentan frecuencias cardíacas más bajas que los machos, esto es un dato bastante interesante ya que se esperaba lo contrario según lo reportado en otros estudios con peces vivíparos (Mousavi & Patil, 2020), sin embargo esta característica puede actuar como cardioprotector en los machos o bien actuar en su contra ya que como reporta Sessa et al., 2018, las frecuencias cardíacas más elevadas pueden estar relacionadas con un mayor riesgo de muerte súbita, por lo que ralentizar el ritmo cardíaco como lo hacen las hembras es una respuesta que protege su corazón, aunque esto no pasa en las otras poblaciones. Entre poblaciones observamos diferencias significativas en la masa ventricular, la cual es 3 veces más grande en hembras que en machos, la masa de su corazón también se duplica hembras, por lo que las hembras presentan corazones más grandes que los machos, lo que evidencia el dimorfismo sexual de órganos internos presente en la especie, esto concuerda con lo reportado en *Gambusia holbrooki*.

Ahora bien, respecto al factor de condición (índice de Fulton) observamos los machos aumentan su longitud y se vuelven menos pesados su valor es menor que el de las hembras, por lo que las hembras presentan mayor bienestar en el estanque, esto concuerda con lo reportado Flores Tellez, en 1991, quien menciona que en una población de *Girardinichthys multiradiatus*, las hembras presentaban mejor condición física, especialmente en la época reproductiva, mientras que la condición de los machos después de pasada esta época, decrece atribuyéndose al esfuerzo realizado en la reproducción.

Tabla 4

Cuando comparamos entre sexos en el estanque Ex Hacienda podemos observar que las hembras presentan frecuencias cardíacas y masas ventriculares y del corazón más altas que los machos, esto se ha encontrado también en especies vivíparas donde Mousavi et al., 2021; Mousavi & Patil, 2020; Tang et al., 2018, describen que la frecuencia cardíaca y el tamaño ventricular de las hembras adultas fueron significativamente más altos y más grandes, respectivamente, que en los machos. Colectivamente, los resultados sugieren que el dimorfismo sexual cardíaco quizás se deba a que las hembras necesitan mayor fuerza de contracción en sus ventrículos (por ello se han reportado paredes ventriculares más gruesas) para poder expulsar un volumen sistólico mayor hacia la aorta dorsal durante el periodo de contracción (sístole) (Dimitriadi et al., 2018) para con ello oxigenar todos sus tejidos y cuerpos también más grandes.

Respecto al factor de condición (índice de Fulton) observamos que, aunque machos y hembras en este estanque presentan crecimiento alométrico. ya que su longitud y peso no aumentan en igual magnitud con el tiempo, en las hembras este valor es negativo ya que es menor a 3 y positivo en machos ya que su valor de b es mayor a 3, por lo que son peces robustos y no tan alargados, los machos, por tanto, presentan mayor bienestar que las hembras, lo que puede deberse a que en el estanque las condiciones son óptimas para su desarrollo (Froese, 2006).

La elevada respuesta plástica que presenta la especie puede ser la estrategia que ha permitido a la especie sobrevivir a los cambios ambientales que afectan la cuenca del Alto Lerma (Méndez, 2016; Pérez-Guerra, 2017). Las especies con mayor actividad tienen frecuencias cardíacas más altas con potenciales de acción auriculares y ventriculares más cortos, los potenciales de acción son más largas en peces menos atléticos (Genge et al., 2012), esto lo podemos observar en la población de EXH.

SECCIÓN 3. Porcentaje de la masa del corazón respecto al cuerpo

El corazón de los peces suele ser pequeño en comparación con el de otros vertebrados, ya que, en la mayoría de las especies representa aproximadamente el 0,1% de la masa corporal. Los peces parecen tener el RHW más bajo entre todos los vertebrados (0,081 + 0,03) (Poupa & Lindström, 1983), las excepciones a esta regla son los atunes activos y parcialmente endotérmicos, que tienen una masa cardíaca relativa de 0,3-0,4% (Vornanen et al., 2002), se ha reportado que su masa es 10 veces mayor que en peces perezosos como la platija, *Pleuronectes platessa* la cual tiene una masa cardíaca de 0,035% respecto a su masa corporal (Farrell, 1991), la masa cardíaca en el pez cebrá es menos del 1,8% del peso total en un adulto maduro (Hu et al., 2000).

*Comparación del porcentaje del corazón y ventrículo respecto al cuerpo entre estanques.

La aclimatación al frío aumenta la masa cardíaca y la frecuencia cardíaca, reduce la duración de la contracción y disminuye la refractariedad del corazón (Driedzic et al., 1996) por lo que el corazón es más grande en los nadadores activos que en las especies sedentarias (Santer, 1985).

Los peces más activos tienen ventrículos más grandes que generalmente laten más rápido y generan presiones y flujos sanguíneos más altos. El ventrículo grande de los peces activos, aunque mejora la convección al músculo esquelético matutino, requiere el desarrollo de una circulación coronaria para complementar en mayor o menor medida el suministro miocárdico luminal. Se espera que estas generalidades sirvan de marco para futuras investigaciones.

La pared ventricular del corazón de los peces tiene dos capas histológica y funcionalmente distintas, una externa compacta y otra interna esponjosa, siendo la primera más conspicua en los nadadores activos (Farrell and Jones, 1992).

Como observamos en la tabla 5, el ventrículo y corazón de los individuos del estanque SNE es más pequeño que los que observamos en el estanque EXH, por lo que en individuos de estanque EXH, el ventrículo ocupa el 37% del volumen cardíaco, mientras que el ventrículo del estanque SNE ocupa el 35%, por lo que el ventrículo de los individuos de SNE, es más pequeño y podría relacionarse con un estilo de vida menos activo (Tang et al., 2018), además condiciones de hipoxia, diferencias en la temperatura, privación de alimentos y el ciclo de la luz, son factores que se ha reportado, influyen en el tamaño del corazón y la frecuencia de los latidos (Marques et al., 2008; Tang et al., 2018), es probable que todos

estos factores han ejercido presiones de selección en el corazón de los individuos de *Girardinichthys multiradiatus* en el estanque SNE, y por ende presenten corazones más pequeños. El tamaño de los órganos también puede estar dictado por una amplia variedad de actividades celulares, como la proliferación celular, la apoptosis, el destino de las células madre/progenitora y la hipertrofia celular, por lo que la comparación entre especies sugiere que el tamaño y la proporción de los órganos dependen en gran medida del número de células y de su tamaño (Marques et al., 2008), además, la mayoría de los cardiomiocitos en el corazón del pez no solo permanecen mononucleados durante toda la vida, sino que también conservan la capacidad de proliferación (Tang et al., 2018; Uygur & Lee, 2016), esta capacidad permite que el corazón de un pez adulto se modifique y repare después de una lesión, en contraste con el corazón humano, a través de procesos como la hipertrofia o hiperplasia.

Se ha investigado también el papel que tienen los factores de crecimiento de los fibroblastos (FGF) ya que regulan el establecimiento del número de cardiomiocitos. En el pez cebra, los mutantes *fgf8* exhiben corazones pequeños con reducciones particularmente notables del ventrículo (Reifers et al., 2000), por lo que la señalización de FGF influye tanto en el tamaño del corazón como en la proporcionalidad de la cámara a través del establecimiento del número adecuados de cardiomiocitos presenten en el corazón, basados en la actividad que los organismos impongan al órgano (Marques et al., 2008), dado que el corazón es un órgano energéticamente costoso, debido a su constante necesidad de contracción, una reducción en su tamaño, es un método eficaz para ahorrar energía, especialmente para los organismos con estilos de vida relativamente sedentarios o con poca posibilidad de alimentarse (Kolwicz et al., 2013).

Aunado a esto Johnston & Gillis, en 2022, reportan el papel que la temperatura juega en el tamaño cardíaco, observaron que la aclimatación al frío en la trucha arco iris (*Oncorhynchus mykiss*), hace que el colágeno aumente dentro de la matriz extracelular del miocardio, mientras que la aclimatación a temperaturas más cálidas tiene el efecto opuesto, este mecanismo puede agrandar el corazón de la especie hasta en un 50% a temperaturas más frías, (Ekström et al., 2014), este es quizá un factor que influye en el tamaño del órgano.

SECCIÓN 4 Ciclo Cardíaco.

El ciclo cardíaco en los peces consiste de 3 procesos fisiológicamente importantes: el vaciamiento de las cámaras cardíacas; los eventos de presión; y la actividad asociada a eventos eléctricos (el electrocardiograma).

En este trabajo logramos abordar solo 2 de estos procesos, el vaciamiento de las cámaras (sístole y diástole de las cámaras) y la actividad asociada a eventos eléctricos.

Respecto a los eventos eléctricos, la contracción de cada miocito cardíaco se inicia en su sarcolema en forma de un cambio de voltaje que se produce por la apertura y cierre de canales iónicas sarcolemales; la frecuencia, el ritmo de latido del corazón, y la propagación ordenada de la contracción del miocardio auricular y ventricular de los peces están determinados por la conducción de los potenciales de acción; estos pequeños pero perceptibles cambios de voltaje (despolarizaciones y repolarizaciones) son captados en orden por los electrodos cuando recorren las distintas partes del corazón y pueden observarse desde la superficie del pez como señales eléctricas que conforman un electrocardiograma (ECG). Por el orden en que los electrodos capturaron los impulsos eléctricos en los individuos de *Girardinichthys multiradiatus*, sabemos que, la onda de excitación de los potenciales de acción se propaga normalmente por el corazón desde la región del marcapasos y atrio (Duración de P) y viaja en dirección caudal al bulbo, similar a lo reportado en otros peces (Noseda et al., 1962).

El análisis de la morfología y duración de las ondas y sus respectivos segmentos e intervalos nos proporcionan información importante sobre la función cardíaca de los peces, la salud de los individuos e incluso el deterioro de su hábitat (Bakkers, 2011). Observamos que todos los individuos de *Girardinichthys multiradiatus* presentaron ondas electrocardiográficas con la morfología típica de otras especies de peces, formado por una onda P (correspondiente a la despolarización auricular), un complejo QRS (correspondiente a la despolarización ventricular) y una onda T (correspondiente a la repolarización ventricular), por ende presentan un ritmo sinusal normal.

Ahora bien, Bennion, en 1982, reportó que existen diferencias en la velocidad de propagación de las ondas de excitación entre poblaciones de peces, lo cual concuerda con nuestros hallazgos, eso lo denotaremos a continuación.

Entre estanques (tabla 9), observamos diferencias significativas en la duración total del ciclo cardíaco (Intervalo RR), por lo que ambos estanques son significativamente distintos entre

sí. El intervalo presenta mayor duración en los individuos del estanque Sn Elías, por ende sabemos que la sangre permanece más tiempo en sus corazones, por lo que podemos suponer que la señal eléctrica que inicia el ciclo cardíaco estimula más lentamente las células del marcapasos en el nodo sinusal o bien la sangre tarda más tiempo en entrar debido a ductos de Cuvier con menos calibre o en salir por bulbos con menor volumen, ya que en esta población encontramos corazones más pequeños respecto a sus cuerpos, podemos también atribuirlo a menor cantidad de canales de Ca^{2+} por superficie corporal, analógicamente se ha reportado que la variabilidad del intervalo RR entre poblaciones, es un índice reconocido de la capacidad del sistema cardiovascular para hacer frente a los desafíos ambientales (Lanfranchi & Somers, 2011), encima los intervalos de RR electrocardiográficos fluctúan cíclicamente, modulados por ventilación, barorreflejos en las paredes vasculares y otros factores genéticos y ambientales entre poblaciones, que individualmente están mediados a través del sistema nervioso autónomo en los peces (Kleiger et al., 2005) .

Incluso autores como Huikuri et al., 2000 y Kleiger et al., 2005, utilizaron la variabilidad del intervalo RR para evaluar el riesgo de muerte cardiovascular o eventos arrítmicos en humanos, por las semejanzas que existen entre el ECG de humanos y peces quizá en el futuro este intervalo también permita evaluar este riesgo en peces.

El intervalo PR, indica el tiempo que tarda el estímulo eléctrico al pasar por la válvula AV, este intervalo es un retraso fisiológico que evita que 2 cámaras cardíacas (el atrio y el ventrículo), se contraigan al mismo tiempo (Shiels, 2011), lo que permite una contracción coordinada de la aurícula respecto al ventrículo y facilita el flujo sanguíneo unidireccional, el retraso auriculoventricular de *Girardinichthys multiradiatus* es consistente con el tiempo necesario para expulsar la sangre auricular en el ventrículo antes de que se contraiga. Este retraso fisiológico es mayor en el estanque Ex Hacienda, lo que coincide con la presencia de corazones y ventrículos más grandes, por lo que es posible que el volumen sanguíneo sea mayor en los individuos de esta población, además Mousavi et al., 2021, reporta que en el pez cebra, los cardiomiocitos se colocan circunferencialmente alrededor del canal A-V (Atrio Ventricular) lo que sugiere que las diferencias morfológicas y cuantitativas entre poblaciones en los cardiomiocitos del canal A-V y la cámara miocárdica contribuyen al tiempo de este retraso.

Podemos considerar también, la velocidad con la que los potenciales de acción excitan a las células, que está directamente relacionado con la presencia canales iónicos de tipo LTCC y NCX en su sarcolema (Bers, 2014), se ha reportado que todas estas características

celulares incluido el flujo de Ca^{2+} a través del Retículo están modulados por factores ambientales como la temperatura y el oxígeno (Haverinen & Vornanen, 2007; Keen et al., 2017; Shiels, 2011).

La duración de la onda P, describe el tiempo que transcurre para que los miocitos de la aurícula logran despolarizarse para contraerse y vaciarse, es interesante observar que entre estanques los individuos presentan diferencias significativas en la duración de la contracción auricular, en la literatura se reporta que la duración de la contracción de las cámaras dependerá de la entrada de iones como Ca^{2+} , Na^+ , K^+ ; del número de canales presentes en el sarcolema del atrio, que se encargan de producir los impulsos eléctricos responsables de la contracción auricular (Eisner et al., 2017; Hasenfuss et al., 1996; Mason & MacLeod, 2009).

La densidad de la entrada de K^+ suele ser mucho menor en los miocitos auriculares que en los ventriculares, lo que los hace más fácilmente excitables por el flujo de corriente procedente del tejido marcapasos. Por otro lado, la densidad de la IKr es mucho mayor que en los miocitos ventriculares, lo que ayuda a limitar la duración de la despolarización auricular (Tiitu & Vornanen, 2002; Vornanen, 2011). Se ha reportado que hay factores ambientales como la temperatura y el oxígeno que modifican la morfología de los miofilamentos, los cuales son los efectores finales de las células contráctiles y sus propiedades determinan la producción de fuerza y la cinética de la contracción cardiaca, la capacidad del corazón de los peces para expresar diferentes isoformas proteicas de filamentos gruesos y finos proporciona plasticidad en la respuesta cardiaca a los cambios en las demandas cardiovasculares entre las poblaciones (Staudt & Stainier, 2012).

A futuro, la onda P puede utilizarse para evaluar el estrés por Cloruro de amonio (NH_4Cl), utilizado como fertilizante, en la elaboración de baterías de pila seca y compuestos de amoníaco, y como fundente para la soldadura, agente desoxidante en el recubrimiento del zinc y el estañado (Qiao et al., 2021).

El Intervalo QRS, corresponde a la despolarización ventricular y podemos observar que es parecido en ambos estanques, a pesar de la diferencia morfológica entre sus ventrículos. La duración del complejo QRS es el tiempo tomado por la despolarización para extenderse a través del ventrículo, durante esta despolarización hay un aumento del Ca^{2+} citosólico que hace que el músculo ventricular se contraiga (sístole) y, a su vez, la presión aumenta dentro del ventrículo, lo que hace que las válvulas auriculoventriculares se cierren (contracción isovolumétrica).

Algunos autores como Bhattacharya & Ellison, 2023, utilizan la medición de la amplitud de las ondas R y S en el diagnóstico de la hipertrofia ventricular. Se ha documentado que la duración del complejo QRS solo se modifica cuando la temperatura superiora los 25°C, en los peces (Haverinen & Vornanen, 2007; Kim et al., 2000), la duración del complejo QRS también refleja el tiempo requerido para la despolarización ventricular completa.

Este complejo, puede utilizarse como indicador del estrés por la presencia de sulfato de cobre (CuSO₄), un compuesto ampliamente utilizado en la agricultura como componente de abonos y fertilizantes, ganadería, medicina, etc. (Qiao et al., 2021).

Se ha reportado que cuando hay un ensanchamiento del complejo QRS, indica un proceso de despolarización ventricular anormal y puede ocurrir en caso de síndrome de preexcitación, estímulos y ritmos originados en el ventrículo, trastornos difusos de la conducción intraventricular, finalmente el rango de amplitud normal de las ondas Q, R y S es diferente en las distintas derivaciones, dependiendo de la edad, sexo, constitución corporal y muchos otros factores (Kleiger et al., 2005).

La repolarización se presenta en la onda T y permite la eliminación del Ca²⁺ citosólico y la relajación de los miocitos ventriculares (diástole) (Tiitu & Vornanen, 2002).

El intervalo QT indica el comienzo del complejo QRS hasta el final de la onda T y representa la duración total de la despolarización y repolarización del ventrículo, la duración de este intervalo es similar en ambos estanques, la duración del proceso se modifica respecto a la repolarización en las diferentes áreas del miocardio ventricular y en la recta final de la onda T por factores ambientales como la temperatura (Vornanen, 2011), por lo que la modificación de este intervalos se debe inherentemente a la heterogeneidad de la expresión de canales iónicos a lo largo del ventrículo (Shiels, 2011; Vornanen et al., 2002)

La duración del intervalo QT se utiliza para evaluar el estrés por Malatión (C₁₀H₁₉O₆PS₂), un insecticida organofosforado sintético de amplio uso en agricultura (Qiao et al., 2021).

El alargamiento del intervalo QT puede deberse a una anomalía congénita relacionada con una mutación en el gen que regula la función de los canales iónicos de las membranas celulares (Moss & Kass, 2005). Las alteraciones en la duración del intervalo QT son signo de enfermedad cardiovascular, y normalmente se observan como una prolongación, y son indicadoras de las alteraciones de los canales iónicos o las proteínas reguladoras durante las enfermedades hereditarias o adquiridas (Bartos et al., 2015).

El intervalo JT determina el fin del complejo QRS y el inicio de la onda T que indica la deflexión en el ciclo por repolarización ventricular, la onda J por su parte se denomina "Juntion point" y representa la unión entre el intervalo QRS y segmento ST, esta deflexión

es similar en ambas poblaciones y por último el Intervalo T_{peak} y T_{end} indica el tiempo que tarda la deflexión lenta causada por la repolarización ventricular es decir la relajación del ventrículo y tiene una duración similar en ambos estanques (Kleiger et al., 2005; Nosedá et al., 1962; Simonson et al., 1960).

De acuerdo a lo reportado en este trabajo, podemos concluir que el acoplamiento excitación-contracción de los miocitos cardíacos de las poblaciones no es fija, es más bien un proceso variable y maleable que permite a los peces disponer de un ámbito cardíaco apropiado para explotar una gama diversa de condiciones distintas en sus entornos, en este caso los estanques.

- **Comparación del ciclo cardíaco entre hembras y machos.**

No detectamos ninguna diferencia significativa de sexo en el ECG o en las características del potencial de acción ventricular en *Girardinichthys multiradiatus*, esto también ha sido reportado en peces cebra adultos de tipo silvestre (machos y hembras) (Zhao et al., 2021), ellos reportan que este resultado es consecuencia del tamaño de la muestra, ya que quizá no es lo suficientemente numerosa; en nuestro caso se recolectó en menor cantidad a los machos, lo que no nos permite detectar pequeñas diferencias entre sexos (Cruz-Gómez et al., 2011; Navarrete-Salgado et al., 2007).

Se ha reportado que, las diferencias fenotípicas entre sexos en los peces, como el guppy, surgen de los efectos desiguales de los cromosomas sexuales (Arnold, 2012). Tales efectos pueden ocurrir directamente, debido a la expresión génica diferencial de los cromosomas X e Y en XX y XY de las células no gonadales; o indirectamente, a través de las gónadas, lo que resulta en diferencias hormonales a lo largo de la vida (Arnold et al., 2017).

En los últimos años, se ha acumulado evidencia que sugiere diferencias de sexo en los tejidos no gonadales (cardíacos) son causadas por los efectos diferenciales de los genes X e Y en los tejidos respectivos (Arnold, 2019; Arnold et al., 2017). El dimorfismo sexual de los órganos internos que no son las gónadas es raro, pero se sabe que ocurre en invertebrados como *Drosophila melanogaster* y vertebrados, incluidas algunas especies de peces como *Oryzias latipes* y *Danio rerio* (Dimitriadi et al., 2018; Qiao et al., 2016). Varios estudios muestran la relación de la regulación del dimorfismo sexual en la agresión (White et al., 2019), el crecimiento y tamaño en la madurez (Boulton et al., 2016) con genes vinculados a Y en algunas especies de Poecílidos. Por lo tanto, es posible que los genes vinculados al sexo tengan un papel directo en los rasgos fenotípicos

del corazón de *Girardinichthys multiradiatus* como también ocurre en ratones, humanos (Arnold, 2012) y otros peces. Las diferencias de sexo en la fisiología se atribuyen comúnmente a factores del desarrollo y/o hormonales, pero hay evidencia de que los mecanismos intrínsecos celulares también desempeñan papeles importantes y persistentes (Miguel-Aliaga, 2022).

Se han reportado diferencias dimórficas sexualmente en el tamaño cardíaco en peces cebra adultos (Wang et al., 2017), lo que también encontramos en la especie de estudio. Mousavi y otros autores, en 2021, encontraron que las diferencias en la función cardíaca de la hembra y el macho adulto en *G. holbrooki* se atribuyen a diferencias estructurales que hacen que el tamaño del corazón se modifique. Ejemplo de estas diferencias son el grosor de la pared ventricular (Summerhill et al., 2020), los cambios en las propiedades contráctiles de los cardiomiocitos en los humanos (Nijenkamp et al., 2020) y peces (Bers, 2014; Shiels, 2011; Tiitu & Vornanen, 2002), el número de células cardíacas, factores que en los seres vivos pueden causar diferencias específicas entre sexos en la función y morfología cardíaca (Arnold et al., 2013).

Por otra parte, aunque la viviparidad confiere protección a los embriones durante la gestación, aumenta los costes energéticos para la madre, que adquiere nuevas relaciones con su prole. La transferencia materno-fetal de nutrientes puede darse en diferentes patrones: como lecitotrofia (alimentado por el vitelo) o matrotrofia (alimentado por la madre) (Arcanjo et al., 2014).

En las especies vivíparas, la madre y los embriones desarrollan relaciones ontogenéticas, morfológicas, tróficas y fisiológicas (Wourms, 1981), por lo que la viviparidad proporciona protección a las crías durante su etapa vital más vulnerable, así como la posibilidad de transportarlas a localidades con mejores condiciones para su desarrollo, como temperaturas favorables o ausencia de depredadores. Sin embargo, este proceso aumenta los costes energéticos para la hembra (Wourms, 1981).

Lo anteriormente descrito quizá sea la razón por la que observamos que la duración de los intervalos del ciclo cardíaco de machos y hembras no es la misma y que las duraciones por sexo coinciden con lo reportado en otros trabajos (Arcanjo et al., 2014; Moss, 2010; Mousavi et al., 2021; Wang et al., 2017).

En las tablas 10, 11 y 12, observamos la diferencia que se presenta entre sexos, en toda la población y dentro de estanques, la duración total del ciclo cardíaco (Intervalo RR), es mayor en las hembras, por lo que, la sangre permanece más tiempo en sus corazones y

ventrículos también más grandes que los de los machos, esto concuerda con el dimorfismo sexual externo reportado en la especie, el cual describe hembras más grandes (Miller et al., 2005), lo anterior también se ha reportado en pez cebra (Dimitriadi et al., 2018; Wang et al., 2017), en *Gambusia holbrooki* (Mousavi et al., 2021) donde el tamaño ventricular de las hembras adultas también es significativamente más alto y grande, que lo reportado en machos.

El intervalo entre las ondas P y R que indica el tiempo que tarda el retraso fisiológico que sufre el estímulo eléctrico proveniente de la aurícula al pasar por la válvula AV, es mayor en las hembras en toda la muestra y dentro de los estanques, tomemos en cuenta que sus corazones y ventrículos son más grandes, esto quizá se debe a lo reportado por Mason & MacLeod en 2009, quienes mencionan que la duración potencial de acción de los miocitos femeninos es más larga que la de las células masculinas con un ritmo lento de la misma tasa (Mason & MacLeod, 2009). Recordemos que el retraso auriculoventricular es consistente con el tiempo necesario para expulsar la sangre auricular en el ventrículo (más pesado en hembras) antes de su contracción. Si la señal es más lenta el retraso que se produce en el nodo A-V se hace más grande y por tanto retrasa los potenciales de acción originados en la aurícula antes de que se les permita excitar los miocitos ventriculares, razón por la cual, los miocitos del canal atrio ventricular funcionan como un marcapasos auxiliar en el corazón de los peces, esto sería importante si el marcapasos sinoauricular falla o si la conducción auricular se bloquea por algún motivo, además es una cardio protección ya que el tejido auricular es propenso a arritmias, que podrían propagarse fácilmente al ventrículo y generar arritmias ventriculares.

La duración de la onda P, describe el tiempo que transcurre para que la aurícula logre despolarizarse en otras palabras para que logre contraerse y vaciarse, es interesante observar que entre estanques y entre sexos, la aurícula de las hembras tarda más tiempo en despolarizarse, esto quizá se debe a la cantidad de canales I_{K1} (Shiels, 2011; Staudt & Stainier, 2012), presentes en el sarcolema de los miocitos auriculares por lo que moléculas como el magnesio y las poliamidas permanecen más tiempo obstruyendo el canal K_{ir}^2 evitando la salida de K^+ , sería interesante conocer el tamaño de esta cámara entre sexos y determinar características morfológicas y moleculares como la cantidad de canales de LTCC y NCX respecto al volumen (responsables de la contracción y excitabilidad eléctrica del miocito (Vornanen, 2011b) el tamaño de su retículo, etc. (Misquitta et al., 1999).

Las ondas P positivas, con una dirección normal de la despolarización auricular, presentes en nuestras poblaciones, son una característica electrocardiográfica del ritmo sinusal normal, aunque en humanos pueden presentarse en ritmos originados en la parte superior de la aurícula (Zhao et al., 2021).

De hecho, en humanos se ha reportado que el ensanchamiento o mayor duración de las ondas P, normalmente está asociado a una muesca o morfología bífida, que puede estar relacionado con hipertrofia de la aurícula, o con trastornos de conducción intraauricular, una amplitud mayor en la onda es signo de hipersimpaticotonía (Casabé et al., 2023)

Las ondas P con mayor amplitud y duración (más ensanchadas), con valor negativo se presentan en aurículas con cardiopatías congénitas y se denominan P cardiale (Casabé et al., 2023). Es importante mencionar que la ausencia de ondas P se presenta en caso de inhibición de la actividad estimulante del nodo sinusal o por un bloqueo sinoauricular.

La causa de la ausencia de las ondas P, a pesar de una actividad normal en el nodo sinusal, puede ser por la deficiente actividad eléctrica de la aurícula o bien por defectos en la técnica usada para medir el ciclo cardíaco.

El tiempo que tarda el ventrículo en despolarizarse parcialmente para luego contraerse y verter la sangre al bulbo, se describe con el Intervalo QRS, este intervalo es también mayor en hembras. El llenado ventricular (volumen diastólico final) está determinado por varios factores, incluyendo la contracción auricular, el volumen sistólico final, el gradiente de presión, la cantidad de presión necesaria para estirar la pared y el tiempo disponible para el llenado (Farrell & Pieperhoff, 2011). Se han documentado diferencias entre sexos en humanos, particularmente en la amplitud de la onda T, el intervalo QRS y la duración del intervalo QTc (Simonson et al., 1960). Los ventrículos humanos y el del pez cebra sanos muestran concordancia en una onda positiva de QRS con una línea de base saludable (Casabé et al., 2023).

Este intervalo (QRS), se disocia a temperaturas críticamente altas, esto se conoce por el estudio de miocitos ventriculares que pertenecían a la trucha marrón (*Salmo trutta*) y a la cucaracha (*Rutilus rutilus*), en los que se ha demostrado que la corriente interna de Na^+ (INa) y K^+ (IK1), dos corrientes de iones antagónicas, críticas para el inicio del potencial de acción cardíaco (Varghese, 2016), son muy diferentes a temperaturas distintas (Badr et al., 2018; Vornanen et al., 2013). Los autores encontraron además que, el intervalo PQ (tiempo tomado por la conducción de la AP a través de la aurícula y el canal auriculoventricular) y el intervalo QT (duración media de la AP ventricular) se acortan progresivamente con el calentamiento.

La duración del complejo QRS (tiempo tomado por la despolarización para extenderse a través del ventrículo) aumentó ligeramente a temperaturas superiores a +25° ($p > 0.05$). Colectivamente, estos hallazgos indican que la bradicardia inducida por la temperatura es específica para el ventrículo, y sugieren fuertemente la depresión inducida por altas temperaturas del gasto cardíaco en los peces (Gollock et al., 2006).

Lónicamente, la despolarización ventricular causa un aumento del Ca^{2+} citosólico, lo que hace que el músculo ventricular se contraiga, a su vez, la presión aumenta dentro del ventrículo, lo que hace que las válvulas auriculoventriculares se cierren (contracción isovolumétrica) (Farrell et al., 2011.; Klabunde Richard E., 2005). Sin embargo, la entrada de calcio se da a través del canal de Ca^{2+} tipo L (ICa), que desempeña un papel importante en la contractilidad cardíaca, ya que desencadena la liberación de Ca^{2+} intracelular desde el retículo sarcoplásmico (RS), este tipo de canal en la trucha arco iris es sensible a la temperatura (Keen et al., 2016, 2017; Kim et al., 2000), este flujo de Ca^{2+} que depende totalmente de la temperatura, activa directamente los miofilamentos que son inherentemente más sensibles al Ca^{2+} que los miofilamentos de mamíferos (Arnold, 2012), esto se debe en parte a modificaciones en la secuencia de la proteína cTnC (Gillis & Tibbits, 2002).

Esto es importante ya que la fuerza de contracción se puede modular alterando el suministro de Ca^{2+} en los miofilamentos, pero también se puede modular cambiando la forma en que esos miofilamentos responden al Ca^{2+} , por lo que la entrega de calcio a la troponina C, que inicia el evento contráctil y regula la fuerza de la contracción cardíaca, es claramente plástica en los peces y responde a la temperatura, a la estimulación adrenérgica, y a otros aspectos del entorno del miocito, esto permite ajustes en la entrada de Ca^{2+} que se ajustará a las demandas contráctiles del corazón (Hasenfuss et al., 1996; Shiels, 2011).

Finalmente, se documentó que la amplitud y duración de las ondas P y T y el complejo QRS son más bajas entre sexos, por el tamaño más pequeño órgano cardíaco (Linde et al., 2018), quizá esto sucede con nuestros individuos, ya que recordemos los machos tienen corazones y ventrículos más pequeños y duraciones menores en las ondas mencionadas.

El intervalo QT indica el comienzo del complejo QRS hasta el final de la onda T y representa la duración total de la sístole eléctrica ventricular, (el conjunto de la despolarización y repolarización del ventrículo), el cual es mayor en hembras, este es el segmento que se utiliza para determinar si una técnica de ECG está funcionando, ya que esta onda nos permite detectar anomalías a través de la "memoria" cardíaca esto se refiere a las ondas

T invertidas que aparecen después de un período de activación ventricular anormal una vez que los estímulos acondicionadores cesan, la característica más destacada de las ondas T anormales "inducidas por la memoria" es que su polaridad espacial reproduce con notable precisión la de los complejos QRS aberrantes de condicionamiento (Chiale et al., 2014). Se ha reportado que los intervalos QT y QTc son más largos en las mujeres y presentan mayor sensibilidad a los medicamentos, anestésicos usados comúnmente en técnicas para medir la frecuencia cardíaca. Aunado a esto una mayor duración de la repolarización, reflejada por un intervalo QT más largo y una pequeña amplitud de onda T, está presente en el ECG de las hembras en comparación con los machos. Esta también podría deberse a que las células en hembras muestran una mayor susceptibilidad a las despolarizaciones tempranas, lo que tal vez contribuya a una reserva de repolarización (Prajapati et al., 2022).

Las hembras tienen una duración más larga del QT debido a la reducción de la reserva de repolarización y, por lo tanto, las hembras son más susceptibles a la aparición de torsiones en la amplitud, las hormonas sexuales también desempeñan un papel importante en la regulación de onda T, que sugiere que las hormonas influyen directamente en varias funciones celulares y en la regulación adrenérgica (Balment et al., 2006).

La relajación cardíaca se produce al reducir la concentración de Ca^{2+} citosólico al nivel diastólico (Gillis & Tibbits, 2002). La disminución de Ca^{2+} libre ocurre a través de la actividad de los sistemas de transporte ubicados en tres compartimentos celulares diferentes: (1) Ca^{2+} -ATPasa del RS (SERCA); (2) intercambiador Na^{+}/Ca^{2+} (NCX) y Ca^{2+} -ATPasa de sarcolema; y (3) mitocondrias (Hasenfuss et al., 1996; Misquitta et al., 1999).

Este parámetro es bastante interesante ya que se ha reportado que la dirección y la secuencia de la repolarización de los miocitos ventriculares no sufren alteraciones significativas debido a las alteraciones térmicas a las que son sometidos los peces (Rantin et al., 2019).

La configuración y la duración del segmento ST y la onda T reflejan la propagación de la repolarización ventricular. Asimismo, Zhao et al., 2021, menciona que podemos detectar isquemia miocárdica, al encontrar una depresión del segmento ST e inversión de la onda T, un ensanchamiento del intervalo QRS y prolongación del QT.

De igual modo la concordancia de las ondas R y T se pierde en la isquemia miocárdica, actualmente, esta pérdida de la concordancia de las ondas R y T en la isquemia contribuye a la relevancia clínica del modelo del pez cebra para detectar infarto de miocardio en el ECG humano (Zhao et al., 2021).

La repolarización permite la eliminación del Ca^{2+} citosólico y la relajación de los miocitos ventriculares (diástole). Colectivamente, las propiedades eléctricas de los ventrículos (despolarización y repolarización) se pueden describir en un ECG como el intervalo QT. Las alteraciones en la duración del intervalo QT, normalmente se observan como una prolongación y actúan como una indicación de las propiedades funcionales alteradas de los canales iónicos o las proteínas reguladoras durante las enfermedades hereditarias o adquiridas (Schwartz et al., 2012).

La morfología de las ondas T normalmente no cambian, por lo que nos permite determinar si existe deficiencia de iones como el K^+ en los organismos, las anomalías que más frecuentemente se presentan son la hipocalcemia que provoca un aplanamiento o inversión de las ondas T positivas, la hipercalcemia que se presente con un acortamiento en los intervalos QT y está relacionado con el acortamiento o la desaparición de los segmentos ST y finalmente la Hipopotasemia en la cual existe una disminución de la amplitud de las ondas T y están ligadas a un aumento de la amplitud, el ensanchamiento de las ondas U y la depresión de los segmentos ST (Casabé et al., 2023).

El intervalo JT determina el fin del complejo QRS y el inicio de T que indica la deflexión en el ciclo por repolarización ventricular, la onda J por su parte se denomina "Junction point" y representa la unión entre el intervalo QRS y segmento ST, esta deflexión es similar en ambos sexos y por último el Intervalo Tpeak y T end que indica el tiempo que tarda la deflexión lenta por repolarización ventricular tiene la misma duración en ambas poblaciones.

Como observamos, la temperatura es uno de los factores más importantes ya que la adaptación térmica en los peces va acompañada de cambios morfológicos y electrofisiológicos en el miocardio. La depresión de la excitabilidad es también causada por la disminución en la temperatura y esto se relaciona directamente con corriente de entrada de Na^{2+} (INa) en los miocitos activos.

La bradicardia ventricular inducida por la temperatura es un rasgo no adaptativo, ya que es causada por un mal funcionamiento del sistema de excitación cardíaco. La temperatura y la disponibilidad de oxígeno modulan la forma del potencial de acción cardíaco y, por lo tanto, adaptan la función cardíaca a las demandas ambientales (Fordyce, 2006).

SECCIÓN 5. Morfometría geométrica.

La fisiología y la anatomía cardíaca de los peces muestran modificaciones intraespecíficas al exponerse a cambios prolongados en parámetros ambientales relevantes como la

temperatura y la hipoxia, que satisfacen las mayores exigencias asociadas al entrenamiento/aumento de la actividad y la maduración sexual. Los cambios morfológicos son el resultado de la plasticidad fenotípica, propiedad que permite a los organismos tener respuestas rápidas a los cambios ambientales, generando diferentes fenotipos en una especie, sin realizar cambios en el genoma, facilitando así su adaptabilidad. Se ha reportado que la especie de estudio, *Girardinichthys multiradiatus* presenta plasticidad suficiente para responder rápidamente a su entorno, se han reportado variaciones morfológicas evidentes detectadas por medio de morfometría geométrica en la cabeza y el cuerpo del pez cuando la dieta cambia (Pérez-Guerra, 2017), se ha reportado también diferencias entre sexos de diferentes poblaciones y entre poblaciones y también variación en la morfología tamaño y número de las branquias (Cruz-Gómez et al., 2011; Méndez, 2016; Pérez-Guerra, 2017). Esto sugiere que los factores que inducen una respuesta plástica en los peces son variados y la respuesta plástica no está limitada a la generada por la dieta, esta capacidad plástica de los peces ante condiciones distintas explica por qué *Girardinichthys multiradiatus* ha sobrevivido a los efectos negativos de la cuenca Alta del Lerma, y por ende es considerada la única especie de la Familia Goodeidae que se ha mantenido con poblaciones relativamente altas (Kawecki & Stearns, 1993), al menos en comparación con otras especies nativas extintas o al borde de la extinción que coexistían en los mismos cuerpos de agua.

Por lo anterior, en esta sección del estudio en los peces analizamos la morfología ventricular de los individuos, para determinar si la plasticidad morfológica reportada en la especie también se presentaba en su sistema cardiovascular, que está expuesto a condiciones distintas por el hábitat donde se encuentra y a su sexo. Los resultados obtenidos aquí demuestran que los peces de la especie *Girardinichthys multiradiatus* en efecto presentan cambios morfológico ventriculares significativos respecto a la población a la que pertenecen y a su sexo, por lo que, como se ha reportado en otras especies de teleósteos, *Girardinichthys multiradiatus* requiere del desarrollo de morfologías ventriculares que le permitan afrontar situaciones complejas como los cambios de flujo de agua, el nivel de actividad, la disponibilidad de presas, oxígeno disuelto, temperatura, cortejo, gravidez etc., situaciones que en otros peces han sido la razón principal de la modificación de sus ventrículos.

Ahora bien, respecto a lo encontrado se puede considerar que ambas poblaciones y sexos tienen un ventrículo de forma triangular según las descripciones de Santer, en 1985., desde

un punto de vista funcional, esta forma aumenta la capacidad del ventrículo para generar presión sistólica, porque los vértices ventriculares tienen un radio de curvatura más corto (Farrell and Jones, 1992). Razón por la cual, los teleósteos con corazones piramidales se correlacionan con estilos de vida activos, mientras que los corazones más redondos como el sacular o tubular se encuentran en especies que son relativamente inactivas (Santer, Walker, et al., 1983; Santer & Walker, 1980; Tota et al., 1983).

Este estudio encontró que *Girardinichthys multiradiatus*, posee una morfología ventricular similar a la que se encuentra en las especies activas, a pesar de que su actividad no es tan ardua si la comparamos con otras especies, situación que también se ha presentado en *Arapaima gigas* clasificada por Castello, 2008 y Genge et al., 2012, como sedentaria debido a su preferencia por los entornos lénticos y la ausencia de migración reproductiva, características que comparte con nuestra especie por lo que de acuerdo a estos parámetros la especie de estudios es sedentaria, pero presenta un ventrículo piramidal, situación que incluso se asocia con la presencia de miocardio de tipo mixto en el ventrículo, en especies consideradas sedentarias como *Hoplias malabaricus* (Gardinal et al., 2018) y en la población de cuevas de *Astyanax mexicanus* (Tang et al., 2018), y aunque esta asociación morfológica e histológica no parece ser una asociación común en el corazón de teleósteos sedentarios, esto quizá también sucede en *Girardinichthys multiradiatus*, aunque para afirmarlo necesitamos conocer la histología y grosor de su miocardio ventricular, ya que la forma piramidal normalmente se correlaciona con una pared miocárdica más gruesa y un alto gasto cardíaco, de hecho se ha reportado que en ventrículos piramidales, la pared miocárdica está formada principalmente por una capa compacta, que es compleja y más gruesa en peces de mayor rendimiento, aunque este fenotipo también se encuentra en los teleósteos antárticos relativamente sedentarios (Ismailov et al., 2021).

Se ha observado que, el corazón de *A. gigas* contiene un ventrículo que sufre cambios anatómicos externos, que están asociados con el desarrollo progresivo de una capa compacta en la periferia del miocardio a medida que crece el pez (Buzete-Gardinal et al., 2019), se ha demostrado en otras especies de peces que la proporción de miocardio compacto varía con las estaciones (Gamperl & Farrell, 2004) y la madurez sexual (Cerra et al., 2004), estas podrían ser algunas de las razones de los cambios morfológicos externos ventriculares que se observan en la especie de estudio, estos cambios son más notables en la vista posterior y anterior-ventral de los ventrículos, incluso permiten relacionar morfotipos con su respectivo estanque o con su sexo.

Recordemos que, el cambio en la isoforma ventricular permite que propiedades eléctricas y contráctiles del corazón se ajusten a las condiciones ambientales cambiantes dentro y entre poblaciones de peces (Alderman et al., 2012; Tiitu & Vornanen, 2002). La capacidad del corazón para expresar diferentes isoformas se produce gracias a la plasticidad presente en los filamentos gruesos y delgados que se ajusta a las demandas cardiovasculares que presenta el pez (Badr et al., 2018; Tiitu & Vornanen, 2002).

Ecológicamente, los cambios en la morfología usualmente se relacionan con el aumento del desempeño, la temperatura y el tamaño de los organismos (Kraskura et al., 2023). Las diferencias en plasticidad se presentan como una respuesta no adaptativa, correlacionada a la selección de cada rasgo y que podrían propiciar eventualmente la especiación de *G. multiradiatus* (Pérez-Guerra, 2017).

Las pruebas indican que tanto el cerebro como el corazón de los peces teleósteos se desarrollan de forma muy plástica y son muy receptivos a los pronunciados cambios sociales y ambientales experimentados en condiciones de acuicultura intensiva (Gamperl & Farrell, 2004), se ha demostrado que los cambios morfológicos del corazón causan diversos efectos en los peces e incluso la muerte. Los salmónidos atlánticos de piscifactoría que presentan ventrículos más redondeado y bulbos arteriosos desalineado se relacionan con una mayor tasa de mortalidad en circunstancias de estrés (Poppe et al., 2003), esta situación se manifiesta en la población de machos del estanque EXH, por lo que a futuro convendría explorar la actividad y tasa de mortalidad de las hembras con respecto a los machos y a hembras presentes en otras poblaciones de peces.

Ahora bien, la descripción cuantitativa de la forma morfológica se combinó con análisis multivariados gráficos que describen patrones de variación de la forma dentro de los grupos y entre ellos, estos análisis utilizan puntuaciones de deformación parcial como variables de forma y expresan los resultados de un análisis morfométrico como deformaciones en la forma, que separan a los grupos entre ellos.

El gráfico del CVA de la vista AV, presenta una distribución dispersa de medias, la distribución se relaciona con el sexo de los individuos en el RW2.

Las diferencias más notorias se observaron mediante las mallas de deformación donde nos percatamos que las hembras tienen ventrículos más delgados, mientras que los machos presentan ventrículos más ensanchados en ambos estanques, por lo que el dimorfismo sexual reportado en la especie también se presenta en la morfología de sus ventrículos, este dimorfismo también ha sido descrito en el corazón de pez cebra adultos donde los machos y las hembras mostraron diferentes formas del corazón en 3D en respuesta a la temperatura

del desarrollo (Dimitriadi et al., 2021), recordemos que el corazón de los peces puede sufrir cambios en la forma de sus corazones, la composición y la función para ayudar a compensar presiones ambientales como cambios en la temperatura, oxígeno, alimento y la actividad del animal respecto a su sexo (Aho & Vornanen, 1999; Driedzic et al., 1996; Gamperl & Farrell, 2004; Keen et al., 2016, 2017; Klaiman et al., 2014)

En el caso de *Girardinichthys multiradiatus*, las hembras tienen una presión bastante notoria ya que son las responsables de la gestación de las crías y aunque la viviparidad confiere protección a los embriones durante la gestación, aumenta los costes energéticos para la madre (Wourms, 1981), que adquiere nuevas relaciones con su progenie, por lo que según lo que hemos encontrado presentan ventrículos más grandes y delgados que los machos, ahora bien el ventrículo de las hembras de EXH es mucho más delgado- angosto que el ventrículo de hembras de SNE, podemos relacionar sus ventrículos más delgados con la ausencia de procesos de hipertrofia y por ende con el bienestar de las hembras dentro del estanque EXH.

Se ha reportado que la razón de que los ventrículos son más anchos en algunos peces se debe a procesos de hipertrofia, ya que el corazón se remodela en un intento de garantizar un rendimiento adecuado, que se puede definir como un agrandamiento de una parte o la totalidad de un órgano debido a un aumento en el tamaño de sus células constituyentes (Dorn, 2007). Así que, el grosor de la pared ventricular aumenta, pero el volumen luminal se reduce (Dorn, 2007) lo que permite mantener la presión sistólica, pero a expensas del volumen del accidente cerebrovascular, lo que puede conducir a una disfunción tanto sistólica como diastólica. La remodelación patológica es persistente y se asocia con varias cardiomiopatías, incluyendo infarto de miocardio, arritmia y muerte súbita (Bernardo et al., 2010), también se han documentado ventrículos más anchos debido a cambios en el contenido de colágeno, que ayudan a mantener la función del ventrículo durante los cambios estacionales en las temperaturas ambientales (Korsmeyer et al., 1997),

El gráfico del CVA de la vista Dorsal, presenta una distribución de medias similar entre el estanque SNE y los machos del estanque EXH, la única población con una distribución de medios que es distinta en el RW2 son las hembras de EXH.

En esta vista las hembras presentan ventrículos más anchos y los machos presentan una vista dorsal ventricular más reducida, esto es con el tamaño de las cámaras reportado en las hembras, recordemos que en esta vista se encuentran las válvulas en las cuales se

insertan dos cámaras cardiacas, la aurícula y el bulbo por lo que esta cámara necesita más superficie para la inserción de ambas cámaras en las hembras.

El ventrículo de los machos al menos en esta vista es similar entre el estanque EXH y el de SNE.

El gráfico del CVA de la vista lateral, presenta una distribución de medias separadas por el estanque en el RW2, por la deformación en el lateral derecho, el estanque SNE presenta ventrículos más anchos en la base del lateral, donde se ubica la válvula atrio ventricular, quizá la válvula es más grande porque esta población presenta atrio con mayor volumen o el mismo volumen que los peces del otro estanque, pero con válvulas más grandes más grandes, por lo que se propone revisar en el atrio de los peces. Debido a que autores como Claireaux et al., 2005 y Genge et al., 2012 han reportado que la morfología ventricular puede cambiar con la disfunción auricular del desarrollo observada con mutaciones de pez cebra.

El gráfico del CVA de la vista posterior, presenta una distribución de medias separadas por el estanque y el sexo en el RW2.

Las diferencias más notorias se observaron mediante las mallas de deformación, podemos notar que los machos presentan con ventrículos más ensanchados, lo que coincide con la vista AV que también es más ancha, con lo que podemos intuir que el ventrículo presenta capas miocárdicas engrasadas por los procesos antes mencionados, por lo que las hembras presentan ventrículos más reducidos, esto se observado en el ventrículo de las hembras de *Astyanax mexicanus*, donde el ventrículo no solo es más grande y delgado, sino también presenta una capa esponjosa de mayor espesor (Tang et al., 2018).

Se ha observado que a medida que aumenta la demanda de oxígeno en el pez, la respuesta del corazón cambia para iniciar cambios permanentes en su estructura y función a través de la activación de patrones específicos de expresión de genes y proteínas (Staudt & Stainier, 2012). Factores como altitud del centro de México, aumentan la hipoxia acuática que se ve exacerbada por las bajas presiones barométricas (PO2 más bajos), además de grandes cambios de oxígeno acuático, la especie de estudio se ha enfrentado a la mala gestión de los sistemas acuáticos, la contaminación urbana, agrícola e industrial, cambios drásticos en el volumen del agua que conducen a una menor transparencia del agua (turbidez), aumentos de los sólidos en suspensión, nitritos y fosfatos, variaciones en el pH y la dureza y, lo que es más importante, cambios en la temperatura. Por su gran altitud, los ecosistemas acuáticos de la cuenca superior de Lerma sufren cambios drásticos de temperatura y oxígeno durante el día, con valores inferiores al amanecer y superiores al mediodía (Garduño

Paz et al., 2020; Martínez Hernández, 2018), factores presentes en su hábitat durante décadas, factores que quizá sean los responsables de las modificaciones externas tan puntuales que se observan en la vista AV y dorsal de los ventrículos, que han optimizado la anatomía, circulación y oxigenación del pez, además en el caso de las hembras hacen frente a presiones como la viviparidad. Se sugiere hacer estudios más exhaustivos en las otras cámaras cardíacas; el índice de mortalidad entre peces respecto al ensanchamiento ventricular, el volumen sanguíneo entre peces, el grosor del miocardio y su histología; y estudiar las propiedades moleculares de los miocitos ventriculares sería interesante, de igual forma conocer la influencia de la temperatura en todos los parámetros descritos.

CONCLUSIÓN.

BASADA EN OBJETIVOS.

Analizamos la morfología ventricular y la clasificamos dentro del morfotipo piramidal y determinamos que la frecuencia cardíaca de individuos de *Girardinichthys multiradiatus* provenientes de 2 poblaciones, está dentro del rango de peces considerados "activos" (92-99 lpm) y no existen diferencias significativas respecto a la población a la que pertenecen y a su sexo.

1. Determinamos la frecuencia cardíaca de individuos de *Girardinichthys multiradiatus* provenientes de 2 poblaciones en semicautiverio, mediante una técnica no invasiva de electrocardiograma exitosa que además nos permitió conocer aspectos del ciclo cardíaco y determinar que existen diferencias significativas en la duración total del ciclo cardíaco (RR) y en la contracción del atrio (P) entre estanques pero no entre sexos.

2. Describimos la morfología ventricular mediante 4 vistas (AV, Dorsal, Lateral, Posterior) de individuos de *Girardinichthys multiradiatus* provenientes de 2 poblaciones en semicautiverio, mediante morfometría geométrica y encontramos variación de la forma en todos los individuos.

3. Determinamos diferencias significativas en el peso del corazón, el peso ventricular y longitud total corporal entre sexos, lo cual evidencia el dimorfismo sexual externo e interno de la especie.

Entre estanques encontramos diferencias significativas en el índice de Fulton por lo que entre estanques presentan estados nutricionales distintos.

RESPECTO A LO ENCONTRADO EN CADA SECCIÓN

SECCIÓN 1. Anatomía del corazón de *Girardinichthys multiradiatus*.

Dentro del epicardio de *Girardinichthys multiradiatus*, encontramos al corazón que en todos los individuos, estaba constituido morfológicamente por 4 cámaras en serie el seno observado en la disección, el atrio con un volumen mayor que el ventricular pero con paredes más finas, el ventrículo con las válvulas de inserción en la cara dorsal, la forma externa ventricular encontrada se determinó como piramidal, ya que las caras anterolaterales del ventrículo presentaron una superficie mayor que las caras basal y dorsal y el bulbo de forma alargada.

SECCIÓN 2. Variables cuantitativas

La técnica no invasiva que aquí se presentó es una opción viable para medir el ECG en peces de talla pequeña funciona y es confiable ya que se validó con criterios impuestos en otras técnicas, además es una técnica accesible y nada estorbosa.

Respecto a variables cuantitativas entre estanques, determinamos que los peces del estanque EXH presentan frecuencias cardíacas, peso corporal, peso de corazón y peso de ventrículo mayores que los individuos del estanque SNE, la diferencia estadísticamente significativa se presentó en la longitud estándar e índice K de Fulton, por lo que estos organismos se encuentran en mejores condiciones que los de SNE.

Entre sexos

Al comparar entre sexos, se verificó que la especie de estudio presentó dimorfismo sexual cardíaco, ya que se obtuvieron diferencias significativas en el peso del corazón y el peso ventricular, que son el doble y triple, respectivamente, más grandes en las hembras, se encontró que la longitud estándar y el peso corporal es mayor en las hembras como se ha reportado en otros estudios de la especie.

En el estanque SNE, las hembras presentaron diferencias estadísticamente significativas en el peso corporal y el peso ventricular, reafirmando así el dimorfismo sexual presente en el corazón de la especie.

En el estanque ExH, se encontraron diferencias significativas en el peso del corazón, el cual fue el doble en hembras que en machos. El crecimiento que se presentó fue alométrico para ambos sexos, pero fue negativo para hembras y positivo para machos.

SECCIÓN 3. Porcentaje del corazón respecto al cuerpo.

No se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de peso del corazón y ventrículo con respecto al peso corporal, entre poblaciones y tampoco entre sexos, pudimos observar que el corazón y el ventrículo de los peces del estanque Ex Hacienda y el de las hembras es mayor respecto a su cuerpo.

SECCIÓN 4 Ciclo cardíaco

Todos los individuos de la especie *Girardinichthys multiradiatus*, analizados en este estudio, presentaron un ECG compuesto por ondas P, Q, R, S y T y en todos los ECG realizados se pudo determinar la duración en segundos del intervalo RR, del intervalo PR, la duración de p, del intervalo QRS, del QT y del intervalo JT.

Entre estanques, se reportaron diferencias significativas en la duración total del ciclo cardíaco (Intervalo RR) y la duración de la onda P, el cual es mayor en los individuos del estanque SNE, en general la duración de los intervalos que son parte del ciclo cardíaco en la especie *Girardinichthys multiradiatus*, es menor en los individuos del estanque SNE.

Entre machos y hembras, aunque no existen diferencias estadísticamente significativas, la duración de los intervalos del ciclo cardíaco no es la misma, en general esta duración es mayor en las hembras. Cuando comparamos entre sexos en cada estanque esta situación se repetía, las hembras presentaron mayor duración en los intervalos.

SECCIÓN 5. Morfometría geométrica

Se encontraron variaciones morfológicas entre machos y hembras y entre estanques en las 4 vistas ventriculares,

La variación de la forma externa en la vista antero-ventral del ventrículo se observó que las hembras presentan ventrículos más compactos con bases más rectas y con menos deformaciones en los laterales en contraste con la población de machos.

La variación de la forma externa en la vista dorsal del ventrículo, las hembras presentaron ventrículos más ensanchados y triangulares con menos deformaciones en los laterales.

En la forma externa en la vista lateral del ventrículo las hembras y machos de EXH presentaron ventrículos más reducidos y con deformaciones en la base del lateral derecho, mientras que los organismos del estanque EXH están más ensanchados en el mismo lateral.

Respecto a la variación de la forma externa en la vista posterior del ventrículo, se observó que las hembras presentan ventrículos más compactos en los laterales, por lo que presentan más deformaciones en la gradilla.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.

- Adams, D. C., Rohlf, F. J., & Slice, D. E. (2004). Geometric morphometrics: Ten years of progress following the 'revolution'. *Italian Journal of Zoology*, 71(1), 5–16. <https://doi.org/10.1080/11250000409356545>
- Aho, E., & Vornanen, M. (1999). Contractile properties of atrial and ventricular myocardium of the heart of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*: effects of thermal acclimation. *Journal of Experimental Biology*, 202(19), 2663–2677. <https://doi.org/10.1242/jeb.202.19.2663>
- Alderman, S. L., Klaiman, J. M., Deck, C. A., & Gillis, T. E. (2012). Effect of cold acclimation on troponin I isoform expression in striated muscle of rainbow trout. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 303(2), R168–R176. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.00127.2012>
- Alvarez del Villar José. (1970). *Peces mexicanos (claves)* (Comisión Nacional Consultiva de Pesca, Ed.).
- Arcanjo, R. B., de Souza, L. P., Rezende, C. F., & Silva, J. R. F. (2014). Embryonic development and nourishment in the viviparous fish *Poecilia vivipara* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *Acta Zoologica*, 95(4), 493–500. <https://doi.org/10.1111/azo.12046>
- Arnold, A. P. (2012). The end of gonad-centric sex determination in mammals. *Trends in Genetics*, 28(2), 55–61. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2011.10.004>
- Arnold, A. P. (2019). Rethinking sex determination of non-gonadal tissues. *Current topics in developmental biology*, 134, 289–315. <https://doi.org/10.1016/bs.ctdb.2019.01.003>
- Arnold, A. P., Cassis, L. A., Eghbali, M., Reue, K., & Sandberg, K. (2017). Sex Hormones and Sex Chromosomes Cause Sex Differences in the Development of Cardiovascular Diseases. *Arteriosclerosis, thrombosis, and vascular biology*, 37(5), 746–756. <https://doi.org/10.1161/ATVBAHA.116.307301>
- Arnold, A. P., Chen, X., Link, J. C., Itoh, Y., & Reue, K. (2013). Cell-autonomous sex determination outside of the gonad. *Developmental dynamics: an official publication of the American Association of Anatomists*, 242(4), 371–379. <https://doi.org/10.1002/dvdy.23936>
- Athié Lambarri, M. (1987). *Calidad y cantidad del agua en México*. Fundación Universo Veintiuno, 192–193.
- Badr, A., Korajoki, H., Abu-Amra, E.-S., El-Sayed, M. F., & Vornanen, M. (2018). Effects of seasonal acclimatization on thermal tolerance of inward currents in roach (*Rutilus rutilus*) cardiac myocytes. *Journal of Comparative Physiology B*, 188(2), 255–269. <https://doi.org/10.1007/s00360-017-1126-1>
- Bakkers, J. (2011). Zebrafish as a model to study cardiac development and human cardiac disease. *Cardiovascular Research*, 91(2), 279–288. <https://doi.org/10.1093/cvr/cvr098>
- Balment, R. J., Lu, W., Weybourne, E., & Warne, J. M. (2006). Arginine vasotocin a key hormone in fish physiology and behaviour: A review with insights from mammalian models. *En General and Comparative Endocrinology*. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2005.12.022>
- Barton, B. A. (2002). Stress in Fishes: A Diversity of Responses with Particular Reference to Changes in Circulating Corticosteroids. *Integrative and Comparative Biology*, 42(3), 517–525. <https://doi.org/10.1093/icb/42.3.517>
- Bartos, D. C., Grandi, E., & Ripplinger, C. M. (2015). Ion channels in the heart. *Comprehensive Physiology*, 5(3), 1423–1464. <https://doi.org/10.1002/cphy.c140069>
- Bennion, S. D. (1982). Chest pain and abnormal electrocardiogram associated with minoxidil. *Military medicine*, 147(5), 367–368.
- Bernardo, B. C., Weeks, K. L., Pretorius, L., & McMullen, J. R. (2010). Molecular distinction between physiological and pathological cardiac hypertrophy: Experimental findings and therapeutic strategies. *Pharmacology & Therapeutics*, 128(1), 191–227. <https://doi.org/10.1016/j.pharmthera.2010.04.005>
- Berrigan, D., & Scheiner, S. (2004). *Modeling the evolution of phenotypic plasticity*. Oxford University Press, 82–97.

- Bers, D. M. (2014). Cardiac sarcoplasmic reticulum calcium leak: basis and roles in cardiac dysfunction. *Annual review of physiology*, 76, 107–127. <https://doi.org/10.1146/annurev-physiol-020911-153308>
- Bhattacharya, P. T., & Ellison, M. B. (2023). Right Ventricular Hypertrophy. En *StatPearls*. StatPearls Publishing LLC. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/30508591>
- Bookstein, F. L. (1989). "Size and Shape": A Comment on Semantics. *Systematic Zoology*, 38(2), 173. <https://doi.org/10.2307/2992387>
- Bookstein, F. L. (1992). *Morphometric Tools for Landmark Data*. En *Morphometric Tools for Landmark Data*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/cbo9780511573064>
- Boulton, K., Rosenthal, G. G., Grimmer, A. J., Walling, C. A., & Wilson, A. J. (2016). Sex-specific plasticity and genotype × sex interactions for age and size of maturity in the sheepshead swordtail, *Xiphophorus birchmanni*. *Journal of Evolutionary Biology*, 29(3), 645–656. <https://doi.org/10.1111/jeb.12814>
- Brett, J. R. (1971). Energetic Responses of Salmon to Temperature. A Study of Some Thermal Relations in the Physiology and Freshwater Ecology of Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*) (Vol. 11). <http://icb.oxfordjournals.org/>
- Brill, R. W., & Bushnell, P. G. (1991). Metabolic and cardiac scope of high energy demand teleosts, the tunas. *Canadian Journal of Zoology*, 69(7), 2002–2009. <https://doi.org/10.1139/z91-279>
- Burggren, W. W. (1988). Cardiac design in lower vertebrates: what can phylogeny reveal about ontogeny? *Experientia*, 44(11–12), 919–930. <https://doi.org/10.1007/BF01939885>
- Buzete Gardinal, M. V., Rocha Ruiz, T. F., Estevan Moron, S., Oba Yoshioka, E. T., Uribe Gonçalves, L., Franceschini Vicentini, I. B., & Vicentini, C. A. (2019). Heart structure in the Amazonian teleost *Arapaima gigas* (Osteoglossiformes, Arapaimidae). *Journal of Anatomy*, 234(3), 327–337. <https://doi.org/10.1111/joa.12919>
- Casabé José Horacio, Flores Ramírez Ramiro, & Rossel Mariange Víctor Alejandro. (2023, octubre 16). *Medicina Interna. (Enfermedades cardiovasculares)*. Editorial Medycyna Praktyczna.
- Castello, L. (2008). Lateral migration of *Arapaima gigas* in floodplains of the Amazon. *Ecology of Freshwater Fish*, 17(1), 38–46. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2007.00255.x>
- Cerra, M. C., Imbrogno, S., Amelio, D., Garofalo, F., Colvee, E., Tota, B., & Icardo, J. M. (2004). Cardiac morphodynamic remodelling in the growing eel (*Anguilla anguilla* L.). *The Journal of experimental biology*, 207(Pt 16), 2867–2875. <https://doi.org/10.1242/jeb.01119>
- Chiale, P., Etcheverry, D., Pastori, J., Fernandez, P., Garro, H., González, M., & Elizari, M. (2014). The Multiple Electrocardiographic Manifestations of Ventricular Repolarization Memory. *Current Cardiology Reviews*, 10(3), 190–201. <https://doi.org/10.2174/1573403X10666140514102021>
- Cifuentes, R., González, J., Montoya, G., Jara, A., Ortiz, N., Piedra, P., & Habit, E. (2012). Relación longitud-peso y factor de condición de los peces nativos del río San Pedro (cuenca del río Valdivia, Chile). *Gayana (Concepción)*, 76, 86–100. <https://doi.org/10.4067/S0717-65382012000100009>
- Claireaux, G., McKenzie, D. J., Genge, A. G., Chatelier, A., Aubin, J., & Farrell, A. P. (2005). Linking swimming performance, cardiac pumping ability and cardiac anatomy in rainbow trout. *The Journal of experimental biology*, 208(Pt 10), 1775–1784. <https://doi.org/10.1242/jeb.01587>
- Cooke, G. E., Eaton, G. M., Whitby, G., Kennedy, R. A., Binkley, P. F., Moeschberger, M. L., & Leier, C. V. (2000). Plasma atherogenic markers in congestive heart failure and posttransplant (heart) patients. *Journal of the American College of Cardiology*, 36(2), 509–516. [https://doi.org/10.1016/S0735-1097\(00\)00756-7](https://doi.org/10.1016/S0735-1097(00)00756-7)
- Cruz-Gómez, A., del Carmen Rodríguez-Varela, A., Vázquez-López, H., Los Barrios, de, Reyes Iztacala, L., de México, E., & P, M. C. (2011). REPRODUCTIVE ASPECTS OF *Girardinichthys multiradiatus*, MEEK 1904 (PISCES: GOODEIDAE). En *Reproductive aspects of G. multiradiatus* (Vol. 4, Número 13). <https://doi.org/10.22201/fesi.20072082.2011.4.75942>
- Davie, P. S., & Farrell, A. P. (1991). The coronary and luminal circulations of the myocardium of fishes. *Canadian Journal of Zoology*, 69(7), 1993–2001. <https://doi.org/10.1139/z91-278>

- Davie, P. S., Farrell, A. P., Davie, P. S., & Farrell, A. P. (1987). The coronary and luminal circulations of the myocardium of fishes. www.nrcresearchpress.com
- De La Vega Salazar, M. Y., Martínez Tabche, L., & Macías García, C. (1997). Bioaccumulation of Methyl Parathion and Its Toxicology in Several Species of the Freshwater Community in Ignacio Ramirez Dam in Mexico. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 38(1), 53–62. <https://doi.org/10.1006/eesa.1997.1551>
- De La Vega-Salazar, M. Y. (2006). Estado de conservación de los peces de la familia Goodeidae (Cyprinodontiformes) en la mesa central de México. En *Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol. ISSN (Vol. 54, Número 1)*.
- de Perera Burt, T., & Macías Garcia, C. (2003). Amarillo Fish (*Girardinichthys multiradiatus*) Use Visual Landmarks to Orient in Space. *Ethology*, 109(4), 341–350. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2003.00876.x>
- Delgado-Calvillo, A. C., Martínez-Palacios, C. A., Berruecos-Villalobos, J. M., Ulloa-Arvizu, R., López-Ordaz, R., & Vásquez-Peláez, C. Gustavo. (2012). Caracterización de la curva de crecimiento en dos especies de pez blanco *Chirostoma estor*, *C. promelas* y sus híbridos. *Veterinaria México*, 43(2), 113–121. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0301-50922012000200003&lng=es&tlng=es.
- Di Maio, A., & Block, B. A. (2008). Ultrastructure of the sarcoplasmic reticulum in cardiac myocytes from Pacific bluefin tuna. *Cell and Tissue Research*, 334(1), 121–134. <https://doi.org/10.1007/s00441-008-0669-6>
- Dimitriadi, A., Beis, D., Arvanitidis, C., Adriaens, D., & Koumoundouros, G. (2018). Developmental temperature has persistent, sexually dimorphic effects on zebrafish cardiac anatomy. *Scientific Reports*, 8(1), 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-25991-8>
- Dimitriadi A., Geladakis G., & Koumoundouros, G. . (2020). 3D heart morphological changes in response to developmental temperature in zebrafish: More than ventricle roundness. *Journal of Morphology*, 1, 8. <https://www.onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1002/jmor.21283>
- Dimitriadi, A., Geladakis, G., & Koumoundouros, G. (2021). 3D heart morphological changes in response to developmental temperature in zebrafish: More than ventricle roundness. *Journal of Morphology*, 282(1), 80–87. <https://doi.org/10.1002/jmor.21283>
- Dorn, G. W. (2007). The Fuzzy Logic of Physiological Cardiac Hypertrophy. *Hypertension*, 49(5), 962–970. <https://doi.org/10.1161/HYPERTENSIONAHA.106.079426>
- Driedzic, W. R., Bailey, J. R., & Sephton, D. H. (1996). Cardiac Adaptations to Low Temperature in Non-Polar Teleost Fish. En *THE JOURNAL OF EXPERIMENTAL ZOOLOGY*.
- Driedzic, W. R., & Gesser, H. (1994). Energy Metabolism and Contractility in Ectothermic Vertebrate Hearts: Hypoxia, Acidosis, and Low Temperature. En *REVIEWS (Vol. 74, Número 1)*. www.physiology.org/journal/physrev
- Eisner, D. A., Caldwell, J. L., Kistamás, K., & Trafford, A. W. (2017). Calcium and Excitation-Contraction Coupling in the Heart. En *Circulation Research (Vol. 121, Número 2, pp. 181–195)*. Lippincott Williams and Wilkins. <https://doi.org/10.1161/CIRCRESAHA.117.310230>
- Ekström, A., Jutfelt, F., & Sandblom, E. (2014). Effects of autonomic blockade on acute thermal tolerance and cardioventilatory performance in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Journal of Thermal Biology*, 44, 47–54. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2014.06.002>
- Emery, S. H., Mangano, C., & Randazzo, V. (1985). VENTRICLE MORPHOLOGY IN PELAGIC ELASMOBRANCH FISHES. En *Biochem. Physiol (Vol. 82, Número 3)*.
- Farrell, A. P. (1991). From Hagfish to Tuna: A Perspective on Cardiac Function in Fish. En *Source: Physiological Zoology (Vol. 64, Número 5)*.
- Farrell, A. P. (2011). Design and physiology of the heart | *Physiology of Cardiac Pumping*. En *Encyclopedia of Fish Physiology (Vol. 2)*. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374553-8.00060-5>
- Farrell, A. P. and Jones, D. R. (1992). The heart. En *Fish physiology (p. 88)*.
- Farrell, A. P., Eliason, E. J., Sandblom, E., & Clark, T. D. (2009). Fish cardiorespiratory physiology in an era of climate change The present review is one of a series of occasional review articles that have been invited by the Editors and will feature the broad range of disciplines and expertise

- represented in our Editorial Advisory Board. *Canadian Journal of Zoology*, 87(10), 835–851. <https://doi.org/10.1139/Z09-092>
- Farrell, A. P., Hammons, A. M., Graham, M. S., & Tibbits, G. F. (1988). Cardiac growth in rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Canadian Journal of Zoology*, 66(11), 2368–2373. <https://doi.org/10.1139/z88-351>
- Farrell, A. P., & Pieperhoff, S. (2011). Design and physiology of the heart | Cardiac Anatomy in Fishes. En *Encyclopedia of Fish Physiology* (Vol. 2, pp. 998–1005). Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374553-8.00139-8>
- Farrell, A. P. (Tony), & Stecyk, J. A. W. (2007). The heart as a working model to explore themes and strategies for anoxic survival in ectothermic vertebrates. En *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology* (Vol. 147, Número 2 SPEC. ISS., pp. 300–312). Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2007.01.021>
- Fernando Méndez-Sánchez, J., Soto Galera, E., Maya, J. P., & Adelina Hernández Hernández, M. (2001). *Ciencias Naturales y Agropecuarias ctiofauna del Estado de México*. Flores Tellez. (1991). *Contribucion al conocimiento de la ictiofauna de los tres Lagos de Chapultepec Mexico, D.F.* Universidad Nacional Autónoma de México.
- Fordyce, J. A. (2006). The evolutionary consequences of ecological interactions mediated through phenotypic plasticity. En *Journal of Experimental Biology* (Vol. 209, Número 12, pp. 2377–2383). <https://doi.org/10.1242/jeb.02271>
- Forster, M. E., & Farrell, A. P. (1994). The volumes of the chambers of the trout heart. *C'omp. Biochem. Physiol*, 109(1), 127–132.
- Froese, R. (2006). Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology*, 22(4), 241–253. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2006.00805.x>
- Gafranek, J. T., D'Aniello, E., Ravisankar, P., Thakkar, K., Vagnozzi, R. J., Lim, H.-W., Salomonis, N., & Waxman, J. S. (2023). Sinus venosus adaptation models prolonged cardiovascular disease and reveals insights into evolutionary transitions of the vertebrate heart. *Nature communications*, 14(1), 5509. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-41184-y>
- Galli, G. L. J., & Richards, J. G. (2014). Mitochondria from anoxia-tolerant animals reveal common strategies to survive without oxygen. En *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology* (Vol. 184, Número 3, pp. 285–302). Springer Verlag. <https://doi.org/10.1007/s00360-014-0806-3>
- Gamperl, A. K., & Driedzic, W. R. (2009). Chapter 7 Cardiovascular Function and Cardiac Metabolism (pp. 301–360). [https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)00007-1](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)00007-1)
- Gamperl, A. K., & Farrell, A. P. (2004). Cardiac plasticity in fishes: environmental influences and intraspecific differences. *Journal of Experimental Biology*, 207(15), 2539–2550. <https://doi.org/10.1242/jeb.01057>
- García, C. M., & García, C. M. (1994). Social Behavior and Operational Sex Ratios in the Viviparous Fish *Girardinichthys multiradiatus*. *Copeia*, 1994(4), 919. <https://doi.org/10.2307/1446714>
- García, C. M., & Valero, A. (2010). Sexual Conflict and Sexual Selection in the Goodeinae, a Clade of Viviparous Fish with Effective Female Mate Choice (pp. 1–54). [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(10\)42001-X](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(10)42001-X)
- García-García, B., & J. Cerezo. (2002). Variación del índice de Condición en función del tipo de tanque de estabulación en el Dentón (*Dentex dentex*). . JACUMAR. Planes nacionales de Cultivos Marinos., 2–2.
- Gardinal, M. V. B., Faccioli, C. K., Chedid, R. A., Mori, R. H., Vicentini, I. B. F., & Vicentini, C. A. (2018). Myocardium Arrangement and Coronary Vessel Distribution in the Ventricle of Three Neotropical Freshwater Teleosts. *Zoological Science*, 35(4), 360–366. <https://doi.org/10.2108/zs180022>
- Garduño Paz, M. V., Méndez Sánchez, J. F., Burggren, W., & García Martínez, J. L. A. (2020). Metabolic rate and hypoxia tolerance in *Girardinichthys multiradiatus* (Pisces: Goodeidae), an endemic fish at high altitude in tropical Mexico. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 239, 110576. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2019.110576>

- Genge, C., Hove-Madsen, L., & F., G. (2012). Functional and Structural Differences in Atria Versus Ventricles in Teleost Hearts. En *New Advances and Contributions to Fish Biology*. InTech. <https://doi.org/10.5772/53506>
- Gillis, T. E., & Tibbits, G. F. (2002). Beating the cold: the functional evolution of troponin C in teleost fish. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 132(4), 763–772. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(02\)00046-6](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(02)00046-6)
- Godínez-rodríguez, M. A., López-lopez, E., & Soto-oalera, E. (1993). *Ecología de los peces de la cuenca del río Lerma, México*.
- Gollock, M. J., Currie, S., Petersen, L. H., & Gamperl, A. K. (2006). Cardiovascular and haematological responses of Atlantic cod (*Gadus morhua*) to acute temperature increase. *Journal of Experimental Biology*, 209(15), 2961–2970. <https://doi.org/10.1242/jeb.02319>
- González Zuarth, C., & Macías García, C. (2006). Phenotypic differentiation and pre-mating isolation between allopatric populations of *Girardinichthys multiradiatus*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1584), 301–307. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3323>
- González-Fernández, P. (2015). Comportamiento de forrajeo y morfología de *Girardinichthys multiradiatus* en bordos de la Cuenca Alta del Río Lerma. Facultad de Ciencias. UAEMéx.
- Graham, M. S., & Farrell, A. P. (1989). The Effect of Temperature Acclimation and Adrenaline on the Performance of a Perfused Trout Heart. *Physiological Zoology*, 62(1), 38–61. <https://doi.org/10.1086/physzool.62.1.30159997>
- Grimes, A. C., & Kirby, M. L. (2009). The outflow tract of the heart in fishes: anatomy, genes and evolution. *Journal of Fish Biology*, 74(5), 983–1036. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.02125.x>
- Hasenfuss, G., Reinecke, H., Studer, R., Pleske, B., Meyer, M., Drexler, H., & Just, H. (1996). Calcium cycling proteins and force-frequency relationship in heart failure. *Basic Research in Cardiology*, 91(S1), 17–22. <https://doi.org/10.1007/BF00795357>
- Haverinen, J., & Vornanen, M. (2007). Temperature acclimation modifies sinoatrial pacemaker mechanism of the rainbow trout heart. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 292(2), R1023–R1032. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.00432.2006>
- Haverinen, J., & Vornanen, M. (2020). Reduced ventricular excitability causes atrioventricular block and depression of heart rate in fish at critically high temperatures. *The Journal of experimental biology*, 223(Pt 12). <https://doi.org/10.1242/jeb.225227>
- Hu, N., Sedmera, D., Yost, H. J., & Clark, E. B. (2000). Structure and function of the developing zebrafish heart. *The Anatomical Record*, 260(2), 148–157. [https://doi.org/10.1002/1097-0185\(20001001\)260:2<148::AID-AR50>3.0.CO;2-X](https://doi.org/10.1002/1097-0185(20001001)260:2<148::AID-AR50>3.0.CO;2-X)
- Huikuri, H. V., Mäkilä, T. H., Peng, C.-K., Goldberger, A. L., Hintze, U., & Møller, M. (2000). Fractal Correlation Properties of R-R Interval Dynamics and Mortality in Patients With Depressed Left Ventricular Function After an Acute Myocardial Infarction. *Circulation*, 101(1), 47–53. <https://doi.org/10.1161/01.CIR.101.1.47>
- Icardo, J. M. (2007). The fish endocardium: A review on the teleost heart. En *Endothelial Biomedicine* (pp. 79–84). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511546198.009>
- Icardo, J. M. (2012). The teleost heart: A morphological approach. En *Ontogeny and Phylogeny of the Vertebrate Heart* (Vol. 9781461433873, pp. 35–53). Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-3387-3_2
- Icardo, J. M. (2017). Heart Morphology and Anatomy. En *Fish Physiology* (Vol. 36, pp. 1–54). <https://doi.org/10.1016/bs.fp.2017.05.002>
- Icardo, J. M., & Colvee, E. (2011). The Atrioventricular Region of the Teleost Heart. A Distinct Heart Segment. *Anatomical Record*, 294(2), 236–242. <https://doi.org/10.1002/ar.21320>
- Icardo, J. M., Colvee, E., Cerra, M. C., & Tota, B. (1999). Bulbus arteriosus of the antarctic teleosts. I. The white-blooded *Chionodraco hamatus*. *The Anatomical Record*, 254(3), 396–407. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-0185\(19990301\)254:3<396::AID-AR11>3.0.CO;2-J](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-0185(19990301)254:3<396::AID-AR11>3.0.CO;2-J)
- Ismailov, I. I., Scharping, J. B., Andreeva, I. E., & Friedlander, M. J. (2021). Antarctic teleosts with and without hemoglobin behaviorally mitigate deleterious effects of acute environmental warming. *PLOS ONE*, 16(11), e0252359. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0252359>

- James Rohlf, F., & Marcus, L. F. (1993). A revolution morphometrics. *Trends in Ecology & Evolution*, 8(4), 129–132. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(93\)90024-J](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90024-J)
- Johnston, E. F., & Gillis, T. E. (2022). Regulation of collagen deposition in the trout heart during thermal acclimation. *Current Research in Physiology*, 5, 99–108. <https://doi.org/10.1016/j.crphys.2022.02.004>
- JS Nelson, TC Grande, & MVH Wilson. (2016). *Fishes of the World*.
- Kawecki, T. J., & Stearns, S. C. (1993). The evolution of life histories in spatially heterogeneous environments: Optimal reaction norms revisited. *Evolutionary Ecology*, 7(2), 155–174. <https://doi.org/10.1007/BF01239386>
- Keen, A. N., Fenna, A. J., McConnell, J. C., Sherratt, M. J., Gardner, P., & Shiels, H. A. (2016). The Dynamic Nature of Hypertrophic and Fibrotic Remodeling of the Fish Ventricle. *Frontiers in Physiology*, 6(JAN), 1–13. <https://doi.org/10.3389/fphys.2015.00427>
- Keen, A. N., Klaiman, J. M., Shiels, H. A., & Gillis, T. E. (2017). Temperature-induced cardiac remodelling in fish. En *Journal of Experimental Biology* (Vol. 220, Número 2, pp. 147–160). Company of Biologists Ltd. <https://doi.org/10.1242/jeb.128496>
- Kent, J., Koban, M., & Ladd Prosser, C. (1988). Journal of Comparative ~o~m Cold-acclimation-induced protein hypertrophy in channel catfish and green sunfish. En *J Comp Physiol B* (Vol. 158).
- Kim, C. S., Coyne, M. D., & Gwathmey, J. K. (2000). Voltage-dependent calcium channels in ventricular cells of rainbow trout: effect of temperature changes in vitro. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 278(6), R1524–R1534. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.2000.278.6.R1524>
- Klabunde Richard E. (2005). *Cardiovascular Physiology Concepts* (Lippincott Williams & Wilkins, Ed.).
- Klaiman, J. M., Pyle, W. G., & Gillis, T. E. (2014). Cold acclimation increases cardiac myofilament function and ventricular pressure generation in trout. *Journal of Experimental Biology*. <https://doi.org/10.1242/jeb.109041>
- Kleiger, R. E., Stein, P. K., & Bigger, J. T. (2005). Heart Rate Variability: Measurement and Clinical Utility. *Annals of Noninvasive Electrocardiology*, 10(1), 88–101. <https://doi.org/10.1111/j.1542-474X.2005.10101.x>
- Kolwicz, S. C., Purohit, S., & Tian, R. (2013). Cardiac Metabolism and its Interactions With Contraction, Growth, and Survival of Cardiomyocytes. *Circulation Research*, 113(5), 603–616. <https://doi.org/10.1161/CIRCRESAHA.113.302095>
- Korsmeyer, K. E., Lai, N. C., Shadwick, R. E., & Graham, J. B. (1997). Heart Rate and Stroke Volume Contributions to Cardiac Output in Swimming Yellowfin Tuna: Response to Exercise and Temperature. *Journal of Experimental Biology*, 200(14), 1975–1986. <https://doi.org/10.1242/jeb.200.14.1975>
- Kraskura, K., Hardison, E. A., & Eliason, E. J. (2023). Body size and temperature affect metabolic and cardiac thermal tolerance in fish. *Scientific Reports*, 13(1), 17900. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-44574-w>
- Lafontant, P. J., Behzad, A. R., Brown, E., Landry, P., Hu, N., & Burns, A. R. (2013). Cardiac Myocyte Diversity and a Fibroblast Network in the Junctional Region of the Zebrafish Heart Revealed by Transmission and Serial Block-Face Scanning Electron Microscopy. *PLoS ONE*, 8(8). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0072388>
- Landstrom, A. P., Dobrev, D., & Wehrens, X. H. T. (2017). Calcium Signaling and Cardiac Arrhythmias. *Circulation Research*, 120(12), 1969–1993. <https://doi.org/10.1161/CIRCRESAHA.117.310083>
- Lanfranchi, P. A., & Somers, V. K. (2011). Cardiovascular Physiology. En *Principles and Practice of Sleep Medicine* (pp. 226–236). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-1-4160-6645-3.00020-7>
- Lillywhite, H. B., Zippel, K. C., & Farrell, A. P. (1999). Resting and maximal heart rates in ectothermic vertebrates. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 124(4), 369–382. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(99\)00129-4](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(99)00129-4)
- Lopez-Lopez, E., & Diaz-Pardo, E. (1991). Cambios distribucionales en los peces del río de La Laja (Cuenca Río Lerma), por efecto de disturbios ecológicos.

- Lund, M., Krudtaa Dahle, M., Timmerhaus, G., Alarcon, M., Powell, M., Aspehaug, V., Rimstad, E., & Jørgensen, S. M. (2017). Hypoxia tolerance and responses to hypoxic stress during heart and skeletal muscle inflammation in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *PLOS ONE*, 12(7), e0181109. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0181109>
- Macías García, C., & de Perera, T. (2002). Ultraviolet-based female preferences in a viviparous fish. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52(1), 1–6. <https://doi.org/10.1007/s00265-002-0482-2>
- Mandic, M., & Regan, M. D. (2018). Can variation among hypoxic environments explain why different fish species use different hypoxic survival strategies? *Journal of Experimental Biology*, 221(21). <https://doi.org/10.1242/jeb.161349>
- Marques, I. J., Leito, J. T. D., Spaink, H. P., Testerink, J., Jaspers, R. T., Witte, F., van den Berg, S., & Bagowski, C. P. (2008). Transcriptome analysis of the response to chronic constant hypoxia in zebrafish hearts. *Journal of Comparative Physiology B*, 178(1), 77–92. <https://doi.org/10.1007/s00360-007-0201-4>
- Martínez Hernández María Guadalupe. (2018). Efecto de la turbidez en el comportamiento de selección sexual de *Girardinichthys multiradiatus*, (Meek, 1904) (Pisces: Goodeidae) en la Microcuenca Toluca-Ixtlahuaca [UAEM]. http://ri.uaemex.mx/bitstream/handle/20.500.11799/105857/2018_Marti%CC%81nez%20Herna%CC%81ndez-Mari%CC%81a%20Guadalupe_TESIS_DE_LICENCIATURA_SinVotosyDedicatorias.pdf?sequence=1&isAllowed=y
- Mason, S. A., & MacLeod, K. T. (2009). Cardiac action potential duration and calcium regulation in males and females. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 388(3), 565–570. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2009.08.050>
- Medugorac, I. (1982). Characterization of intramuscular collagen in the mammalian left ventricle*). En *Basic Res. Cardiol* (Vol. 77).
- Méndez, P. M. (2016). Morfología branquial de *Girardinichthys multiradiatus* y *Goodea atripinnis* en dos cuerpos de agua. Universidad Autónoma del Estado de México, .
- Meng, Y., Wang, G., Xiong, D., Liu, H., Liu, X., Wang, L., & Zhang, J. (2018). Geometric Morphometric Analysis of the Morphological Variation among Three Lenoks of Genus *Brachymystax* in China. *Pakistan Journal of Zoology*, 50(3), 885–895. <https://doi.org/10.17582/journal.pjz/2018.50.3.885.895>
- Miguel-Aliaga, I. (2022). Let's talk about (biological) sex. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 23(4), 227–228. <https://doi.org/10.1038/s41580-022-00467-w>
- Miller, R. R., & Fitzsimons, J. M. (1971). *Ameca splendens*, a New Genus and Species of Goodeid Fish from Western México, with Remarks on the Classification of the Goodeidae. *Copeia*, 1971(1), 1. <https://doi.org/10.2307/1441593>
- Miller, R. R., Minckley, W. L., & Norris, S. (2005). *Freshwater fishes of México*. Chicago.
- Miller, R. R., & Smith M. L. (1986). *Origin and geography of the fishes of central Mexico*. (John Wiley and Sons, Ed.).
- Misquitta, C. M., Mack, D. P., & Grover, A. K. (1999). Sarco/endoplasmic reticulum Ca²⁺-(SERCA)-pumps: link to heart beats and calcium waves. *Cell Calcium*, 25(4), 277–290. <https://doi.org/10.1054/ceca.1999.0032>
- Moss, A. J. (2010). Gender Differences in ECG Parameters and Their Clinical Implications. *Annals of Noninvasive Electrocardiology*, 15(1), 1–2. <https://doi.org/10.1111/j.1542-474X.2009.00345.x>
- Moss, A. J., & Kass, R. S. (2005). Long QT syndrome: from channels to cardiac arrhythmias. *The Journal of clinical investigation*, 115(8), 2018–2024. <https://doi.org/10.1172/JCI25537>
- Mousavi, S. E., & Patil, J. G. (2020). Light-cardiogram, a simple technique for heart rate determination in adult zebrafish, *Danio rerio*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 246, 110705. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2020.110705>
- Mousavi, S. E., Purser, G. J., & Patil, J. G. (2021). Embryonic Onset of Sexually Dimorphic Heart Rates in the Viviparous Fish, *Gambusia holbrooki*. *Biomedicine*, 9(2), 165. <https://doi.org/10.3390/biomedicine9020165>
- Navarrete-Salgado, N. A., Cedillo-Díaz, B. E., Contreras-Rivero, G., & Elías-Fernández, G. (2007). Crecimiento, reproducción y supervivencia de *Girardinichthys multiradiatus* (Pisces, Goodeidae)

- en el embalse San Miguel Arco, Estado de México. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 13(1), 15–21. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=62913102>
- Nelson, J. S., Grande, T. C., & Wilson, M. V. H. (2016). *Fishes of the World*. Wiley. <https://doi.org/10.1002/9781119174844>
- Nesterov, S. V., Nesterov, V. P., & Burdygin, A. I. (2005). The effect of respiratory frequency on heart rate variability. *Doklady Biological Sciences*, 400(1–6), 25–27. <https://doi.org/10.1007/s10630-005-0033-x>
- Nijenkamp, L. L. A. M., Bollen, I. A. E., Niessen, H. W. M., dos Remedios, C. G., Michels, M., Poggesi, C., Ho, C. Y., Kuster, D. W. D., & van der Velden, J. (2020). Sex-specific cardiac remodeling in early and advanced stages of hypertrophic cardiomyopathy. *PLOS ONE*, 15(5), e0232427. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0232427>
- Nosedá, V., Chiesa, F., & Marchetti, R. (1962). Intracardiac electrocardiography in fishes. *Experientia*, 18(8), 380–381. <https://doi.org/10.1007/BF02172263>
- Nyboer, E. A., & Chapman, L. J. (2018). Cardiac plasticity influences aerobic performance and thermal tolerance in a tropical, freshwater fish at elevated temperatures. *Journal of Experimental Biology*, 221(15). <https://doi.org/10.1242/jeb.178087>
- Olson, K. R. (2011). Design and physiology of arteries and veins | Branchial Anatomy. In *Encyclopedia of Fish Physiology* (Vol. 2, pp. 1095–1103). Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374553-8.00048-4>
- Orlando, K., & Pinder, A. W. (1994). Larval Cardiorespiratory Ontogeny and Allometry in *Xenopus laevis*. <http://www.journals.uchicago.edu/t-and-c>
- Ostlund, E. (1954). The distribution of catechol amines in lower animals and their effect on the heart. *Acta physiologica Scandinavica. Supplementum*, 31(112), 1–67.
- Park, P. J., Aguirre, W. E., Spikes, D. A., & Miyazaki, J. M. (2013). Landmark-Based Geometric Morphometrics: What Fish Shapes Can Tell Us about Fish Evolution (Vol. 34). <http://www.ableweb.org/volumes/vol-34/park/supplement.htm>
- Paulo-Maya, E. S.-G., J., López-López, E., Serna-Hernández, J. A., & Not Available, N. A. (1999). ENVIRONMENTAL AUDITING: Change in Fish Fauna as Indication of Aquatic Ecosystem Condition in Río Grande de Morelia & Lago de Cuitzeo Basin, Mexico. *Environmental Management*, 24(1), 133–140. <https://doi.org/10.1007/s002679900221>
- Perakende, A. (2023, febrero 23). What Is a Faraday Cage? How Does It Work? Where Is It Used? <https://www.aydemperakende.com.tr/en/blog/what-is-a-faraday-cage-how-does-it-work-where-is-it-used>.
- Pérez-Guerra, D. (2017). Variación morfológica inducida por dos tipos de dieta en *Girardinichthys multiradiatus* especie vulnerable del Alto Lerma, Estado de México. Universidad Autónoma del Estado de México.
- Pieperhoff, S., Bennett, W., & Farrell, A. P. (2009). The intercellular organization of the two muscular systems in the adult salmonid heart, the compact and the spongy myocardium. *Journal of Anatomy*, 215(5), 536–547. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7580.2009.01129.x>
- Poppe, T., Johansen, R., Gunnes, G., & Tørud, B. (2003). Heart morphology in wild and farmed Atlantic salmon *Salmo salar* and rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *Diseases of Aquatic Organisms*, 57, 103–108. <https://doi.org/10.3354/dao057103>
- Poupa, O., & Lindström, L. (1983). Comparative and scaling aspects of heart and body weights with reference to blood supply of cardiac fibers. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 76(3), 413–421. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(83\)90441-3](https://doi.org/10.1016/0300-9629(83)90441-3)
- Prajapati, C., Koivumäki, J., Pekkanen-Mattila, M., & Aalto-Setälä, K. (2022). Sex differences in heart: from basics to clinics. *European Journal of Medical Research*, 27(1), 241. <https://doi.org/10.1186/s40001-022-00880-z>
- Priede, I. G. (1976). Functional morphology of the bulbus arteriosus of rainbow trout (*Salmo gairdneri* Richardson). *Journal of Fish Biology*, 9(3), 209–216. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1976.tb04674.x>
- Qiao, L., Chen, X., Ren, B., Poopal, R.-K., Zhao, R., & Ren, Z. (2021). The specification of zebrafish (*Danio rerio*) heart electrocardiogram index characteristic responses to different types of pollutants. *Chemosphere*, 267, 129199. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2020.129199>

- Qiao, Q., Le Manach, S., Sotton, B., Huet, H., Duvernois-Berthet, E., Paris, A., Duval, C., Ponger, L., Marie, A., Blond, A., Mathéron, L., Vinh, J., Bolbach, G., Djediat, C., Bernard, C., Ebery, M., & Marie, B. (2016). Deep sexual dimorphism in adult medaka fish liver highlighted by multi-omic approach. *Scientific Reports*, 6(1), 32459. <https://doi.org/10.1038/srep32459>
- Ragheb, E. (2023). Length-weight relationship and well-being factors of 33 fish species caught by gillnets from the Egyptian Mediterranean waters off Alexandria. *The Egyptian Journal of Aquatic Research*, 49(3), 361–367. <https://doi.org/10.1016/j.ejar.2023.01.001>
- Rajagopal, V., Bass, G., Walker, C. G., Crossman, D. J., Petzer, A., Hickey, A., Siekmann, I., Hoshijima, M., Ellisman, M. H., Crampin, E. J., & Soeller, C. (2015). Examination of the Effects of Heterogeneous Organization of RyR Clusters, Myofibrils and Mitochondria on Ca²⁺ Release Patterns in Cardiomyocytes. *PLOS Computational Biology*, 11(9), e1004417. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1004417>
- Ramírez Carrillo, E., & Macías García, C. (2015). Limited options for native goodeid fish simultaneously confronted to climate change and biological invasions. *Biological Invasions*, 17(1), 245–256. <https://doi.org/10.1007/s10530-014-0723-0>
- Randall, D. J. (1968). Functional Morphology of the Heart in Fishes. *American Zoologist*, 8(2), 179–189. <https://doi.org/10.1093/icb/8.2.179>
- Rantin, F. T., Kalinin, A. L., & Monteiro, D. A. (2019). The cardiovascular system. En *Biology and Physiology of Freshwater Neotropical Fish* (pp. 185–216). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-815872-2.00009-9>
- Rantin, F. T., Kalinin, A. L., & Monteiro, D. A. (2020). The cardiovascular system. En *Biology and Physiology of Freshwater Neotropical Fish* (pp. 185–216). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-815872-2.00009-9>
- Reifers, F., Walsh, E. C., Léger, S., Stainier, D. Y. R., & Brand, M. (2000). Induction and differentiation of the zebrafish heart requires fibroblast growth factor 8 (fgf8/acerebellar). *Development*, 127(2), 225–235. <https://doi.org/10.1242/dev.127.2.225>
- Rohlf, F. (2005). Geometric morphometrics simplified. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(1), 13–14. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.08.005>
- Rohlf, F. J. (1993). RELATIVE WARP ANALYSIS AND AN EXAMPLE OF ITS APPLICATION TO MOSQUITO WINGS.
- Rohlf, F. J., Loy, A., & Corti, M. (1996). Morphometric Analysis of Old World Talpidae (Mammalia, Insectivora) Using Partial-Warp Scores. *Systematic Biology*, 45(3), 344–362. <https://doi.org/10.1093/sysbio/45.3.344>
- Sanchez-Quintana, D., Garcia-Martinez, V., Climent, V., & Hurlé, J. M. (1995). Morphological analysis of the fish heart ventricle: Myocardial and connective tissue architecture in teleost species. *Annals of Anatomy*, 177(3), 267–274. [https://doi.org/10.1016/S0940-9602\(11\)80198-6](https://doi.org/10.1016/S0940-9602(11)80198-6)
- Sanchez-Quintana, D., García-Martínez, V., Climent, V., & Hurlé, J. M. (1996). Myocardial fiber and connective tissue architecture in the fish heart ventricle. *The Journal of Experimental Zoology*, 275(2–3), 112–124. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-010X\(19960601/15\)275:2/3<112::AID-JEZ5>3.0.CO;2-G](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-010X(19960601/15)275:2/3<112::AID-JEZ5>3.0.CO;2-G)
- Santer, R. M. (1985). *Morphology and Innervation of the Fish Heart* (Vol. 89). Springer Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-70135-1>
- Santer, R. M., Greer Walker, M., Emerson, L., & Witthames, P. R. (1983). On The Morphology Of The Heart Ventricle In Marine Teleost Fish (Teleostei). En *Biochem. Physiol* (Vol. 76, Número 3).
- SANTER, R. M., & WALKER, M. G. (1980). Morphological studies on the ventricle of teleost and elasmobranch hearts. *Journal of Zoology*, 190(2), 259–272. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1980.tb07771.x>
- Santer, R. M., Walker, M. G., Emerson, L., & Witthames, P. R. (1983). On the morphology of the heart ventricle in marine teleost fish (teleostei). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 76(3), 453–457. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(83\)90445-0](https://doi.org/10.1016/0300-9629(83)90445-0)
- Satchell, G. H. (1970). A functional appraisal of the fish heart. *Federation proceedings*, 29(3), 1120–1123.
- Satchell, G. H. (1991). *Physiology and Form of Fish Circulation*. En *Physiology and Form of Fish Circulation*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511983719>

- Schwartz, P. J., Crotti, L., & Insolia, R. (2012). Long-QT Syndrome. *Circulation: Arrhythmia and Electrophysiology*, 5(4), 868–877. <https://doi.org/10.1161/CIRCEP.111.962019>
- Sessa, F., Anna, V., Messina, G., Cibelli, G., Monda, V., Marsala, G., Ruberto, M., Biondi, A., Cascio, O., Bertozzi, G., Pisanelli, D., Maglietta, F., Messina, A., Mollica, M. P., & Salerno, M. (2018). Heart rate variability as predictive factor for sudden cardiac death. *Aging*, 10(2), 166–177. <https://doi.org/10.18632/aging.101386>
- Shiels, H. A. (2011). Design And Physiology Of The Heart | Cardiac Excitation–Contraction Coupling: Routes of Cellular Calcium Flux. En *Encyclopedia of Fish Physiology* (Vol. 2, pp. 1045–1053). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374553-8.00175-1>
- Shiels, H. A. (2017). Cardiomyocyte Morphology and Physiology. En *Fish Physiology* (1a ed., Vol. 36, pp. 55–98). Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/bs.fp.2017.04.001>
- Simonson, E., Blackburn, H., Puchner, T. C., Eisenberg, P., Ribeiro, F., & Meja, M. (1960). Sex Differences in the Electrocardiogram. *Circulation*, 22(4), 598–601. <https://doi.org/10.1161/01.CIR.22.4.598>
- Singleman, C., & Holtzman, N. G. (2011). Heart Dissection in Larval, Juvenile and Adult Zebrafish. *Journal of Visualized Experiments*, 55. <https://doi.org/10.3791/3165>
- Slice, D. E. (2007). Geometric morphometrics. En *Annual Review of Anthropology* (Vol. 36, pp. 261–281). <https://doi.org/10.1146/annurev.anthro.34.081804.120613>
- Staudt, D., & Stainier, D. (2012). Uncovering the Molecular and Cellular Mechanisms of Heart Development Using the Zebrafish. *Annual Review of Genetics*, 46(1), 397–418. <https://doi.org/10.1146/annurev-genet-110711-155646>
- Summerhill, V. I., Moschetta, D., Orekhov, A. N., Poggio, P., & Myasoedova, V. A. (2020). Sex-specific features of calcific aortic valve disease. En *International Journal of Molecular Sciences* (Vol. 21, Número 16, pp. 1–19). MDPI AG. <https://doi.org/10.3390/ijms21165620>
- Tang, J. L. Y., Guo, Y., Stockdale, W. T., Rana, K., Killen, A. C., Mommersteeg, M. T. M., & Yamamoto, Y. (2018). The developmental origin of heart size and shape differences in *Astyanax mexicanus* populations. *Developmental Biology*, 441(2), 272–284. <https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2018.06.009>
- Thibault, R. E., & Schultz, R. J. (1978). REPRODUCTIVE ADAPTATIONS AMONG VIVIPAROUS FISHES (CYPRINODONTIFORMES: POECILIIDAE). *Evolution*, 32(2), 320–333. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1978.tb00648.x>
- Tiitu, V., & Vornanen, M. (2002). Regulation of cardiac contractility in a cold stenothermal fish, the burbot *Lota lota* L. *Journal of Experimental Biology*, 205(11), 1597–1606. <https://doi.org/10.1242/jeb.205.11.1597>
- Tiitu, V., & Vornanen, M. (2003). Does different thyroid state effect on the contractility of the cardiac muscle of eurythermal fish species, rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*, Walbaum)? En *Journal of Thermal Biology* (Vol. 28).
- Torres, O. B. R. (1991). *Los peces de México* (A. México, Ed.).
- Tota, B. (1989). Myoarchitecture and Vascularization of the Elasmobranch Heart Ventricle. En *THE JOURNAL OF EXPERIMENTAL ZOOLOGY SUPPLEMENT*.
- Tota, B., Cimini, V., Salvatore, G., & Zummo, G. (1983). Comparative Study of the Arterial and Lacunary Systems of the Ventricular Myocardium of Elasmobranch and Teleost Fishes. En *THE AMERICAN JOURNAL OF ANATOMY* (Vol. 167).
- Uyeno, T., Miller, R. R., & Fitzsimons, J. M. (1983). Karyology of the Cyprinodontoid Fishes of the Mexican Family Goodeidae. *Copeia*, 1983(2), 497. <https://doi.org/10.2307/1444395>
- Uygur, A., & Lee, R. T. (2016). Mechanisms of Cardiac Regeneration. *Developmental Cell*, 36(4), 362–374. <https://doi.org/10.1016/j.devcel.2016.01.018>
- Varghese, A. (2016). Reciprocal Modulation of IK1–INa Extends Excitability in Cardiac Ventricular Cells. *Frontiers in Physiology*, 7. <https://doi.org/10.3389/fphys.2016.00542>
- Vázquez, G., Castro, T., Hernández, A., Castro, J., & De Lara, R. (2013). Comparación del efecto anestésico del aceite de clavo, solución salina y solución coloidal en juveniles de *Chirostoma jordani* (Woolman, 1894). *Archivos de medicina veterinaria*, 45(1), 59–66. <https://doi.org/10.4067/S0301-732X2013000100010>
- Vázquez-Gutiérrez, F. (1993). Desarrollo industrial de las cuencas en México. *Curso de Limnología Aplicada*. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. *Curso de Limnología Aplicada*, 34–39.

- Vornanen, M. (2011). DESIGN AND PHYSIOLOGY OF THE HEART | Action Potential of the Fish Heart. En Encyclopedia of Fish Physiology (Vol. 2, pp. 1038–1044). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374553-8.00174-X>
- Vornanen, M., & Hassinen, M. (2016). Zebrafish heart as a model for human cardiac electrophysiology. *Channels*, 10(2), 101–110. <https://doi.org/10.1080/19336950.2015.1121335>
- Vornanen, M., Haverinen, J., & Egginton, S. (2013). Acute heat tolerance of cardiac excitation in the brown trout (*Salmo trutta fario*). *Journal of Experimental Biology*. <https://doi.org/10.1242/jeb.091272>
- Vornanen, M., Shiels, H. A., & Farrell, A. P. (2002). Plasticity of excitation-contraction coupling in fish cardiac myocytes. En *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* (Vol. 132).
- Wang, L. W., Huttner, I. G., Santiago, C. F., Kesteven, S. H., Yu, Z.-Y., Feneley, M. P., & Fatkin, D. (2017). Standardized echocardiographic assessment of cardiac function in normal adult zebrafish and heart disease models. *Disease models & mechanisms*, 10(1), 63–76. <https://doi.org/10.1242/dmm.026989>
- White, S. J., Houslay, T. M., & Wilson, A. J. (2019). Evolutionary genetics of personality in the Trinidadian guppy II: sexual dimorphism and genotype-by-sex interactions. *Heredity*, 122(1), 15–28. <https://doi.org/10.1038/s41437-018-0083-0>
- Woodhead, A. D. (1984). Aging changes in the heart of a poeciliid fish, the guppy *Poecilia reticulatus*. *Experimental Gerontology*, 19(6), 383–391. [https://doi.org/10.1016/0531-5565\(84\)90048-2](https://doi.org/10.1016/0531-5565(84)90048-2)
- Wootton, R. J. (1989). Ecology of Teleost Fishes. En *Ecology of Teleost Fishes*. Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-94-009-0829-1>
- Wourms, J. P. (1981). Viviparity: The Maternal-Fetal Relationship in Fishes. *American Zoologist*, 21(2), 473–515. <https://doi.org/10.1093/icb/21.2.473>
- Zhao, C. S., Shao, N. F., Yang, S. T., Xiang, H., Lou, H. Z., Sun, Y., Yang, Z. Y., Zhang, Y., Yu, X. Y., Zhang, C. B., & Yu, Q. (2018). Identifying the principal driving factors of water ecosystem dependence and the corresponding indicator species in a pilot City, China. *Journal of Hydrology*, 556, 488–499. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2017.11.031>
- Zhao, Y., James, N. A., Beshay, A. R., Chang, E. E., Lin, A., Bashar, F., Wassily, A., Nguyen, B., & Nguyen, T. P. (2021). Adult zebrafish ventricular electrical gradients as tissue mechanisms of ECG patterns under baseline vs. oxidative stress. *Cardiovascular Research*, 117(8), 1891–1907. <https://doi.org/10.1093/cvr/cvaa238>
- Zhao, Y., Yun, M., Nguyen, S. A., Tran, M., & Nguyen, T. P. (2019). In Vivo Surface Electrocardiography for Adult Zebrafish. *Journal of Visualized Experiments*, 2019(150). <https://doi.org/10.3791/60011>