

35 00381



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS**

**METABOLISMO ENERGETICO DEL
CAMARÓN BLANCO DEL PACÍFICO**

Litopenaeus vannamei

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTOR EN CIENCIAS (BIOLOGÍA)

P R E S E N T A

JESÚS TRINIDAD PONCE PALAFOX

DIRECTOR DE TESIS:

DR. CARLOS A. MARTINEZ PALACIOS.

MÉXICO D.F.

SEPTIEMBRE 2002

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

DEDICATORIA

A mi madre María C. Palafox Mendoza quien me dio la vida y la disciplina para lograr lo que tengo y continuar en busca de la verdad.

A mi padre Moisés Ponce Cortez (Finado) por que su meta se cumplió.

A mis hijos:

Jesús Kalebd

David Jesús

Carlos Moises

Diana Gabriela

Por quienes me dan la fuerza y me muestran la grandeza de dios y la naturaleza.

Te doy las gracias a ti, Dios señor y creador nuestro, por que me dejas ver la belleza de tu creación, y me regocijo con las obras de tus manos. Mira, ya he concluido la obra a la que me sentí llamado; he cultivado el talento que Tu me diste; he proclamado la magnificencia de tus obras a los hombres que lean estas demostraciones, en la medida en que pudo abarcarla la limitación de mi espíritu.

Kepler

AGRADECIMIENTOS

Le agradezco en especial al Dr. Carlos Martínez Palacios de la Universidad Michoacana y al Dr. Lindsay G. Ross de la Universidad de Stirling por la dirección y codirección de esta Tesis, respectivamente.

Muchos agradecimientos al Dr. Carlos Rosas por sus consejos, sugerencias y aportes en la escritura final de la tesis. Así como a los demás integrantes del comité tutorial:

Dr. Luis Soto
Dr. Walter Ritter
Dr. Fernando Alvarez Noguera
Dra. Gabriela Gaxiola
Dr. Jaime Vernon Carter.

por la revisión y recomendaciones a este trabajo y por su amistad y confianza.

La investigación se llevo a cabo con el apoyo de cuatro instituciones académicas de importancia regional e internacional de nuestro país.

Agradezco en primera instancia el apoyo recibido laboralmente por la Universidad Autónoma del Estado de Morelos, que sin el no hubiera sido posible presentar esta disertación.

En segundo lugar le agradezco al Centro de Investigaciones en Alimentación y Desarrollo A.C. Unidad Mazatlán en Acuicultura y Medio Ambiente, haberme dado las condiciones e infraestructura para la realización de este trabajo.

En tercer lugar le agradezco a la Universidad Autónoma de Nayarit por brindarme el apoyo para la escritura del documento final.

Por último le agradezco al Instituto de Acuicultura de la Universidad de Stirling en Escocia, por haberme facilitado la asesoría y guía de esta investigación.

Además les agradezco por lo apoyos económicos recibidos para la realización de este trabajo al:

Programa de Becas de Doctorado dentro del convenio
SEP-DIGICSA-UAEM, y;

Programa de estímulos al personal académico del CIAD A.C.

4.CONTENIDO	PAGINAS
Dedicatoria	i
Agradecimientos	i
1. Resumen	1
2. Abstract	2
3. Prefacio	3
4. Contenido	4
I. INTRODUCCIÓN GENERAL	5
II. CRECIMIENTO Y SUPERVIVENCIA	15
2.1 El efecto de la temperatura y la salinidad sobre el crecimiento y supervivencia de juveniles	12
III. TASA METABÓLICA	41
3. 1 El efecto de la temperatura y la salinidad sobre el consumo de oxígeno.	45
3.2 El efecto del nivel de proteína y lípidos sobre el metabolismo respiratorio, acción dinámica específica y excreción nitrogenada.	78
IV. BALANCE ENERGÉTICO	116
V. DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES	155
VI. LITERATURA CITADA	171
VII. ANEXOS	188

1. RESUMEN

Para entender el potencial ecológico económico de los crustáceos decápodos es necesario comprender la interacción entre la respuesta fisiológica y su ambiente. La estimación del flujo de energía en ecosistemas acuáticos requiere de información sobre las tasas de alimentación, crecimiento y metabolismo. Tales datos son esenciales para estimar la eficiencia de transferencia y la tasa en la cual la materia orgánica de productores es transformada dentro de los tejidos del organismo disponible para los niveles tróficos superiores.

La literatura sobre la fisiología de los crustáceos es extensa, sin embargo existen pocas investigaciones en camarones de importancia comercial en las especies nativas del Pacífico del Continente Americano, respecto a la distribución del balance energético, en los diferentes estadios de su ciclo de vida. Por lo tanto la finalidad del presente trabajo fue estudiar algunos aspectos del metabolismo energético del camarón bajo condiciones de laboratorio. Para llevar a cabo lo anterior el trabajo se dividió en tres capítulos: crecimiento y supervivencia, tasa metabólica y balance energético.

El metabolismo, crecimiento, supervivencia y utilización de la energía fueron estudiados a diferentes temperaturas, salinidades y varios niveles de proteína y lípidos en la dieta. Se utilizaron organismos silvestres y cultivados en estadios de postlarva, juvenil y adulto. (0.5 a 40 g).

El gasto energético para juveniles de *L. vannamei* fue calculado para:

a) Proteína :

$$20\%: 100 (I) = 40.4(M) + 51.6(P) + 2.0(U) + 05.8(H)$$

$$30\%: 100 (I) = 60.3(M) + 26.9(P) + 3.0(U) + 09.8(H)$$

$$40\%: 100 (I) = 72.0(M) + 13.3(P) + 5.0(U) + 10.1(H)$$

$$50\%: 100 (I) = 73.3(M) + 14.2(P) + 5.0(U) + 07.1(H)$$

b) lípidos:

$$2\%: 100 (I) = 43.2(M) + 47.5(P) + 4.3(U) + 05.1(H)$$

$$4\%: 100 (I) = 44.5(M) + 37.3(P) + 3.6(U) + 14.6(H)$$

$$8\%: 100 (I) = 54.3(M) + 23.5(P) + 3.7(U) + 18.6(H)$$

$$16\%: 100 (I) = 47.6(M) + 29.6(P) + 2.7(U) + 20.0(H)$$

donde: I = ingestión; M = metabolismo; P = campo de crecimiento; U = excreción no fecal ; y H= excreción fecal.

El balance energético muestra que los juveniles del camarón blanco tienen una mayor eficiencia energética que otros camarones nativos, por utilizar una mayor proporción de la energía bruta ingerida para crecimiento y metabolismo. Las eficiencias de conversión de alimento, energía digestible y crecimiento fueron comparativamente mayores que otros camarones.

2. ABSTRACT

In order to understand the ecological and economical potential of the crustaceans it is necessary to understand the interaction between their physiologic and the environment. The estimate of the flow of energy in aquatic ecosystems requires of information on the rate of feeding, growth and metabolism. These data are essential in order to calculate the efficiency of transfer and the ratio in which the organic material of producers is transformed in available biomass for the bigger trophic levels.

The literature on the physiology of the crustaceans is extensive. There are few investigations in shrimps of commercial importance in the native species of the Pacific of the American Continent, on the distribution of the energy balance, in the several stadiums of their cycle of life. The purpose of the present work was to study the energy metabolism of the shrimp under conditions of laboratory. In order to carry out the study it carried off in three chapters: growth and survival, metabolic rate and energy balance.

Metabolism, growth, survival and energy utilization of white shrimp were studied at different temperature, salinity and several levels of protein and lipid. Experimental organisms included wild and cultured postlarvae, juveniles and adults shrimp (0.5 to 40 g)

Energy budgets for juvenile of *L. vannamei* were calculated as:

c) for protein:

$$20\%: 100 (I) = 40.4(M) + 51.6(G) + 2.0(U) + 05.8(F)$$

$$30\%: 100 (I) = 60.3(M) + 26.9(G) + 3.0(U) + 09.8(F)$$

$$40\%: 100 (I) = 72.0(M) + 13.3(G) + 5.0(U) + 10.1(F)$$

$$50\%: 100 (I) = 73.3(M) + 14.2(G) + 5.0(U) + 07.1(F)$$

d) for lipid:

$$2\%: 100 (I) = 43.2(M) + 47.5(G) + 4.3(U) + 05.1(F)$$

$$4\%: 100 (I) = 44.5(M) + 37.3(G) + 3.6(U) + 14.6(F)$$

$$8\%: 100 (I) = 54.3(M) + 23.5(G) + 3.7(U) + 18.6(F)$$

$$16\%: 100 (I) = 47.6(M) + 29.6(G) + 2.7(U) + 20.0(F)$$

were: **I** = ingestion; **M** = metabolism; **G** = growth; **U** = nonfecal excretion; and **F** = fecal excretion.

The budgets suggest that white shrimp juveniles have higher energetic efficiency than other shrimp by using a proportionally large portion of the total gross energy ingested for growth and metabolism than for excretion. Their feed conversion, assimilation and growth efficiencies were comparatively higher than for other shrimp.

3. PREFACIO

De acuerdo con Ziman ¹, "un doctorado requiere la exitosa terminación de una modesta pero original obra de investigación, cuya constancia es una tesis o una disertación". El objetivo de este documento, denominado tesis doctoral, es proporcionar la evidencia de que durante el proceso de formación en los estudios de nivel de doctorado, se han obtenido por parte del sustentante, los atributos que le permiten obtener el grado correspondiente.

El tema central que se aborda en esta tesis, es el metabolismo animal, la respuesta de los camarones a las diferentes condiciones de temperatura y salinidad, y el balance energético bajo diferentes condiciones de proteína y lípidos en la dieta. Lo anterior pretende generar el conocimiento básico de la capacidad de respuesta de los camarones a adaptados a las condiciones dinámicas de los sistemas lagunar-estuarinos.

Esto ha llevado, a través de múltiples generaciones, al perfeccionamiento de las habilidades que les permiten acoplarse exitosamente a su medio ambiente. Sin embargo, bajo condiciones de cultivo las tendencias de la camaronicultura presionan a los acuicultores a obtener una mayor producción en términos económicos, y los estimulan a la sustitución de los biotipos regionales, por desconocimiento de su respuesta fisiológica.

Si bien no tienen la capacidad productiva de las nuevas razas, han demostrado una mayor capacidad de respuesta ante las condiciones ambientales de su entorno, las cuales para las razas emergentes, imponen condiciones de adversidad en términos fisiológicos.

La tesis planteada, es que los biotipos originarios poseen respuestas que les permiten una mayor eficiencia fisiológica a las condiciones características del Pacífico Norte y que su sustitución indiscriminada por razas con reducido repertorio de información ambiental, puede provocar una importante pérdida de recursos genéticos y ocasionar con el tiempo mayores problemas a la industria camaronícola.

I. INTRODUCCIÓN GENERAL

Los camarones peneidos han sido explotados en las lagunas costeras de México varias décadas. Desde 1926 los pescadores han trabajado en cooperativas (Blake *et al.*, 1980). Se han descrito para estos crustáceos cinco estadios planctónicos de nauplio, tres de protozoa y tres de mysis. El estadio de postlarva habita en el fondo (Fig. 1), usualmente en aguas superficiales (Edwards, 1978). Para las especies de camarones peneidos de la costa del Pacífico Mexicano los primeros estadios se encuentran entre 5 y 11 mm de longitud de acuerdo a la especie (Ortega y Nuñez, 1975). El crecimiento de juvenil a adulto es completado en un año y el desove ocurre en aguas costeras. Las hembras pueden producir hasta 10^6 huevos en cada desove (Wickins, 1976). Los machos miden de 140 a 200 mm de longitud total y las hembras de 160 a 240 mm al primer desove (Chavez, 1973). La biología de *L. vannamei* ha sido descrita por Barreiro (1970). Su alimentación es principalmente de pequeños crustáceos, poliquetos, micro y meiofauna por lo general asociados a detritus (Hall, 1962).

El camarón blanco desova en el océano con picos en marzo/abril, junio/julio y septiembre/octubre (Edwards, 1978). Las postlarvas tienen una fase de crecimiento juvenil en las lagunas costeras y son encontradas en los esteros y lagunas con tres picos de abundancia que corresponden a los picos de desove en el océano (Macias, 1973). El paso y dispersión de las postlarvas a los esteros y lagunas es muy rápido, y solo tarda pocos días. Los datos de captura de

pequeños juveniles sugieren que la migración de postlarvas ocurre en lotes durante un periodo largo y la identidad de esos lotes ha sido relacionada con las modas de la distribución de frecuencias de longitud de camarones juveniles (Menz y Bowers, 1980).

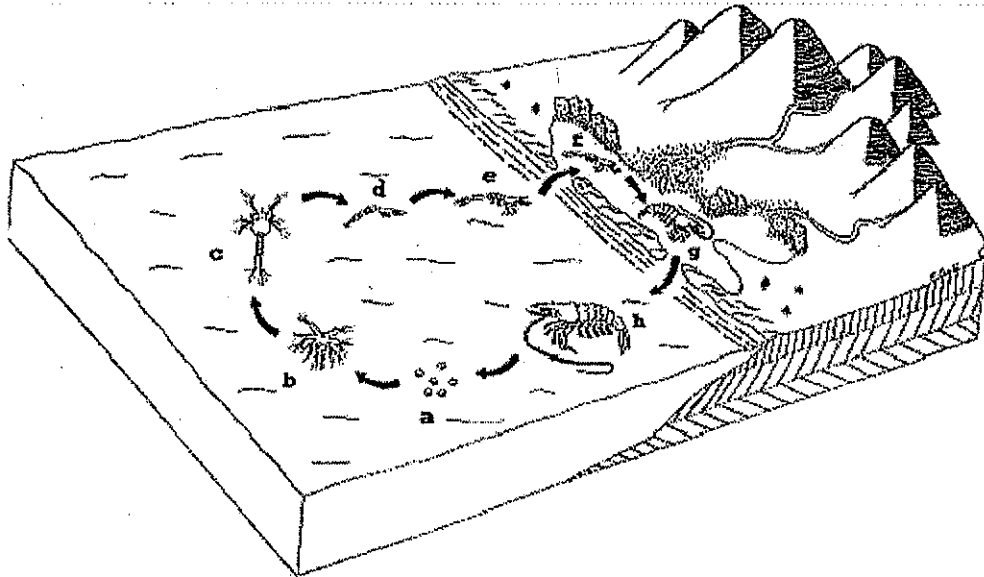


Figura 1. Ciclo de vida general de los camarones de la familia Penaeidae. a: huevo; b: nauplio; c: protozoa; d: mysis; e: postlarva planctónica; f: postlarva bentónica; g: juvenil; h: adulto (tomado de Gracia, 2001).

En cuanto al cultivo de la especie esta se lleva a cabo desde el centro del estado de Sonora, México, hasta el norte del Perú. La especie esta sujeta a una gran variedad de condiciones ambientales de cultivo. Ya que se han construido camaroneras abastecidas por ríos, lagunas y esteros que presentan salinidades del agua de 0‰ hasta 90‰, y temperaturas de 13°C a 40°C con resultados diferenciales que repercuten en la economía del cultivo.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Para entender el potencial ecológico y económico de los camarones es necesario comprender la interacción entre las respuestas fisiológicas y su ambiente, mediante el estudio de la ecofisiología de estos organismos ya que esta relacionada con el entendimiento de los mecanismos básicos de las respuestas al medio tan variante y complejo que los rodea e intenta interpretar los mecanismos fisiológicos en términos de su significado adaptativo, ecológico y acuícola.

La respuesta de los camarones a los factores ambientales es afectada tanto por factores intrínsecos como la edad, el tamaño corporal, el sexo, como por factores extrínsecos tales como la salinidad, la temperatura, la nutrición y el flujo de energía. Aunque en los últimos años las investigaciones sobre la fisiología de los camarones peneidos a aumentado (Díaz-Iglesias, 1988), poco se conoce como fluye la energía en sus diferentes estadios de su ciclo de vida.

La estimación del flujo de energía en ecosistemas acuáticos requiere de información sobre las tasas de alimentación, crecimiento y metabolismo. Tales datos son esenciales para estimar la eficiencia de transferencia y la tasa en la cual la materia orgánica de productores es transformada dentro de los tejidos del organismo disponible para los niveles tróficos superiores.

Se dispone de escasa información sobre el metabolismo y utilización de energía del camarón blanco del pacífico. En general, el entendimiento de muchos

aspectos de utilización de la energía y de intercambio de gases respiratorio es todavía rudimentario (Rombough, 1988). El metabolismo y la distribución de la energía son importantes parámetros para los modelos de dinámica de poblaciones de pesquerías (Kitchell, 1983), ecología energética (Odum, 1971) y acuicultura (Knights, 1986). Fluctuaciones en los tamaños de clase anuales de camarones se relacionan con el crecimiento y supervivencia de las larvas, las cuales dependen de los picos de desove y tasas de utilización de la energía. En relación con la acuicultura, los patrones de utilización de los nutrientes para mantenimiento y crecimiento determinan la composición apropiada de la dieta y los esquemas de alimentación. La bioenergética estudia las tasas de ganancia, gasto y las eficiencias de transformación de la energía, como una relación funcional de todo el organismo (Brett y Groves, 1979). Aunque la mayoría de los estudios de bioenergética de camarones han sido teóricos o aplicados a poblaciones naturales, ha sido reconocido que el uso de modelos es de gran beneficio para la acuicultura (Knights, 1986). La predicción de balances de energía optimiza los costos de producción ya que maximiza el crecimiento y la supervivencia con desechos mínimos de energía (alimento). El presupuesto energético es el balance entre el consumo y el gasto de energía. La alimentación (consumo), metabolismo, crecimiento y tasas de excreción (gasto) son los componentes básicos del balance energético con aplicaciones prácticas en acuicultura comercial. La pérdida metabólica (o costo) es un factor importante en modelos bioenergéticos de crecimiento de camarones y eficiencia de conversión de alimento. Los estudios sobre el metabolismo son esenciales para los modelos bioenergéticos porque la respiración representa la principal fuente de gasto de

energía durante la actividad rutinaria y de alimentación en camarones (Rosas *et al.*, 1995).

El concepto de partición de energía en sistemas de producción animal han sido establecidos (Petrušewicz y MacFayden, 1970). Existen varias formas de considerar el uso de la energía: en términos simples (energía en el alimento, energía de natación) o en términos brutos donde todas las entradas y salidas del sistema son consideradas en términos de energía. Una alternativa para esto es el concepto de un presupuesto energético en el cual todos los aspectos de la biología y fisiología de los organismos son integrados dentro de un modelo que describe las entradas y salidas del animal. La simple forma de expresar el modelo es:

$$C = P + R + F + U + Ex$$

donde;

C = consumo; P = producción; R = respiración; F = heces; U = pérdida no fecal y Ex = exoesqueleto.

El conocimiento de este balance de energía puede ayudar a entender la medida de la adaptación de los camarones para canalizar la energía hacia la adaptación a las condiciones ambientales y la capacidad reproductiva en los ecosistemas acuáticos y debe ser utilizado para construir modelos predictivos de crecimiento. Además el balance energético es útil para efectos prácticos, ya que en un tiempo relativamente corto podemos conocer la forma en que el ambiente,

la dieta, los contaminantes entre otros, afectan la acumulación de biomasa y por ende la capacidad adaptativa de los organismos para ser exitosos en su desempeño reproductivo.

La ecuación de presupuesto energético puede ser expresada en términos de energía por unidad de tiempo (horas, días o años) o un porcentaje del total de energía consumida, cada tipo tiene sus usos. Desde que un gran número de factores abióticos y bióticos afecta la mayoría de los aspectos de la fisiología de los animales la producción de un modelo basado en el gasto de energía depende de la cuantificación de los efectos de esos factores sobre cada una de las variables de gasto. Mucho de esta información puede ser derivada de estudios en laboratorio sobre respiración y nutrición, mientras que otros factores pueden ser evaluados en el campo, o en el caso de la acuicultura en sistemas de producción a escala comercial.

En los últimos años varios modelos han sido desarrollados para aplicarse en sistemas de acuicultura y muy recientemente los modelos han incorporado parámetros energéticos y han sido publicados para algunas especies, principalmente dentro de los peneidos con *Marsupenaeus japonicus*, *P. monodon* (Kurmaly *et al.*, 1989), *P. esculentus*, *F. indicus*, *F. aztecus*, *L. setiferus* (Martínez, 1996) y *F. notialis*, pero poco se ha trabajado con *L. vannamei*. A continuación se presentan los resultados encontrados en algunos decápodos nativos de México (Tabla 1.)

Tabla 1. Parámetros energéticos estudiados en decápodos nativos de México.

Especie	H	R	U	P	Ab	As	Comentarios	
<i>L. vannamei</i> ¹								
<i>joules g⁻¹ps d⁻¹</i>		308	1109	402	1819	710	15-S, 0-CHO	Rosas et al, 2002
		603	73.1	181	857.1	784	15-S, 38-CHO	
		855	266	451	1572	1306	40-S, 0-CHO	
		638	541	154	1333	792	40-S, 38-CHO	
<i>L. vannamei</i> ²								
<i>joules g⁻¹ps d⁻¹</i>	1743	47.8	0.2	568	616	615.8	16-CHO, 36-S	Rosas et al., 2001
	1437	110.5	1.6	690	802.1	800.5	26-CHO, 36-S	
	1157	63.2	0.3	695	758.5	758.2	31-CHO, 36-S	
	2160	66.8	4.8	710	781.6	776.8	36-CHO, 36-S	
<i>L. setiferus, Juveniles</i> ³								
<i>joules g⁻¹ps d⁻¹</i>		131.6	15.72	192	339.32	323.6	0-CHO, 30-S	Taboada et al., 2002
		122	4.12	157	283.12	279	12-CHO, 30-S	
		151.2	1.76	214	366.96	365.2	26-CHO, 30-S	
		164.8	15.76	232	412.56	396.8	40-CHO, 30-S	
		123.2	19.68	134	276.88	257.2	54-CHO, 30-S	
		82.4	13.76	137	233.16	219.4	66-CHO, 30-S	
		206	15.76	42	263.76	248	80-CHO, 30-S	
<i>L. setiferus, Juveniles</i> ⁴								
<i>joules g⁻¹ps d⁻¹</i>		77.4		80	157.4	157.4	2-mgO ₂ , 34-S	Rosas et al., 1998
		102.2		11	113.2	113.2	3-mgO ₂ , 34-S	
		183.2		131	314.2	314.2	4-mgO ₂ , 34-S	
		189		145	334	334	6-mgO ₂ , 34-S	
<i>L. setiferus, Juveniles</i> ²								
<i>joules g⁻¹ps d⁻¹</i>	1141	157.2	0.6	193	350.8	350.2	16-CHO, 36-S	Rosas et al., 2001
	1093	199.2	0.2	176	375.4	375.2	26-CHO, 36-S	
	1305	167.2	1.2	166	334.4	333.2	31-CHO, 36-S	
	1937	157.2	2.48	171	330.68	328.2	36-CHO, 36-S	
<i>L. setiferus, adultos</i> ⁵								
<i>joules g⁻¹ps d⁻¹</i>		428	94	1175	1697	1603	27°C, 36-S	Sanchez et al., 2001
		299	88	1784	2174	2083	31°, 36-S	
<i>F. notialis</i> ⁶								
<i>joules g⁻¹ps d⁻¹</i>	1527	15.4		265.8		281.2	Hembras ablacionadas	Rosas et al., 1993b
	703.2	39.3		39.8		79.1	Hembras intactas	
	1343	85.4		148.2		233.6	Machos ablacionados	
	817	15.1		49.8		64.9	Machos intactos	
<i>F. brasiliensis</i> ⁷								
<i>joules g⁻¹ps d⁻¹</i>	986	86	300	14	200	514	500	0.2-0.3g, 36-S, Artemia Zúñiga, 1983

	1573	128	643	28	314	985	957	0.1-1g, 36-S, Artemia	
	2159	157	986	43	271	1300	1257	1.3-1.7g, 36-S, Artemia	
	4261	329	1859	100	300	2259	2159	2.1-2.8g, 36-S, Artemia	
<i>Callinectes similis</i> ^B	7187		1950	87	1535	3572	3485	2.5-S	Guerin y Stickle, 1997
<i>joules g⁻¹ps d⁻¹</i>	6142		850	87	2337	3274	3187	10-S	
	4139		672	81	849	1602	1521	25-S	
	6060		750	55	3367	4182	4117	35-S	
	3915		499	37	2197	2733	2696	50-S	
<i>C. rathbunae</i> ⁹	1415		1038	222	794	2054	1832		
<i>joules g⁻¹ps d⁻¹</i>									
<i>Palaemonetes pugio</i> ¹⁰	89800	1943	22790	1650	12670	37110	35460	25°C, 28-S	Vernberg y Piyatiratitivorakul, 1998

En esta investigación el metabolismo, crecimiento, nutrición y utilización de la energía serán estudiadas principalmente en camarones juveniles. Las tasas metabólicas se relacionarán con la salinidad, la temperatura, el tamaño y el sustrato. Las tasas metabólicas rutinarias y de alimentación se estimarán. Los componentes del metabolismo total se relacionarán con el consumo de alimento, excreción y crecimiento. Finalmente, la bioenergética del camarón será definida a través de la construcción del balance de energía y nitrógeno, en la cual la entrada de nutrientes será distribuida entre el crecimiento, el metabolismo y la excreción. Los resultados son discutidos con relación a la biología, la ecología y la historia natural de *L. vannamei*.

En términos generales encontramos que el ambiente para los camarones siempre es heterogéneo y presenta gradientes de condiciones en el espacio y longitudinales abruptos principalmente en el estadio de postlarva y juvenil, no obstante la movilidad que presentan en su ambiente les permite escapar a

muchas fuerzas de selección natural, por lo que pueden ajustar en cierta forma el ambiente a sus necesidades (Begon *et al.*, 1999). Por lo que para lograr el ajuste al ambiente los camarones deben adaptarse a las variaciones y tolerarlas.

Con el fin de contribuir al conocimiento de la biología, fisiología y bioenergética del camarón se requiere conocer en primer lugar la respuesta de los camarones a los parámetros que determinan su distribución y abundancia y en segundo lugar el flujo de energía a nivel del organismo. En relación con los primeros parámetros se estudiarán los efectos de las condiciones ambientales, así como su respuesta en supervivencia, crecimiento y consumo de oxígeno a las variaciones en temperatura y salinidad en condiciones silvestres y de cultivo.

Los camarones necesitan materia para su construcción y energía para sus actividades por lo que se requiere conocer el costo energético para mantenimiento ($R + F + U$), actividad, campo de crecimiento y reproducción (Dalla, 1986), bajo diferentes condiciones, así como la eficiencia de transferencia desde la ingestión hasta el campo de crecimiento. Por lo tanto los objetivos del presente trabajo son:

- Evaluar el efecto de la temperatura y la salinidad sobre el crecimiento y supervivencia de juveniles.
- Estudiar el efecto de la temperatura y la salinidad sobre el consumo de oxígeno de camarones de postlarva a adulto.

- Investigar el efecto del nivel de proteína y lípidos en la dieta sobre el metabolismo respiratorio, acción dinámica específica y excreción nitrogenada.
- Determinar el efecto del nivel de proteína y lípidos en la dieta sobre la distribución de energía de juveniles.

II. CRECIMIENTO Y SUPERVIVENCIA

2.1. Efecto de la temperatura y la salinidad sobre el crecimiento y supervivencia de juveniles del camarón blanco *L. vannamei*.

Introducción.

La pesquería y cultivo del camarón en México está considerada como una importante actividad para la economía del país. Existen cuatro especies importantes comercialmente de camarones peneidos sobre la costa del Pacífico de México. Todas las especies son eurihalinas, pero *L. vannamei* Boone y *L. stylirostris* Stimpson por lo general habitan lagunas costeras y aguas salobres como juveniles, mientras que *F. californiensis* Burkenroad y *L. brevirostris* Rathbun normalmente pasan todos sus estadios en condiciones marinas. Las dos primeras especies predominan en las pesquerías de las lagunas costera, donde *L. vannamei* participa hasta con un 90% de las capturas en la época de lluvias (Chapa y Soto, 1969). En las pesquerías costeras *Farfantepenaeus californiensis* es la especie dominante, aunque en aguas adyacentes a los sistemas lagunares *L. vannamei* puede constituir una alta proporción de las capturas (Soto, 1973). El camarón blanco y el camarón azul son las especies principales que se cultiva en el país y el Continente Americano. Estas especies tienen un ciclo de vida típico de camarones peneidos los cuales pasan parte de su ciclo de vida en aguas salobres. El desove ocurre en el mar donde se desarrollan hasta postlarva los cuales entran a los estuarios y áreas de aguas salobres con una longitud alrededor de 6 mm. Los juveniles crecen hasta una

longitud de 100 a 170 mm después de la cual emigran al mar y finalmente crecen hasta 180 mm para los machos y 220 mm para las hembras (Chavez, 1973).

En México el cultivo del camarón ha tenido un incremento notable en los últimos años, principalmente en el Noroeste del país en los estados de Nayarit, Sinaloa y Sonora. Los camaronicultores conocen que las condiciones ambientales influyen la supervivencia y el crecimiento de los camarones durante el ciclo de cultivo. Sin embargo, hay falta de información de como un cambio en una variación específica de un parámetro ambiental influye en la supervivencia y crecimiento de los camarones en tanques o estanques (Lester y Pante, 1992). No obstante, un grupo de variables ambientales son determinadas para estimar los problemas potenciales en el cultivo. Sin embargo, el ambiente de un estanque es complejo y las relaciones causales son muy difíciles de establecer.

Existen cuatro variables que son consideradas para ser de primera importancia en el ambiente de cultivo: temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y turbidez (o concentración de algas). Los últimos dos dependen de la comunidad biológica en el estanque. Sólo la temperatura y la salinidad ofrecen la oportunidad para conducir experimentos donde se pueden aislar los efectos de las variables ambientales.

La temperatura y la salinidad son consideradas como los parámetros fisico-químicos más importantes que influyen los organismos marinos y se ha encontrado que tienen un efecto importante sobre el desarrollo de los

invertebrados marinos (Young y Hazlett, 1978). Los efectos biológicos de esos factores son complejos y de amplio intervalo (Kinne, 1964). Brett y Groves (1979) consideran que la temperatura fue el factor más importante para modificar el flujo de energía y el crecimiento en organismos acuáticos, así como la salinidad determina en gran parte los requerimientos metabólicos de un animal, además existen evidencias de que la salinidad es uno de los principales factores químicos que limita la distribución de los organismos marinos especialmente cuando esta disminuye (Gunther *et al.*, 1964).

La respuesta del camarón a la salinidad y temperatura varía durante su ciclo de vida, así como por su distribución ya que las larvas están adaptadas a salinidades oceánicas y temperaturas superficiales. Los juveniles se encuentran adaptados a salinidades estuarinas y patrones de temperaturas costeros, y los adultos están adaptados a salinidades oceánicas y temperaturas de fondo. Además, a lo largo del continente las variaciones estacionales regionales son diferentes.

La temperatura es un factor limitante tanto en registros mínimos como en máximos, y tiene un efecto directo sobre la tasas de crecimiento a través de su impacto en la actividad molecular. En la mayoría de los laboratorios de producción de larvas y postlarvas la regulación de la temperatura se lleva a cabo. En cambio en precría y engorde, sólo se cuantifica en los estanques. La disminución del crecimiento y supervivencia en bajas temperaturas durante una parte del año son problemas importantes en China, Hawai, Honduras, México,

Panamá, y otros lugares. Altas temperaturas en estanques también son un problema, pero son menos frecuentes.

A temperaturas letales bajas, los procesos metabólicos se hacen lentos hasta llegar más abajo del nivel requerido para mantenimiento celular hasta presentarse la muerte del camarón. En temperaturas letales altas, las proteínas se desnaturalizan más rápidamente y las membranas se hacen más fluidas lo cual resulta en una disfunción metabólica y muerte. Cercano a los extremos letales, los camarones son capaces de mantener una función metabólica apropiada pero la supervivencia y el crecimiento son afectados.

Existen numerosos estudios del efecto de la temperatura y la salinidad sobre la supervivencia de crustáceos (Lester y Pante, 1991). En general esos estudios muestran aumentos importantes de la población de camarones en salinidades y temperaturas cercanas a las de su hábitat natural. Sin embargo, poca información es disponible sobre camarones peneidos y no siempre concuerdan con las observaciones de campo (Venkataramiah *et al.*, 1974). Los estudios por lo general se han enfocado sobre el efecto de una simple variable y la mayoría se han llevado a cabo con postlarvas y poca atención se ha puesto en la respuesta de juveniles y adultos.

En cuanto a los camarones peneidos de interés comercial también pocos son los estudios que se han llevado a cabo sobre el efecto de la temperatura y salinidad sobre la supervivencia y crecimiento de postlarvas (Lester y Pante,

1991). Sólo se han llevado a cabo estudios con postlarvas de *F. aztecus*, *P. monodon*, *L. stylirostris* y *L. vannamei*.

Se ha encontrado que *F. aztecus* presenta un amplio intervalo de tolerancia en cortas exposiciones de temperatura (Zein-Eldin y Aldrich, 1965). Supervivencias de 80 a 100% se han determinado a temperaturas de 7 a 35 °C. Sin embargo, en exposiciones por largos periodos, la tasa de supervivencia se redujo hasta el mínimo cuando se cultivo a temperaturas cercanas a 35 °C con salinidades por abajo de 30‰. En exposiciones de un mes a temperaturas bajas se encontró que la tasa de supervivencia se incremento con la temperatura de 65 % a 15°C a 98% a 20°C (Zein-Eldin y Griffith, 1966). El peso y la longitud se incrementaron más rápidamente en altas temperaturas (25°C a 32°C).

Postlarvas y juveniles de *P. monodon* toleran bajas temperaturas de 10°C por cortos periodos de tiempo (Motoh, 1981). La tasa de supervivencia llegó a 98% en 19°C, pero la mortalidad fue mayor a altas temperaturas. Estudios en acuarios con postlarvas de *L. stylirostris* dieron como resultado un mayor crecimiento a temperaturas de 31°C y 30‰ (Bassanesi, 1982). Las tasas de supervivencia fueron mayores de 90% entre 30 y 40‰ y el efecto de la salinidad sobre la tasa de supervivencia fue mayor que el efecto de temperatura.

Para el cultivo de *L. vannamei* se ha recomendado un intervalo de temperatura de 26°C a 33°C y una salinidad de 5‰ a 35‰ (Lee y Wickins, 1992). En Sur y Centro América se cultiva comúnmente en salinidades de 15‰ a 25‰.

Pero el cultivo puede realizarse en bajas y altas salinidades (Boyd, 1989). En pruebas de laboratorio Huang (1983) concluyó que postlarvas de *L. vannamei* crecieron mejor a 20‰, con pobres resultados a 5 y 45‰.

El camarón blanco puede tolerar el agua dulce por varias semanas, pero experiencias prácticas indican que para crecer y sobrevivir requieren de por lo menos de 0.5 a 1.0 ‰ (Boyd, 1990). A finales de los ochentas se recomendaba en México para el cultivo del camarón los intervalos de temperatura y salinidad de 15°C a 32 °C con un óptimo de 26 °C y para la salinidad de 10‰ a 36‰ con un óptimo de 30‰ (Rodríguez-de la Cruz ,1988). En lo que respecta a los estudios con esta especie se han llevado acabo trabajos en el Instituto Oceanológico de Hawaii y en la Universidad de Texas con la línea de camarón de Ecuador, En cambio en la Universidad de Austin, Texas y en el Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, México han trabajado con camarón de México, pero los trabajos han sido hechos bajo condiciones diferentes, esto es a partir de juvenil, con agua verde, o con un intervalo menor de temperatura y salinidad.

El camarón blanco del Pacífico *L. vannamei* es muy importante en sistemas semi-intensivos e intensivos en la acuicultura de muchas partes de Latino América (FAO, 1994; Rosenberry, 1993). Esta especie habita desde aguas salobres hasta aguas dulces donde los ciclos de lluvia y evaporación exponen a esta especie ha amplias variaciones estacionales en temperatura y salinidad. Para entender y optimizar las condiciones de producción se requiere investigar

los efectos de la salinidad y la temperatura sobre el crecimiento, supervivencia de juveniles del camarón para mejorar las técnicas de manejo bajo condiciones de cultivo. La finalidad del presente trabajo fue determinar el efecto de la temperatura y la salinidad sobre el crecimiento y supervivencia del camarón blanco *Litopenaeus vannamei*, bajo condiciones experimentales con un stock del Pacífico de México.

Materiales y Métodos

Organismos

Postlarvas de *L. vannamei* (PI₁₃) fueron obtenidas después de ser cultivadas de nauplio a postlarva en el laboratorio de producción de postlarvas Maricultivos del Pacífico, S.A., ubicado en el Walámo, Mpio. de Villa Unión, Sinaloa. Méx., Un lote de 3,000 organismos se trasladaron al laboratorio del CIAD-Unidad Mazatlán. Al llegar al laboratorio se sembraron en tanques de 600 l después de su transporte en bolsas de plástico y su aclimatación.

Sistema experimental

El sistema experimental consistió de 60 tanques de plástico rectangulares (70 X 35 X 25 cm), cada uno con un volumen efectivo de 60 litros. El agua de mar se bombeo de frente de playa, y se filtro a través de arena y grava un día antes de utilizarse. El agua dulce se obtuvo del sistema de agua potable del lugar, esta se aireo por lo menos cinco días antes de utilizarse para evitar problemas con el cloro. El agua previamente al llegar al laboratorio pasó por un filtro de carbón activado y malla de 25 μ . Bajas salinidades (20‰ a 30‰) fueron obtenidas por diluir agua marina con agua dulce. Agua con alta salinidad (40‰ a 50‰) fue obtenida por mezclar agua marina con salmuera de sal evaporada. La salinidad fue ajustada diariamente en los tanques, para mantener una variación entre $1\pm 0.5\%$, los cambios fueron llevados a cabo por remplazar porciones de agua en contenedores con volúmenes iguales de agua dulce y marina. La temperatura fue

controlada dentro de un margen de error de $1\pm 0.5^{\circ}\text{C}$ utilizó un calentador con termostato. Cada tanque fue continuamente aireado con una piedra para burbujear, el fotoperiodo fue ajustado a un periodo de 12L:12O mediante un reloj con controlador de luces. El oxígeno disuelto, salinidad y temperatura fueron medidos por la mañana y tarde con un oxímetro (YSI Modelo 57, Yellow Springs Instrument, OH, USA), un refractómetro (ATAGO) y un termómetro de mercurio respectivamente. Cada mañana antes de alimentar las heces y detritus de cada contenedor fueron sifoneados y una cantidad suficiente para mantener los niveles fue adicionada.

Protocolo Experimental

Las tasas de crecimiento y supervivencia fueron estudiados en tanques por triplicado, en combinaciones de cinco salinidades (20, 30, 35, 40 y 50‰) y cuatro temperaturas (20, 25, 30 y 35°C). Los tratamientos con sus repeticiones fueron asignados a los tanques aleatoriamente. Grupos de 30 camarones fue inicialmente distribuido dentro de 60 tanques con agua marina, a una densidad de 0.5 postlarvas /litro (30 organismos por tanque). La salinidad fue entonces ajustada a una tasa que no excedió 5‰/día y la temperatura fue ajustada en una tasa de 2°C/día. La aclimatación para todos los tratamientos fue lograda sin problema dentro de 8 días. Todos los tanques se sembraron y desmontaron al mismo tiempo.

Las postlarvas crecieron bajo estas condiciones por un periodo de 40 días, durante el cual se alimentaron dos veces al día con alimento comercial de 37%

de proteína (C.P. Shrimp Feed). El crecimiento y la supervivencia fueron comparados cada diez días y al final del estudio. La tasa específica de crecimiento (SGR) fue calculada al final del periodo del experimento utilizó la fórmula de Ricker (1975):

$$SGR = 100 \times \frac{\ln(w_F) - \ln(w_0)}{t}$$

Donde;

w_0 = peso inicial promedio; w_F = peso final promedio; t = tiempo del experimento.

Para estimar el efecto de los tratamientos sobre la combinación de crecimiento y supervivencia se utilizó el Índice de Incremento Relativo de la Biomasa (IIRB) de acuerdo a Díaz-Iglesias *et al.* (1991).

$$IIRB = 100 \times \frac{\left(\frac{P_F n_F - P_0 n_0}{P_0 n_0} \right)}{t}$$

Donde;

P_0 = peso inicial promedio; P_F = peso final promedio; n_0 = número de organismos al inicio del experimento; n_F = número final de organismos; t = tiempo del experimento.

Análisis estadístico

Para llevar a cabo los análisis estadísticos de los datos de crecimiento, supervivencia e índice de la biomasa relativo, los datos continuos fueron transformados logarítmicamente y los datos en porcentaje mediante raíz de arco seno. Un análisis de varianza de dos vías fue utilizado para probar la interacción de salinidad y temperatura, las diferencias entre media fueron comparadas utilizó la prueba de Tukey con un 95% de intervalo de confianza ($p < 0.05$).

Para obtener los efectos de la superficie de respuesta se utilizo un modelo cuadrático que produce una respuesta esperada de valores mínimos y máximos, donde el modelo para un solo factor se expresa:

$$\beta_1 A + \beta_2 A^2$$

y el modelo para el efecto de la temperatura y la salinidad es:

$$\beta_1 A + \beta_2 B + \beta_{11} B^2 + \beta_{22} B^2 + \beta_{12} AB$$

Resultados

Supervivencia

La supervivencia y el crecimiento de las postlarvas se muestran en la Tabla 2. En todas las salinidades la supervivencia media fue significativamente ($p < 0.05$) más alta de 20 a 30°C con un intervalo de 51.1% a 95% (Fig. 2). La supervivencia a 20°C estuvo dentro de un intervalo de 62.2% a 83.3%, pero la menor se presentó a 35°C con un intervalo de 11.1% a 43.3%. Los organismos cultivados a la salinidad de 20‰ tienen la menor supervivencia a la temperatura de 35°C. Los resultados del análisis de varianza (Tabla 3) de dos vías aplicados a los datos de supervivencias final muestran que el efecto de la temperatura y la salinidad fue estadísticamente significativo ($p < 0.001$).

Crecimiento

El peso final de los camarones (242 mg a 513 mg) fue significativamente ($p < 0.05$) mayor en temperaturas de 30°C a 35°C, y menor (70.7 mg a 100.7 mg) en 20°C independiente de la salinidad (Tabla 2). Generalmente la tasa de crecimiento específico fue afectada más por la temperatura que por la salinidad (Fig. 3). Los camarones cultivados a 20°C, presentaron tasas de crecimiento (2.70 a 4.54) significativamente ($p < 0.05$) menores que las obtenidas en altas temperaturas. En temperaturas por arriba de 25°C, el crecimiento a 20‰ fue menor que el registrado en otras salinidades. Aunque el crecimiento fue más alto a 35°C, hubo un efecto negativo sobre la supervivencia en esta temperatura. El

efecto de la temperatura y la interacción salinidad-temperatura sobre el peso final (Tabla 4) fue estadísticamente significativo ($p < 0.005$). Los resultados muestran

Tabla 2. Supervivencia y crecimiento de *L. vannamei* a diferentes temperaturas y salinidades durante 40 días.

Salinidad (%)	Temperatura (°C)	Peso inicial (mg)	Peso final (mg)	Supervivencia (%)	Tasa de crecimiento específico (%)
20	20	19.7	70.7 ^a	74.4±3.94 ^b	3.20±0.228 ^a
20	25	17.0	251.3 ^f	90.0±4.16 ^{aa}	6.74±0.566 ^{b,c}
20	30	18.0	242.0 ^b	35.2±12.44 ^e	6.50±0.208 ^{b,c}
20	35	24.3	349.0 ^c	11.1±2.40 ^f	6.49±0.805 ^{b,c}
30	20	21.0	80.0 ^a	83.3±6.83 ^d	3.37±0.244 ^a
30	25	18.3	278.3 ^g	91.1±0.10 ^a	6.85±0.238 ^{b,c}
30	30	21.0	401.3 ^h	65.6±5.94 ^g	7.37±0.453 ^{b,c,d}
30	35	24.3	378.7 ^j	43.3±12.56 ^d	6.82±0.306 ^{b,c}
35	20	27.7	81.7 ^a	71.1±0.90 ^h	2.70±0.110 ^a
35	25	22.0	241.0 ^b	73.3±6.85 ^b	6.02±0.849 ^b
35	30	23.3	469.7 ^d	75.6±3.63 ^b	7.45±0.280 ^{b,c,d}
35	35	23.3	434.0 ^j	43.3±5.66 ^d	7.30±0.093 ^{b,c,d}
40	20	17.3	88.3 ^k	75.5±3.26 ^b	4.14±0.575 ^a
40	25	17.7	162.7 ⁱ	51.1±11.00 ⁱ	5.69±0.604 ^b
40	30	20.3	351.7 ^c	83.3±9.81 ^c	7.17±0.346 ^{b,c,d}
40	35	10.7	467.7 ^d	28.9±6.37 ^f	7.90±0.315 ^d
50	20	16.3	100.7 ^m	62.2±9.06 ^k	4.54±0.072 ^a
50	25	21.7	316.0 ⁿ	75.5±1.82 ^b	6.67±0.335 ^{b,c}
50	30	19.7	329.3 ⁿ	67.8±5.51 ^f	7.04±0.018 ^{b,c}
50	35	13.0	513.0 ^o	26.7±6.85 ^m	7.60±0.044 ^{c,d}

Tabla 3. Resultados del análisis de varianza de la supervivencia del camarón blanco *L. vannamei* cultivado en cuatro temperaturas (20 a 35 °C) y cinco salinidades (20 a 50‰).

Fuente de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Media de Cuadrados	F	P>F
Error	40	5.376	0.134		
Temperatura	3	28.661	9.554	71.08	0.001
Salinidad	4	3.576	0.894	6.652	0.001
Temperatura-salinidad	12	3.664	0.305	2.72	0.026

que la combinación de bajas salinidades y altas temperaturas tiene un efecto negativo significativamente ($p < 0.05$) en el crecimiento y que el efecto de la salinidad es mínimo cuando se aísla.

El índice máximo del incremento relativo de la biomasa (Fig. 4) se obtuvo en el intervalo de 25°C a 30°C, para todas las salinidades. En la temperatura de 20°C el índice fue afectado por la menor tasa de crecimiento y en 35°C por la menor supervivencia. La condición óptima se presentó de 25 a 30°C, ya que a la temperatura de 20°C los camarones disminuyeron su alimentación y su tasa de crecimiento, en el otro extremo de temperatura 35°C aumenta la mortalidad si la exposición es continua.

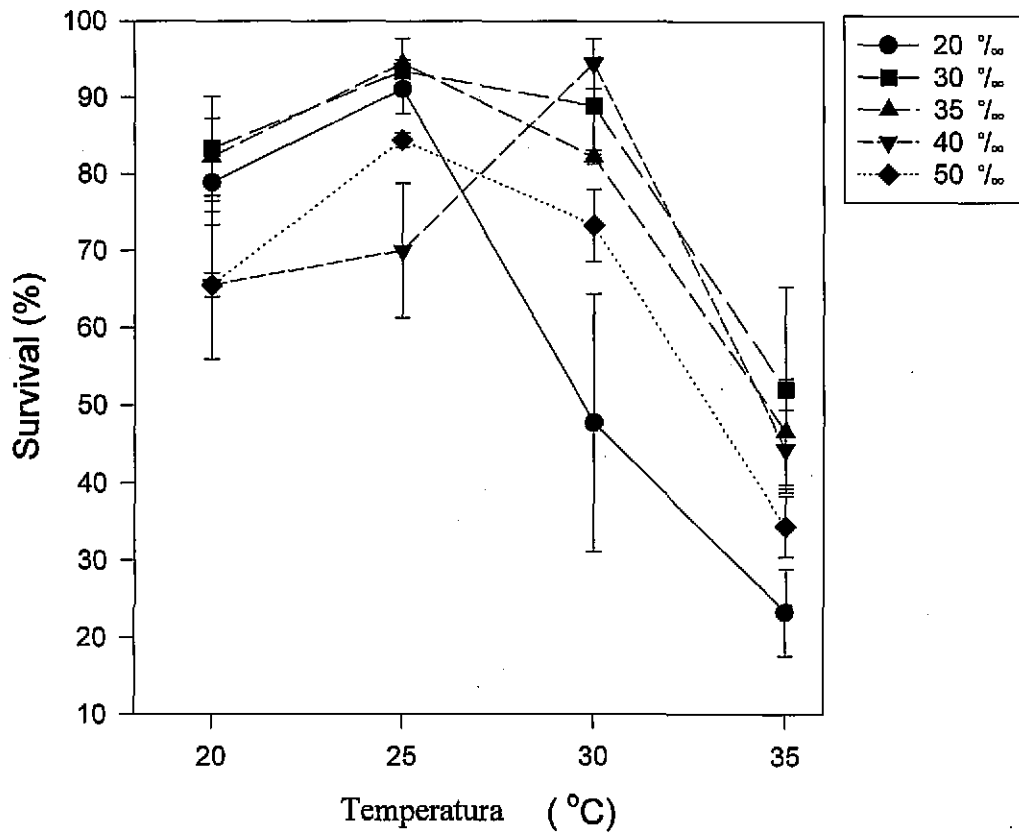


Figura. 2. Supervivencia del camarón blanco *L. vannamei* cultivada a diferentes temperaturas y salinidades.

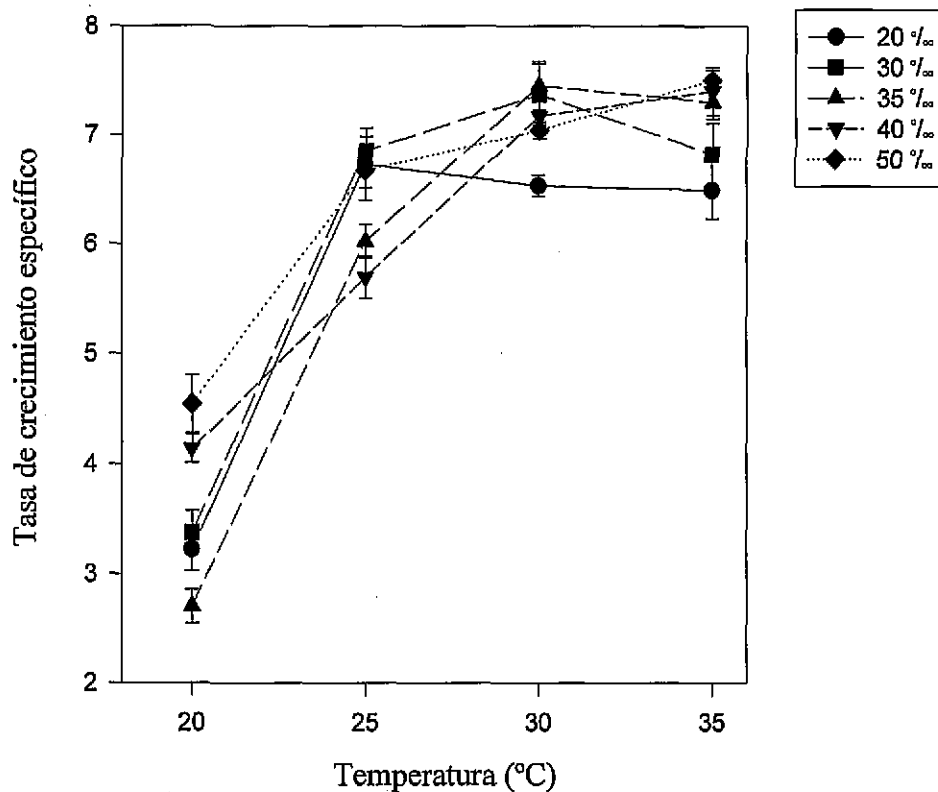


Fig. 3. Tasa de crecimiento específico de *L. vannamei* cultivado a diferentes temperaturas y salinidades durante 40 días.

Tabla 4. Resultados del análisis de varianza de dos vías del peso final del camarón blanco *L. vannamei* cultivado en cuatro temperaturas (20°C a 35 °C) y cinco salinidades (20‰ a 50‰).

Fuente de variación	Grados de Libertad	Suma de cuadrados	Media de Cuadrados	F	P>F
Error	40	8627.32	215.68		
Temperatura	3	19836.82	6612.27	30.66	0.001
Salinidad	4	2383.58	595.89	2.763	0.041
Temperatura-salinidad	12	7672.38	639.36	2.964	0.005

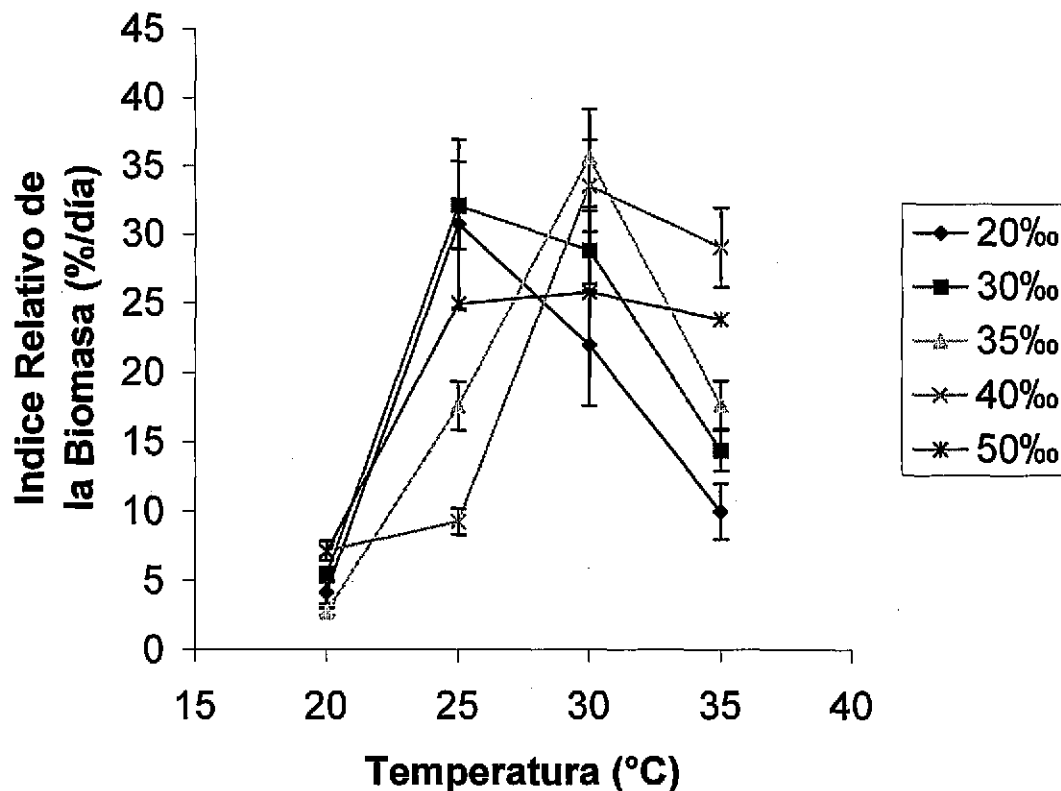


Figura 4. Índice relativo de la biomasa de *L. vannamei* cultivado a diferentes temperaturas y salinidades.

Interacción temperatura –salinidad

Con la finalidad de mostrar el efecto combinado de los dos factores se elaboraron las gráficas de superficie de respuesta de supervivencia, peso final, producción total por tratamiento e incremento relativo de la biomasa. En la gráfica de superficies de respuesta (Fig. 5) se muestra el efecto de la interacción de la temperatura y la salinidad sobre la supervivencia durante el periodo de 40 días de cultivo experimental. Esto confirma la tolerancia que tienen las postlarvas y juveniles del camarón blanco *L. vannamei* a las condiciones de temperatura y

salinidad que se presentan en las aguas salobres. En general se registro una buena supervivencia de 80 a 90% por debajo de 30°C y 40‰ de salinidad.

La mejor supervivencia (90%) se determinó en 25°C, con salinidades de 20 a 30‰. Temperaturas de 35°C reducen la supervivencia marcadamente. Las salinidades arriba de 45‰ solo tienen un fuerte efecto negativo en el camarón en altas temperaturas.

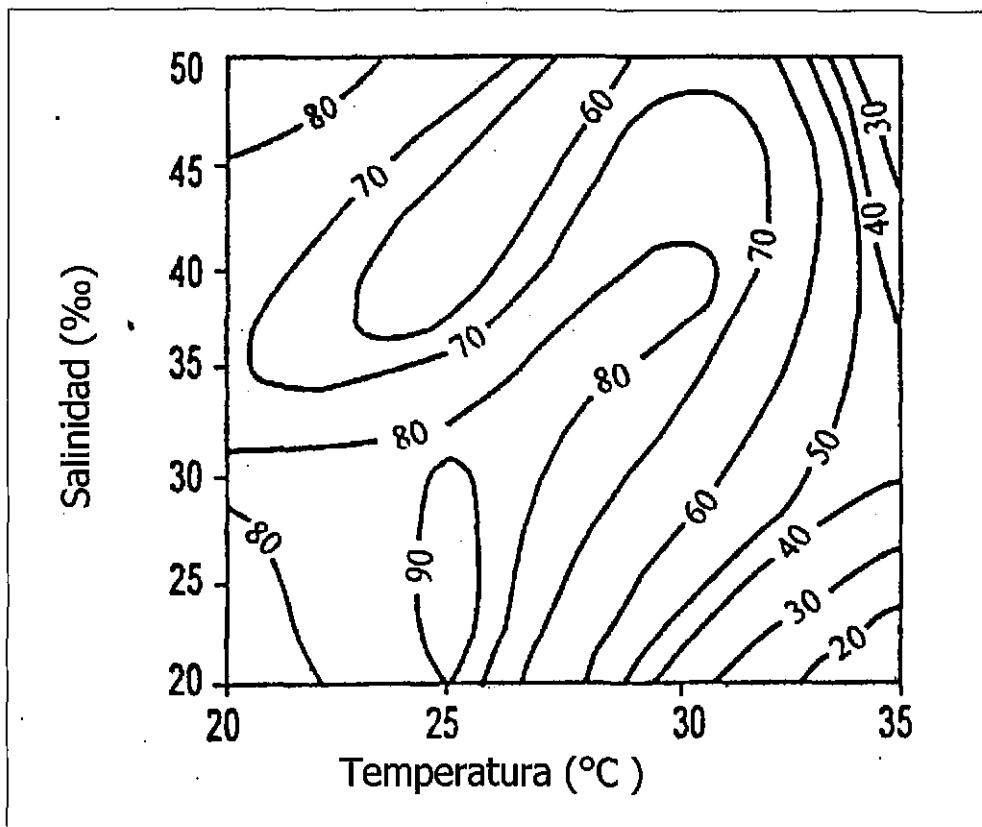


Figura. 5. Superficie de respuesta de la supervivencia de postlarvas de *L. vannamei* a diferentes temperaturas y salinidades durante 40 días. Las isobaras representan porcentajes de supervivencia.

La superficie de respuesta para el peso final de los camarones muestra que la temperatura es el principal factor que afecta el crecimiento y la supervivencia (Fig. 6). El mejor crecimiento (> 400 mg) se encontró en temperaturas por arriba de 29°C y en salinidades mayores a 30‰ . El mejor crecimiento se determinó de 29°C a 30°C y 33‰ a 38‰ . En términos generales las mejores producciones se presentaron en 30°C y 35‰ , lo cual se muestra en la superficie de respuesta de la Fig. 7.

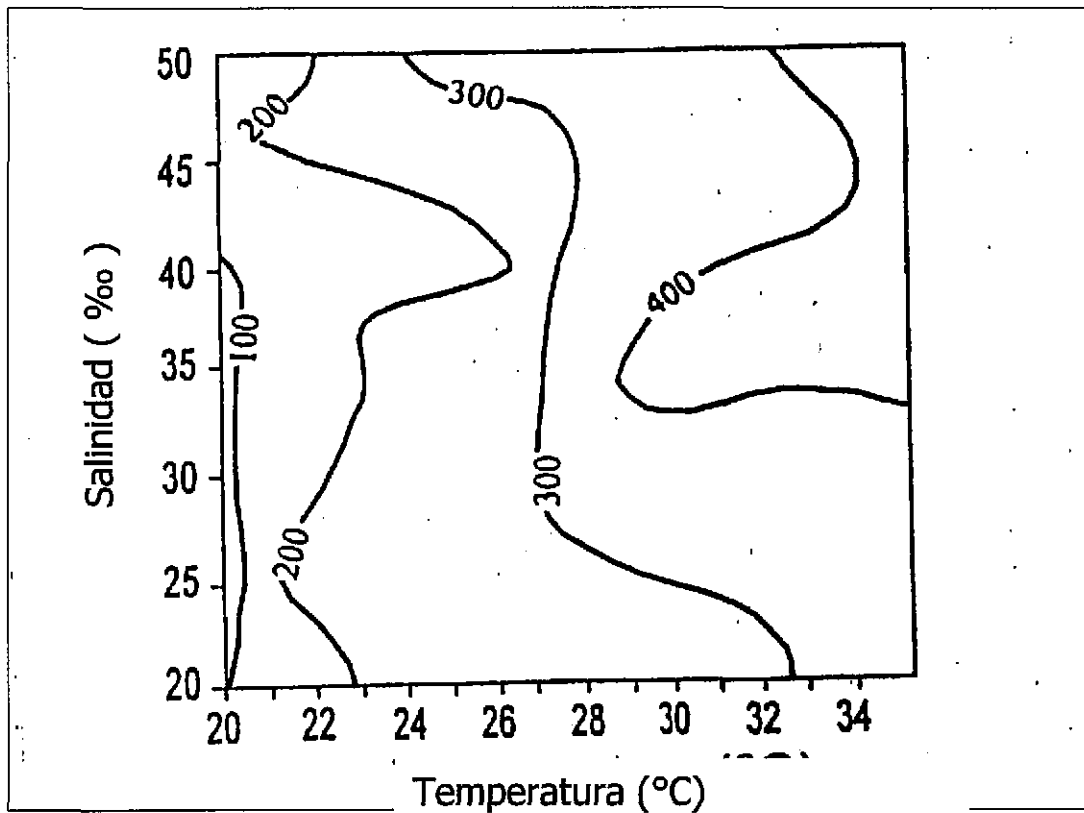


Figura. 6. Superficie de respuesta del peso final de *L. vannamei* a diferentes temperaturas y salinidades durante 40 días. Las isobaras muestran el peso final en mg.

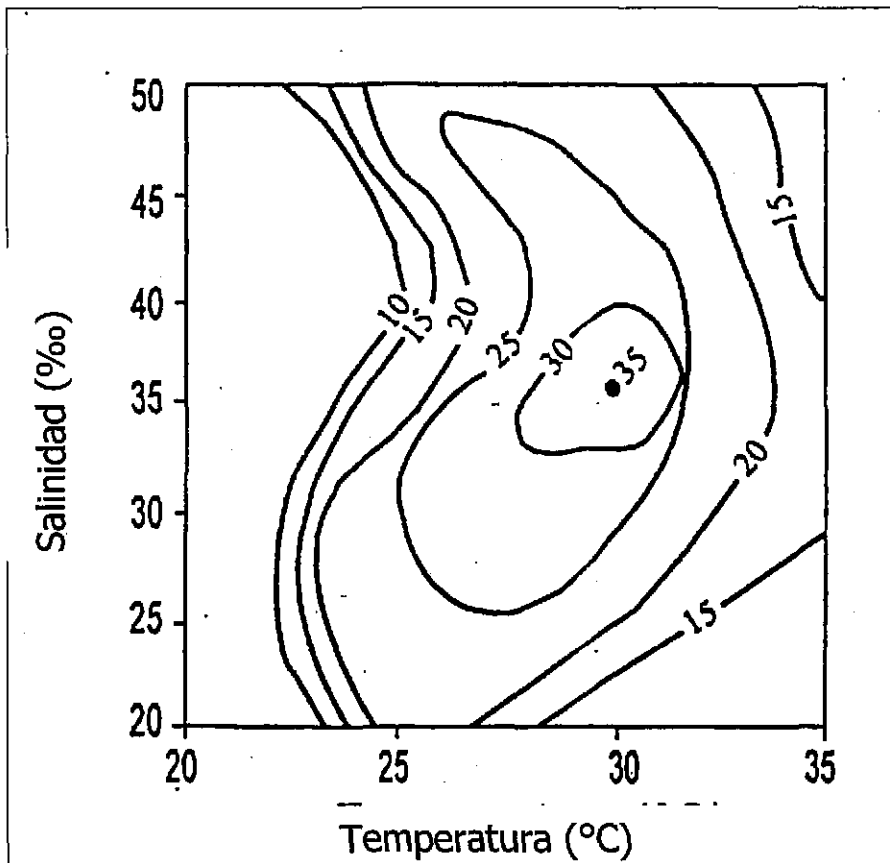


Figura. 7. Superficies de respuestas de la producción total de *L. vannamei* a diferentes temperaturas y salinidades durante 40 días. Las isobaras muestran el peso total del tratamiento en gramos.

La superficie de respuesta del IIRB mostró que las mejores condiciones de salinidad y temperatura para el crecimiento y supervivencia de las postlarvas de *L. vannamei* se encontraron en 35‰ y 30 °C, con un efecto mayor sobre el índice de la temperatura que de la salinidad (Fig. 8).

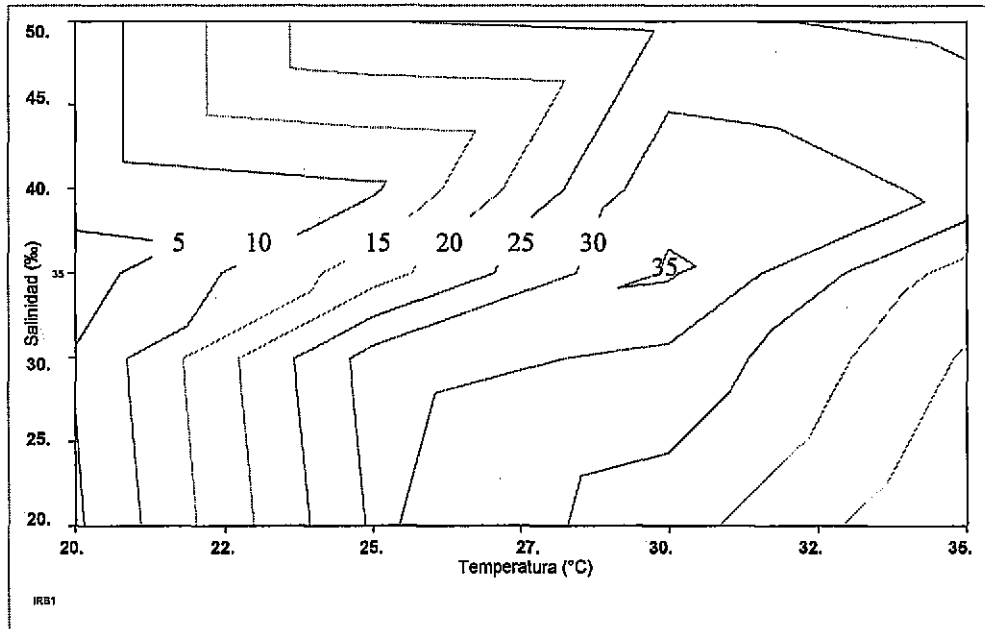


Figura. 8. Superficies de respuestas del IRB de *L. vannamei* a diferentes temperaturas y salinidades durante 40 días. Las isobaras muestran el incremento relativo de la biomasa del tratamiento en %.

Discusión

Aunque la densidad se mantuvo constante durante esta parte del trabajo es importante señalar que la respuesta obtenida no tuvo influencia por este parámetro. La densidad utilizada fue de 0.5 org/l o 122.5 org/m², la cual se encuentra dentro del intervalo de 50 a 200 org/m² utilizado por Aquacop (1984) y menores que las de Tacon (1986) de 200 a 300 org/m², para *L. vannamei*. En otros trabajos García *et al.* (1998) utilizó una mayor densidad de 1.6 org/l para postlarvas de *L. setiferus* en los cuales no encontraron ningún efecto de la densidad sobre el crecimiento y supervivencia.

Las tasas de crecimiento en este trabajo se registraron en un intervalo de 1.27 a 11.16 mg/día con un promedio de 6.5 mg/día en camarones PL₁₅ de 17 a 21 mg de peso húmedo. Camarones más grandes de *L. vannamei* (360 mg) han presentado tasas de crecimiento mayores de 40.8 a 65.7 mg/día (Rosas *et al.*, 2001). En otros estudios en condiciones experimentales con postlarvas y juveniles tempranos se han encontrado menores tasas de crecimiento para otros camarones como *L. setiferus*, en los trabajos de Martínez (1996) quién registro tasas de crecimiento de 0.76 a 4.08 con una media de 2.26 mg/día y García *et al.* (1998) de 0.475 a 1.95 con una media de 0.79 mg/día para la misma especie del Golfo de México.

En general las tasas de crecimiento y supervivencia obtenidos en este trabajo están dentro de los intervalos registrados en los cultivos comerciales. Con este trabajo se demuestra que el crecimiento y la supervivencia del camarón

blanco *L. vannamei* dependen de la temperatura, salinidad y de la interacción temperatura-salinidad.

Los resultados muestran la mejor combinación temperatura-salinidad para las dos variables de respuesta estudiadas y su interacción en el que tenemos que la mejor supervivencia se presentó en la combinación de 25°C y el intervalo de salinidad de 20 a 30‰. Esto está de acuerdo con los resultados de Bray *et al.* (1994), solo en cuanto a la supervivencia en el sentido de que una baja salinidad puede resultar óptima para esta especie cuando la temperatura es de alrededor de 25°C. En cambio en cuanto al crecimiento es lo contrario al igual que lo reportado por Rosas *et al.* (2001) quienes encontraron que camarones de *L. vannamei* de 360 mg cultivados durante 40 días a 15‰ obtuvieron un peso final promedio de 2,025 mg, mayor que el registrado en 40‰ (1917 mg).

El mejor crecimiento se obtuvo en el intervalo de 30 a 32°C y la salinidad de 34 a 36‰. Pero la interacción óptima se encontró mediante el IIRB donde la relación crecimiento-supervivencia fue mejor en 30°C y 35‰. En términos generales el IIRB resultó ser un buen indicador de la mejor condición para el crecimiento de las postlarvas y juveniles tempranos. A través de este índice se pudo corroborar que la salinidad es el factor que tiene el menor efecto dentro de los intervalos del estudio (20 a 50‰). Dicho índice permitió confirmar que el cultivo de postlarvas y juveniles tempranos es mejor en temperaturas alrededor de 30 °C.

La temperatura tiene un efecto importante sobre las actividades de los camarones, consumo de alimento y crecimiento. Los camarones a 20°C estuvieron relativamente inactivos y exhibieron bajo consumo de alimento comparados con organismos hiperactivos en temperaturas de 35°C. Cuando se les suministro alimento a saciedad, los camarones cultivados a 35°C tienen la más alta tasa de consumo de alimento. Esas observaciones están de acuerdo con lo encontrado para el crecimiento de *F. aztecus* por Zein-Eldin y Aldrich (1965) y Zein-Eldin y Griffith (1966).

Los resultados obtenidos en cuanto a la salinidad óptima para *L. vannamei* no son conclusivos ya que Bray *et al.* (1994) muestra que 5 y 15‰ producen un peso final significativamente mayor que otros tratamientos y por el contrario salinidades de 49‰ producen crecimientos significativamente menores. Huang (1983) encontró que el mejor crecimiento para *L. vannamei* estuvo alrededor de 20‰ y se presentaron pobres resultados a 5‰ y 45‰. Sin embargo, el crecimiento registrado en las diferentes salinidades en este trabajo esta de acuerdo con los resultados obtenidos para postlarvas de *L. vannamei* por Bartlett *et al.* (1990) quienes encuentran que el mejor crecimiento se presentó en el intervalo de salinidad de 30‰ a 45‰. Con esos resultados se confirma que dentro del intervalo óptimo de temperatura la tolerancia a la salinidad es amplia y un buen crecimiento puede ser obtenido entre salinidades de 25‰ y 45‰.

Sin embargo, la diferencia en la respuesta a la salinidad de los estudios se puede deber a la diferencia en tamaño de los camarones utilizados en los

experimentos ya que Rosas *et al.* (1999) encontraron que la tolerancia a la salinidad y la respuesta del crecimiento están estrechamente vinculadas con la edad de los camarones y particularmente en el intervalo de PL₁₀ a PL₃₀. Esto puede presentarse por que los mecanismos fisiológicos asociados con la tolerancia a la salinidad tardan en desarrollarse, lo que hace que los animales más pequeños (postlarvas y juveniles tempranos como los utilizados en este trabajo crezcan mejor en salinidades relativamente más altas que los camarones más grande como los utilizados por Bray *et al.* (1994) y Rosas *et al.* (1999).

En cambio Bassanesi (1982) encontró que *L. stylirostris* fue menos tolerante a bajas salinidades que *L. vannamei* lo cual esta de acuerdo con los hábitos de las dos especies.

Lester y Pante (1991) consideran que los camarones peneidos pasan a través de tres etapas de vida: larvas adaptadas a salinidades oceánicas y temperaturas superficiales, juveniles adaptados a salinidades estuarinas y patrones de temperatura costera y los adultos los cuales están adaptados a salinidades oceánicas y temperaturas de fondo. Wyban *et al.*(1995) sugiere que la temperatura óptima para el mejor crecimiento dependen del tamaño específico del camarón y disminuyen conforme se incrementa el tamaño del camarón. Para pequeños camarones (<5 g), la temperatura óptima puede ser mayor de 30°C, mientras que para camarones adultos la temperatura óptima se encuentra alrededor de 27°C.

Los camarones utilizados en este estudio tuvieron características de postlarvas-juveniles tempranos con adaptación de condiciones oceánicas salinas a salobres costeras. Por lo que encontramos que estadios más tempranos tengan tolerancia a salinidades más altas (35‰) y estadios posteriores tengan tolerancia a salinidades más bajas (15‰).

Este estudio ha mostrado que existe una estrecha relación entre las condiciones óptimas determinadas experimentalmente para la producción y las condiciones prevalecientes en el ambiente costero del cual los organismos son originarios.

III. TASA METABÓLICA

Respiración

El metabolismo respiratorio ha sido considerado un indicador del estado fisiológico de los crustáceos, ya que éste incluye necesidades energéticas para muchos procesos metabólicos como la regulación osmótica (Findley *et al.*, 1978). Esto se debe a que la mayoría de los procesos regulatorios tienen lugar en el medio interno donde los procesos demandan el consumo de energía como la actividad cardíaca, la transportación de aminoácidos y el movimiento del escafocerito. Además, el metabolismo respiratorio determinado como consumo de oxígeno es el mejor indicador del uso de la energía. Cuando se relaciona con la asimilación éste es un buen indicador de las necesidades de energía de un organismo (Dame y Vernberg, 1982).

El conocimiento de los requerimientos de oxígeno de animales acuáticos es de gran importancia para la acuicultura en todos los niveles de intensidad de cultivo (Weaton, 1977) y son importantes en la transportación de organismos. Los datos de respiración suministran una buena base para calcular la capacidad de carga, particularmente de sistemas intensivos y semi-intensivos de cultivo de crustáceos y peces (Gasca-Leyva *et al.*, 1991). Los principales factores que afectan los requerimientos de oxígeno en los camarones son el peso del cuerpo, la temperatura ambiental, la salinidad y la dieta. En general el camarón ha mostrado alta tolerancia y buena resistencia a variaciones en salinidad, sin

embargo en términos de rendimientos en sistemas comerciales se han detectado problemas graves ocasionados principalmente por altas salinidades y bajas temperaturas.

El término metabolismo, en sentido amplio engloba la suma de todas las reacciones químicas que ocurren en un organismo. La tasa metabólica mide la conversión de energía química a calor (energía liberada como calor por unidad de tiempo). La determinación de la tasa metabólica puede utilizarse para calcular las necesidades energéticas de un animal. La medida de esta tasa a diferentes temperaturas ambientales proporciona información acerca de los mecanismos de un animal para conservar o disipar el calor. La tasa metabólica basal es un término médico. Esta describe la cantidad mínima de energía requerida para soportar los procesos esenciales de la vida tales como la función del corazón, respiración y tono muscular, cuando el organismo está en completo reposo, en el estado post-absorbativo (por ejemplo, sin consumir alimento durante las pasadas 12 horas) y en un ambiente estable térmicamente. Estas condiciones son difíciles de cumplirse al estudiar animales, por lo tanto al determinarla se describen las condiciones del experimento y se refiere como la tasa metabólica en reposo o estándar (Louw, 1993).

Los factores que influyen la tasa metabólica son la temperatura ambiental, la hora del día, la época del año, la edad, el sexo, peso, talla, estrés, tipo de alimento que se metaboliza y la reproducción (Eckert *et al.*, 1990). Esta tasa se

refiere al metabolismo energético por unidad de tiempo y en principio puede ser determinada por cuatro estrategias:

- Mediante la diferencia entre el valor energético de todo el alimento ingerido y el valor energético de todos los productos de excreción.
- Por medio de la producción total de calor del organismo: Este método debe dar información acerca de todos los combustibles utilizados y en principio es el más exacto.
- La cantidad de oxígeno utilizado en los procesos de oxidación puede ser utilizada para determinar la tasa metabólica (Schmidt-Nielsen, 1993). La estimación indirecta de la tasa de energía se lleva a cabo mediante el metabolismo oxidativo. Para lo cual se mide la cantidad de oxígeno consumido y la cantidad de bióxido de carbono producido sobre un periodo de tiempo. El consumo de oxígeno y la producción de bióxido de carbono son continuos y hay poco almacén de oxígeno dentro del cuerpo. El bióxido de carbono es almacenado en cantidades apreciables como bicarbonato en la sangre y las cantidades cambian bajo algunas circunstancias, tales como en los cambios de temperatura del cuerpo. Por lo tanto, la determinación del consumo de oxígeno proporciona la forma más precisa de estimar la utilización de la energía indirectamente, ya que el consumo de oxígeno y el gasto de energía están directamente relacionados bajo una variedad de circunstancias (Hainsworth, 1981).

- La resonancia magnética nuclear (RMN) para caracterizar directamente el metabolismo de grupos fosfatos de gran energía, tal como ocurre dentro del animal.

3.1. El efecto de la temperatura y la salinidad sobre el consumo de oxígeno.

Se ha determinado en acuicultura que la concentración de oxígeno y la tasa de consumo de oxígeno son factores importantes en el diseño y manejo de sistemas semi-intensivos e intensivos. Bajos niveles de oxígeno disuelto limitan la respiración, el crecimiento y el alcance de varias actividades (Jobling, 1981). Los dos parámetros abióticos más importantes que afectan las prácticas acuícolas de los camarones peneidos son la temperatura y la salinidad

El cultivo del camarón en Latino América se ha incrementado en los últimos treinta años y su intensificación se ha centrado sobre la producción de *Litopenaeus vannamei* y *L. stylirostris*. Sin embargo, la biotécnica de este crustáceo se ha enfocado al cultivo de razas más vigorosas dejando a un lado el conocimiento de los requerimientos respiratorios bajo las distintas condiciones de temperatura y salinidad, necesarios para la optimización de los sistemas de cultivo. Los primeros estudios realizados en los crustáceos decápodos de importancia comercial en acuicultura fueron con postlarvas del langostino *Macrobrachium rosenbergii* en el que se encontró un incremento del consumo de oxígeno conforme se incrementaba la temperatura y solo se encontraron diferencias significativas en el consumo de oxígeno a diferentes salinidad (0‰ a 20‰) en los organismos más grandes, en los que el consumo de oxígeno disminuyó conforme se incrementó la salinidad (Stephenson y Knight, 1980); mientras que en juveniles la tasa de consumo de oxígeno y el coeficiente respiratorio se vieron afectados por la temperatura, salinidad y la interrelación

entre estos dos factores (Nelson *et al.*, 1977). Posteriormente, se realizaron evaluaciones del efecto de la temperatura y salinidad sobre el consumo de oxígeno de larvas de *Palaemon serratus*, *Macrobrachium olfersi*, *Macrobrachium rosenbergii* y *Macrobrachium acanthurus*; y se encontró que en los estadios de zoea el consumo de oxígeno por individuo se incrementaba con la edad (o peso) de la larva de acuerdo a la función $R = a w^b$, pero no se encontró una relación significativa entre el consumo específico y el peso seco de los estadios larvales, aunque los consumos específicos más altos siempre se observaron en la etapa zoea IV para todas las combinaciones de temperatura y salinidad (Yagi *et al.*, 1990). En *Macrobrachium olfersi* se observó un aumento de la tasa metabólica conforme se incrementó la temperatura en todas las etapas del desarrollo embrionario (Montenegro y Moreira, 1992).

En cuanto a juveniles y adultos de *Macrobrachium acanthurus* se estimó que las tasas de consumo de oxígeno oscilaron entre 100 y 9,500 mg O₂/kg/h (para organismos entre 0.33-34 g) y se incrementaron proporcionalmente con la temperatura e inversamente con el peso corporal; mientras que las tasas respiratorias disminuyeron conforme se incremento la salinidad, siendo más marcadas en las temperaturas más bajas y ausente a 35 °C (Gasca-Leyva *et al.*, 1991).

En relación con los camarones peneidos se ha encontrado al evaluar el efecto de la temperatura y salinidad sobre el consumo de oxígeno de juveniles y adultos de *F. brasiliensis* de 1.5 a 10 g que el consumo se relaciona directamente

con el peso, la salinidad y la temperatura (Scelzo y Zuñiga, 1987). En cuanto a *Penaeus monodon*, además de medir el efecto de la temperatura y salinidad se determinó el efecto del oxígeno disuelto, encontró que el consumo de oxígeno es independiente del oxígeno disuelto cuando se tiene 4.0 mg/l a 30 ‰ y 20°C, 25°C y 30 °C, pero este disminuye cuando se reducen los niveles de oxígeno por debajo de 4.0 mg/l, además se determinó que la salinidad no tiene un efecto medible sobre el consumo de oxígeno (dentro de 3‰ a 45‰); sin embargo, a 3 ‰ los camarones menores de 1.3 g mostraron mayor tolerancia que los de 9.2 g a los niveles de oxígeno disuelto (Liao y Murai, 1986).

En *Marsupenaeus japonicus* se encontró que las tasas de consumo de oxígeno y excreción de amonio se incrementan cuando se incrementa la temperatura en un intervalo de 15°C a 35°C a 4 niveles de salinidad (15‰, 20‰, 25‰ y 30‰); además, el consumo de oxígeno disminuyó cuando se incrementó la salinidad entre 15‰ y 25‰; sin embargo, las diferencias en cuanto al consumo de oxígeno entre los tratamientos de salinidad no fueron significativas a 35 °C (Chen y Lai, 1993). En *Fenneropenaeus indicus* se determinó que el consumo de oxígeno es afectado significativamente por la temperatura y el peso corporal, pero no por la salinidad; y aparentemente las tasas metabólicas no parecen tener relación directa con el gradiente osmótico (Kutty *et al.*, 1971).

Posteriormente, se determinó el efecto de la salinidad sobre el consumo de oxígeno de *Marsupenaeus japonicus*, *Fenneropenaeus chinensis*, *P. monodon* y *L. stylirostris*; encontró que al someter a *Marsupenaeus japonicus* a

un cambio de salinidad de 37‰ a 10‰, se presentó un incremento en su consumo de oxígeno de 300 % en relación con el valor inicial y se estabilizó a 200 % después de dos horas, una vez que se estabilizan las condiciones iniciales (37‰) el consumo de 200 % permanece hasta casi seis horas (Dalla-Via, 1986). Por otro lado Chen y Lin (1995) encontraron que en juveniles de *Fenneropenaeus chinensis* el consumo de oxígeno disminuyó cuando se incrementaron los niveles de salinidad (10‰ a 30‰).

Gaudy y Sloane (1981) realizaron estudios con postlarvas de *Penaeus monodon* y *L. stylirostris* con y sin aclimatación a diferentes salinidades y no encontraron diferencias significativas en el consumo de oxígeno de ambas especies. Chen y Fang (1986) sometieron a cambios bruscos de salinidad a *Metapenaeus ensis*, y encontraron que la tasa respiratoria se caracteriza por tener una respuesta metabólica consecutiva al cambio de salinidad, presentó un periodo de incremento agudo, disminución, un incremento y entonces la restauración de la tasa de consumo (al estado normal).

Finalmente en los estudios realizados con las especies de peneidos de México se ha analizado el efecto de la concentración de amonio y nitritos sobre la respiración de postlarvas de *L. setiferus* (Alcaraz *et al.*, 1999) y se ha encontrado que esta especie nativa del Golfo de México es un organismo sensitivo al efecto combinado de amonio o nitritos con bajas concentraciones de oxígeno disuelto. Martínez (1996) reporta que las postlarvas de esta especie se comportan como oxi-conformadores (aquellos organismos en los cuales el

consumo de oxígeno depende del nivel de oxígeno externo) en concentraciones por debajo de 3 mg/l, y para *L. vannamei* de 2 mg/l a 5 mg/l (Villarreal *et al.*, 1994; Martínez-Palacios *et al.*, 1996). Al determinar el efecto de la temperatura y salinidad sobre la tasa rutinaria de consumo de oxígeno de postlarvas a juveniles de *F. californiensis* y *Litopenaeus vannamei* (Villarreal *et al.*, 1993; Villarreal *et al.*, 1994); encontraron que el consumo de oxígeno se incrementó con la temperatura en un intervalo de 0.0059 mg /g/min a 25 ‰ y 20 °C a 0.0147 mg/g/min a 35 ‰ y 28 °C, para *L. vannamei*; el mismo patrón de incremento se encontró en *F. californiensis*, aunque no en la misma proporción; en cuanto a la salinidad no hubo un efecto significativo estadísticamente.

En cuanto al efecto de la temperatura sobre el consumo de oxígeno de *L. vannamei* y *P. monodon*; se encontró que en estanques de *L. vannamei* la respiración nocturna con relación a la concentración de oxígeno disuelto y temperatura, esta dada en función de la temperatura del agua, más que por el oxígeno disuelto en los estanques (Madenjian, 1990a); posteriormente Madenjian (1990b) determinó que la respiración de los camarones en los estanques de producción es de menor importancia, comparado con el consumo que se produce en el sedimento. Por otro lado Martínez-Palacios *et al.* (1996) determinaron que la tasa respiratoria de *L. vannamei* es inversamente proporcional al peso corporal y directamente proporcional a la temperatura, aunque no se presentó una tendencia tan clara, además se consideró que probablemente la respiración se vio afectada a 20 °C, ya que se encuentra por debajo del rango natural de este organismo.

La importancia de la determinación del consumo de oxígeno por los camarones se debe a que el oxígeno es el último aceptor de electrones de la cadena respiratoria y como tal da cuenta de la energía metabólica invertida en responder ante los cambios ambientales. Por lo que es una medida directa de las necesidades de energía y por lo tanto nos ayuda a establecer los requerimientos energéticos en el camarón. La información sobre el consumo de oxígeno a diferentes temperaturas y salinidades para el camarón se encuentra fragmentada y no cubre por lo menos la mayoría de las condiciones bajo las cuales se encuentran sujetos los cultivos comerciales la finalidad del presente experimento fue determinar el efecto de la temperatura (20°C, 25°C, 30°C, 35 °C) y la salinidad (15‰, 25‰, 35‰ y 45‰) sobre el consumo de oxígeno del camarón blanco del Pacífico *L. vannamei* (0.5 g a 30 g).

Materiales y Métodos

El presente trabajo se realizó en Mazatlán, Sinaloa, México, en el Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo (CIAD-Mazatlán). Los experimentos se llevaron a cabo durante los meses de agosto de 1997 a diciembre de 1998. En el primero se determinó el consumo específico de oxígeno (QO₂E) a diferentes temperaturas (20°C, 25°C, 30°C y 35°C) en 35‰ de salinidad. En el segundo se determinó el QO₂E a diferentes salinidades (15‰, 20‰, 25‰, 30‰, 35‰, 40‰ y 45‰) a la temperatura de 28°C y en el tercer experimento se midieron diferentes combinaciones de temperatura (20°C, 25°C, 30°C, 35 °C) y salinidad (20‰, 30‰, 35% y 40‰), con un promedio de 25 organismos por tratamiento; con un intervalo de peso entre 0.4 a 30 g.

Camarones

Se trabajó con camarón blanco *Litopenaeus vannamei*, éstos se obtuvieron de tres fuentes:

- Camarones de la granja camaronícola "La Clementina", ubicada en el municipio de Mazatlán.

- Camarones cultivados en el CIAD-Mazatlán provenientes del laboratorio de Maricultura del Pacífico, ubicado en el municipio de Villa Unión, Sinaloa, a 30 minutos del CIAD- Mazatlán.
- Camarones del estero San Ignacio, localizados a 5 km del CIAD-Mazatlán

En todos los casos los camarones se transportaron en bolsas de polietileno con un volumen de 25 l de agua proveniente del lugar de captura a una densidad de 35 organismos por bolsa. Las bolsas fueron depositadas en tanques de 600 l, donde se había colocado previamente agua de mar, liberó a los camarones cuando se igualaba las temperaturas del agua del medio con la de las bolsas de transporte. Este procedimiento se realizó con el fin de evitar el impacto de un cambio brusco de temperatura.

Los camarones se mantuvieron en el laboratorio en un sistema de recirculación de agua con filtros biológicos, dicho sistema consta de cuatro tanques de 600 l; el sistema se mantuvo con aireación constante y con alimentación *ad libitum* dos veces al día (alimento comercial para camarón marca PIASA, con un 28% de proteína); con un fotoperiodo de 12L:12O (la fotofase comenzó a las 06:30 a.m.). La temperatura del laboratorio varió entre 19°C y 36 °C y la del agua de los tanques entre 20°C y 35 °C, de acuerdo al experimento en turno; el control de esta se llevó a cabo utilizó calentadores y aire acondicionado.

Respirómetro

Se construyó un respirómetro de flujo semicerrado (anexo II) según el modelo de Ross y Ross (1983). Para su realización se utilizó recipiente rectangular de plástico de 30 l de capacidad en la que se instalaron cuatro cámaras de prueba (a través de una serie de mangueras). Las cámaras utilizadas fueron de vidrio de varios volúmenes adecuados a la talla del organismo a medir, lo que correspondió a 70 ml para organismos de 0.4g a 3g, 300 ml para organismos de 4g a 10g y 600 ml para organismos de 11g a 30g por cámara. Se instaló un difusor de aire y un filtro de malla de 120 μ en la entrada del agua a las cámaras de prueba para evitar la presencia de burbujas de aire dentro de estas.

El volumen total de los sistemas cerrados fue de 370 a 970 ml, dependiendo de las cámaras de prueba ya que esta a su vez depende del organismo al que se le este midiendo el consumo de oxígeno (intervalo de peso 0.4g a 30 g). La tasa de flujo en el sistema cerrado fue de 10 a 15 % del volumen total por minuto.

En la cámara de medición se insertó el electrodo de un oxímetro YSI modelo 59 y dentro se colocó un agitador magnético para mantener homogénea el agua de la cámara. De ahí se comunicó al lugar donde se encontraban las cámaras de prueba, por medio de un sistema de mangueras de hule de 1/4" de diámetro y válvulas de dos vías.

El flujo de agua en el sistema se mantuvo por medio de 4 bombas marca Eheim de 115 volts (una bomba para cada cámara de prueba). Durante la operación de este sistema el agua se bombeaba de la cámara de prueba hacia el acuario o hacia el sensor del oxímetro; cuando se realizaba la medición del consumo de oxígeno se cerraba el sistema por medio de las válvulas de tal manera que el organismo no contara con una renovación de agua oxigenada, además de que esto permitía medir el consumo de oxígeno sin que el agua estuviera en contacto con el medio ambiente.

El oxímetro se calibró diariamente; de la misma manera se verificó la temperatura, el oxígeno y la salinidad del agua del sistema cada vez que se realizaban los experimentos. La temperatura se midió con un termómetro de mercurio marca Branam (0°C a 50 °C), con una desviación de ± 1 °C; y la salinidad con un refractómetro American Optical (0‰ a 160 ‰), con una desviación de ± 0.5 ‰.

La salida analógica del oxímetro se conectó a una computadora, a través de un cable RS-232 con un programa denominado PROCOM 1.3 para captar la información. Dicho programa produce un archivo de datos en forma ASCII, que se exporta a una hoja de cálculo para análisis posterior.

Abastecimiento de agua

El agua que se utilizó para los experimentos provenía del tanque reservorio del CIAD-Mazatlán, la cual era bombeada directamente de la orilla del mar.

En un principio se observó que la demanda de oxígeno en las cámaras de prueba sin camarón era muy alta, y muy cercana al consumo observado en los camarones. Esto fue a causa de la presencia de microorganismos en el sistema de recirculación, principalmente bacterias. Posteriormente para evitar la contaminación por bacterias en el agua de mar, antes de utilizarla se filtró y se esterilizó con cloro al 5 % (3 ml/l) dejándola reposar por 24 horas, neutralizó con tiosulfato de sodio (150 mg/l) y un reposo final por 24 horas (Hemerick, 1973). El sistema se lavó semanalmente con cloro al 10%. Para tomar en cuenta el posible consumo de oxígeno por bacterias durante cada uno de los experimentos, se midió siempre un blanco (una cámara de prueba sin camarón).

Con el objeto de disminuir los factores de confusión en la determinación del consumo de oxígeno de los camarones a diferentes tamaños y por el efecto del estrés por la manipulación se llevo acabo un experimento preliminar para confirmar que el procedimiento a seguir da resultados estables y confiables. Los resultados se muestran en el anexo III.

Aclimatación de los organismos

Los organismos se aclimataron a las temperaturas de 20°C, 25°C, 30°C y 35°C, y a las salinidades de 15‰, 25‰, 35‰ y 45‰ por un mínimo de 8 días antes de cada experimento y de acuerdo al experimento en turno.

A todos los camarones utilizados se les suspendió el alimento 48 horas antes de realizar el experimento en turno, para evitar alteración en el consumo de oxígeno por el metabolismo de la digestión (Scelzo y Zuñiga, 1987).

Consumo de oxígeno en condiciones de reposo

Se determinó el consumo específico de oxígeno en condiciones de reposo en cuatro temperaturas (20°C, 25°C, 30°C y 35 °C) con cinco salinidades (15‰, 20‰, 25‰, 30‰, 35‰, 40‰ y 45‰) para cada experimento se utilizó en promedio de 25 a 40 organismos dependiendo del experimento, con un intervalo de peso de 0.4 g a 30 g.

Las mediciones del consumo de oxígeno se iniciaron una vez que se había determinado el tiempo mínimo para evitar el estrés, se consideraron los resultados obtenidos en el primer experimento y de acuerdo al criterio de Martínez-Palacios *et al.* (1996).

Los camarones se pesaron en una balanza granataria digital OHAUS GT4800, eliminó el exceso de agua con papel absorbente antes de ser pesados y posteriormente se introdujeron a las cámaras de prueba, por un periodo de cinco horas, tiempo que se consideró suficiente para su recuperación del estrés. Una vez estable y a saturación el oxígeno en las cámaras, se cerró el circuito del sistema respirométrico y se realizaron las mediciones por un lapso de 7 a 10 minutos, en total oscuridad; transcurrido este tiempo se abrió el circuito, y posteriormente se retiró a los organismos. Siempre fue el mismo procedimiento para cada uno de los 25 experimentos.

Análisis de los datos

Para los cálculos del consumo de oxígeno de cada organismo (mg/l), se utilizaron los datos del cambio de concentración de oxígeno entre el segundo y sexto minuto. Con eso se evito tomar datos después de que el consumo de oxígeno tendiera a ser asintótico lo que indica que los organismos comienzan a compensar. A partir de estos cálculos se obtuvo el consumo de oxígeno (QO_2) en mg O_2 /kg con la siguiente formula:

$$QO_2E = (A_o - A_b) (B_s + B_f - B_o / 1000) (60 / C_t)$$

y el consumo específico de oxígeno (QO_2E) en mg O_2 /kg/h:

$$QO_2E = (A_o - A_b) (B_s + B_f - B_o / 1000) (60 / C_t) (1000 / D_w)$$

donde;

A_o es el oxígeno consumido por el camarón en mg/l durante el periodo de medición; A_b es el oxígeno consumido por el blanco en mg/l durante el periodo de medición; B_s es el volumen de agua en el sistema en ml; B_f es el volumen de agua en el frasco en ml; B_o es el volumen del organismo en ml; C_t es el tiempo de medición en minutos; y D_w es el peso húmedo del organismo en gramos.

Finalmente la ecuación se reduce a:

$$\text{Consumo Específico}(QO_2E) = (A) (B / 1000) (60 / C) (1000 / D)$$

Donde: A es el oxígeno consumido por el camarón en mg/l durante el periodo de medición; B es el volumen de agua en ml; C es el tiempo de medición en minutos; y D es el peso húmedo del organismo en gramos.

Para obtener el volumen ocupado por el camarón en el sistema se utilizó el peso del camarón y se interpoló en la gráfica de la relación peso-volumen desplazado (Fig. 9), la cual se elaboró previo al inicio de este experimento mediante la determinación de la relación peso húmedo de los camarones y el volumen de agua desplazada por los camarones en una probeta graduada, utilizó camarones de 0.4 g hasta 30 g.

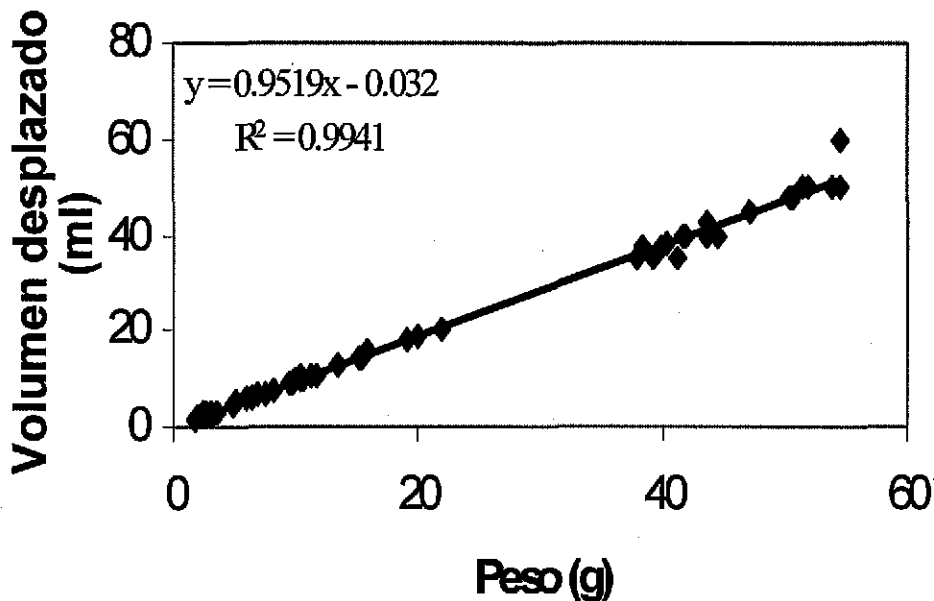


Figura. 9. Relación Peso-volumen desplazado de camarones (*L. vannamei*) utilizados en el experimento

Los Consumos Específicos (QO₂E.) y pesos se transformaron a logaritmos para linealizarlos datos; y sus resultados se graficaron, en el eje de las ordenadas el logaritmo del QO₂E. en mg O₂/kg/h, y en el eje de las abcisas el logaritmo del peso en mg; y a toda la serie de datos se le aplicó un análisis de regresión simple de acuerdo a:

$$\log y = a + b (\log x)$$

donde y es el valor del QO₂E. , x es el peso húmedo de los organismos, a es la ordenada al origen y b es la pendiente de la recta.

El análisis anterior se realizó con el fin de expresar la relación del QO_2E de Oxígeno del organismo con respecto a su peso, en los diferentes tratamientos estudiados. Para analizar los datos se realizó un análisis de covarianza y prueba de Tukey HSD para n desigual para determinar el efecto de la temperatura, salinidad y la interrelación entre estos dos factores sobre el Consumo Específico entre los diferentes tratamientos siguiendo los criterios de Montgomery (1984) en el programa estadístico STATISTICA 98 Edition 1984 –1998. Para graficar la interacción temperatura-salinidad-consumo de oxígeno se utilizó el programa estadístico SYSTAT versión 7.0 1997..

Resultados y Discusión

Los resultados muestran que los camarones adultos generalmente consumen más oxígeno que camarones pequeños, sin embargo por unidad de masa, camarones pequeños consumen más oxígeno. Pero la relación alométrica del peso vs. consumo de oxígeno es descrita por la ecuación potencial de $Y = aX^b$ y para propósitos de su análisis se transforma en log-log. En la Fig 10 se muestra la relación entre el consumo de oxígeno y el peso a diferentes temperaturas. Se encuentra que conforme aumenta la temperatura de 20 a 35 °C aumenta el consumo de oxígeno.

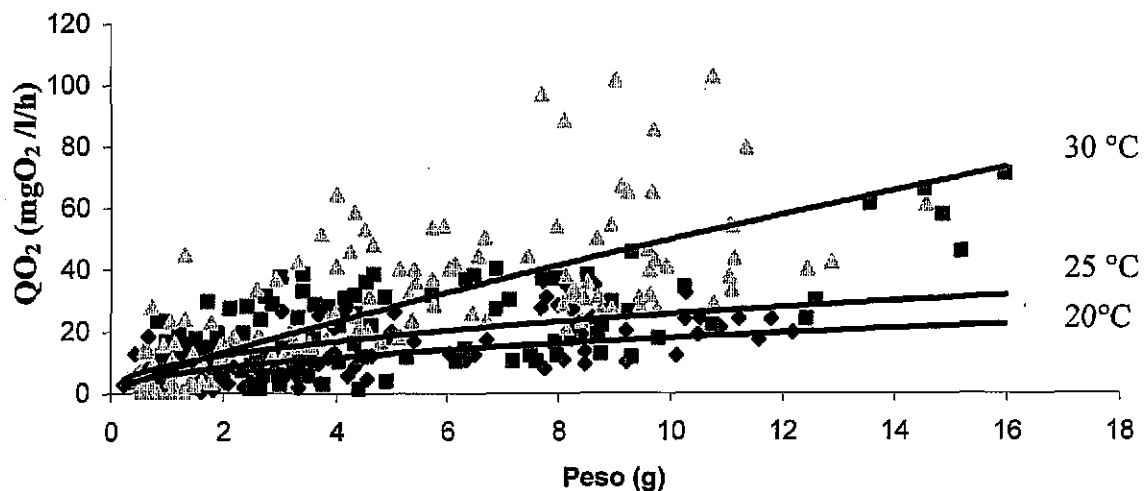


Fig. 10. Relación del consumo de oxígeno y peso a 20, 25 y 30°C del camarón blanco *L. vannamei*

En la Fig. 11 se muestran las rectas de regresión. Utilizó la relación potencial y con la finalidad de estandarizar el consumo de oxígeno se utilizó para el análisis de la información el consumo específico de oxígeno.

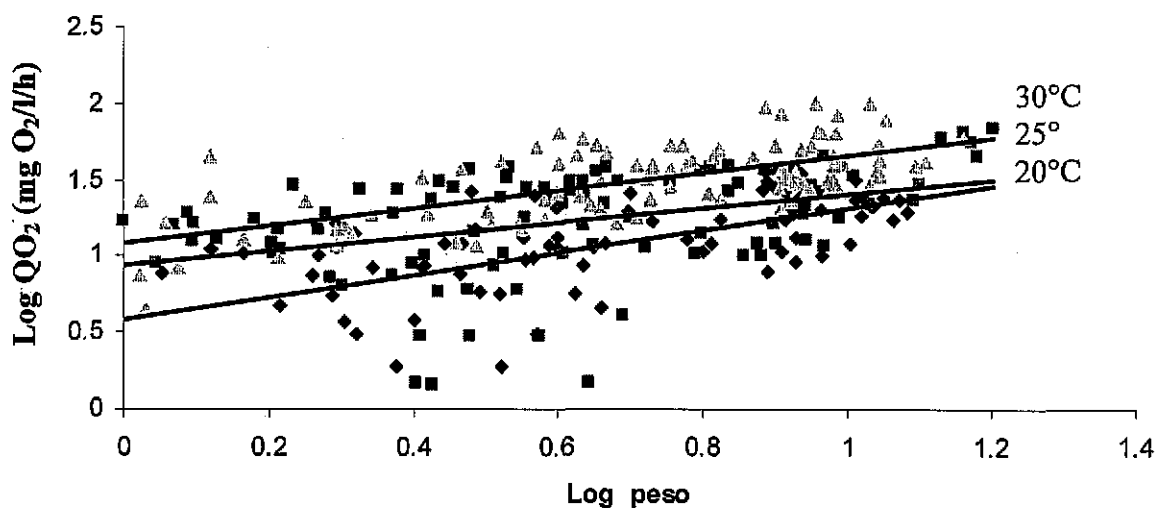


Figura 11. Relación entre log del consumo de oxígeno y log del peso a 20, 25 y 30°C.

Las ecuaciones de regresión entre el consumo específico de oxígeno en reposo y el peso del cuerpo a diferentes temperaturas se muestran en la Tabla 5. Así como el coeficiente específico del consumo de oxígeno promedio para cada temperatura (QO_2E), la pérdida de energía y el coeficiente termal (Q_{10}). En todos los casos las correlaciones son significativas ($p < 0.001$) y muestran que los consumos específicos de oxígeno (QO_2E) son inversamente proporcionales con

el logaritmo del peso del cuerpo de 20°C a 35 °C, y linealmente relacionadas con la temperatura (Fig. 12).

La tasa de consumo de oxígeno se incrementa conforme se incrementa la temperatura, relación similar a lo encontrado para otras especies de peneidos (Bishop *et al.*, 1980). La tendencia lineal general y paralela de las diferentes temperaturas se obtuvo al graficar todos los datos de temperatura a diferentes salinidades obtenidas en este experimento.

Tabla 5. Consumo específico de oxígeno y modelo de regresión del CEO vs peso para el camarón blanco a diferentes temperaturas, en 30‰.

Temperatura (°C)	QO ₂ (mg/kg/h)	Energía perdida (J/g/h)	Modelo de Regresión	n	R	P	Q ₁₀
20	213.10±76	3.047	log CE = 3.682-0.3527 log W	77	0.54	<0.0001	
25	396.45±89	5.669	log CE = 4.338-0.4926 log W	51	0.77	<0.0001	1.697
30	462.02±140	6.606	log CE = 4.659-0.5444 log W	60	0.81	<0.0001	1.862
35	966.73±354	13.824	log CE =5.218-0.6561 log W	78	0.70	<0.0001	1.785

¹Consumo Específico de Oxígeno.

²La energía para el costo metabólico fue calculado utilizando el valor de 14.3 J/ml/O₂ consumido.

³Q₁₀ = Coeficiente termal para la tasa de respiración a diferentes temperaturas.

Estos resultados están de acuerdo con lo encontrado para el comportamiento respiratorio de postlarvas (Villarreal *et al.*, 1994) y juveniles (Martinez-Palacios *et al.*, 1996) de *L. vannamei*. El análisis de covarianza (Tabla 6) muestra que hubo diferencias significativas entre las pendientes de las líneas de regresión (F = 2.63, p< 0.05). El contraste de medias señaló que el consumo de oxígeno es diferente en los organismos cultivados a 35°C.

En general las tasas de respiración para *L. vannamei* se encuentran dentro de los intervalos reportados para *P. monodon* (Ting, 1970), *M. japonicus* (Dalla Via, 1986; Chen y Lai, 1993), *Fenneropenaeus indicus* (Kutty *et al.*, 1971). El valor medio del Q_{10} (1.78) se encuentra cercano al promedio obtenido para *F. brasiliensis* de 1.7 y *F. aztecus* de 1.65 (Bishop *et al.*, 1980) . Los valores de Q_{10} fueron menores de 2 lo que significa un cierto grado de euritermia (Schlieper, 1952) y se incrementaron de 20 a 30 °C, lo que representa una ventaja en ambientes inestables. Posteriormente, se encontró una disminución a los 35°C, lo que indica una compensación termal en altas temperaturas (Donnelly y Torres, 1988), comportamiento que se manifiesta en los organismos cuando se acercan a los extremos de temperatura (Hainsworth, 1981).

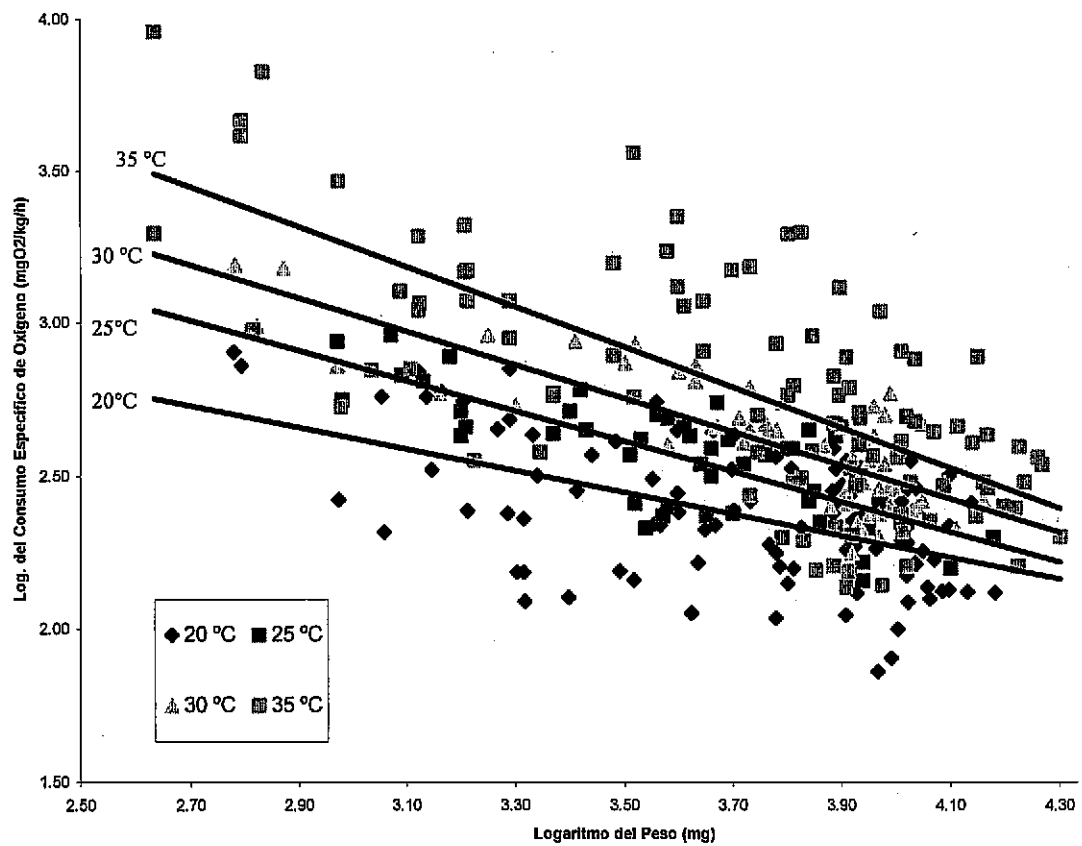


Figura. 12. Consumo específico de oxígeno de juveniles de *L. vannamei* a diferentes temperaturas (20°C, 25°C, 30°C, y 35 °C).

Tabla.6. Análisis de covarianza de las pendientes (b) de las rectas de regresión del consumo específico de oxígeno de juveniles de *L. vannamei* a 20°C, 25°C, 30°C y 35°C en 30‰ de salinidad.

Fuente de variación	Grados de libertad	Pendientes (b)	Suma de cuadrados	F _{0.05}	
20°C	75	0.353**	3.3969		
25°C	49	0.493	0.7610		
30°C	58	0.544	0.9373		
35°C	76	0.656	7.6485		Se rechaza Ho
Suma de Grupos	302	0.533	13.3677	2.63**	Ho=b1=b2=b3=b4
Entre Grupos	299		12.7438		
Total	305		26.9059		

Lo que podría significar un ajuste adaptativo en la disponibilidad de energía para la actividad, y se presenta cuando comienzan a adaptarse a temperaturas extremas los camarones (McFarly y Pickens, 1965). Registros de Q_{10} menores de 2 han sido sugeridos como una característica adaptativa en organismos poiquilotermos euritermos (McFarly y Pickens, 1965) y los resultados obtenidos en este trabajo para el camarón blanco están de acuerdo con esta condición. Además, Precht (1958) encontró que los valores menores de 2 del Q_{10} sugieren que existe un mecanismo homeostático en *P. monodon* y se presenta una compensación parcial. La energía para el costo metabólico fue calculado utilizando el valor de 14.3 J/ml/O₂ consumido, este es el equivalente energético para omnívoros herbívoros (como los camarones) y publicado por Elliot y Davison, (1975), Brafiel y Lewellyn, (1982) y Crisp, (1984).

La pérdida de energía (J/g/h) de peso específico presentó un incremento con el aumento de la temperatura. Relación similar a la encontrada para *P. monodon* (Kurmaly *et al.*, 1989).

La relación entre la temperatura y el consumo de oxígeno para *L. vannamei* se muestra gráficamente en la Fig. 13. Se encontró que el mayor aumento en el consumo específico de oxígeno se presentó de 30°C a 35 °C, registrándose el doble de consumo, con un aumento de 850 mg/kg/h, en cambio de 25°C a 30 °C el consumo se mantuvo estable. La tendencia esta de acuerdo a lo reportado por Villareal *et al.* (1994) para *L. vannamei* y para otros camarones por Bishop *et al.* (1980); Kuwabara *et al.* (1985) y Yagi *et al.* (1990)

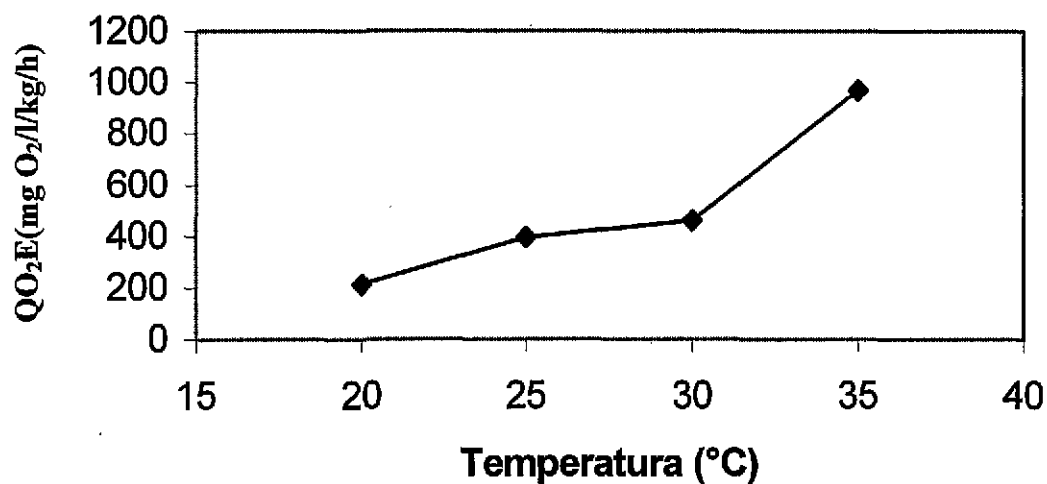


Figura. 13. Relación entre temperatura (20°C a 35 °C) y consumo específico de oxígeno promedio de camarones de 6 g.

los cuales encuentran un aumento en el consumo específico de oxígeno conforme aumenta la temperatura. Se han registrado adaptaciones bioquímicas en camarones en altas temperaturas, Ocampo *et al.* (2000) encontró en el cuerpo

de *Farfantepenaeus californiensis* una menor proporción de lípidos y una mayor de proteínas en la más alta temperatura.

En cuanto a la salinidad, en la Tabla 7 se muestran los modelos de regresión de la relación salinidad-consumo específico de oxígeno para el camarón blanco a diferentes salinidades. Se encontró que conforme aumenta la salinidad aumentan las pendientes de las líneas de regresión. En la Fig. 14 se muestra la gráfica de salinidades-consumo específico de oxígeno en el intervalo de 15‰ a 45‰, en la que se muestra que conforme aumenta la salinidad aumenta el consumo específico de oxígeno aunque el análisis de covarianza de las pendientes señala que no existen diferencias significativas (Tabla 8).

Tabla 7. Consumo específico de oxígeno y modelo de regresión para el camarón blanco a diferentes salinidades y a la temperatura de 28°C

Salinidad (‰)	Modelo de Regresión	n	R	p
15	$\text{Log CE} = 4.3615 - 0.2734 \log W$	23	0.84	<0.01
20	$\text{Log CE} = 4.5453 - 0.2853 \log W$	31	0.64	<0.01
25	$\text{Log CE} = 4.6717 - 0.3084 \log W$	20	0.97	<0.01
30	$\text{Log CE} = 4.7429 - 0.3159 \log W$	23	0.87	<0.01
35	$\text{Log CE} = 4.8776 - 0.3181 \log W$	43	0.98	<0.01
40	$\text{Log CE} = 5.0161 - 0.3579 \log W$	29	0.89	<0.01
45	$\text{Log CE} = 5.2513 - 0.4016 \log W$	20	0.92	<0.01

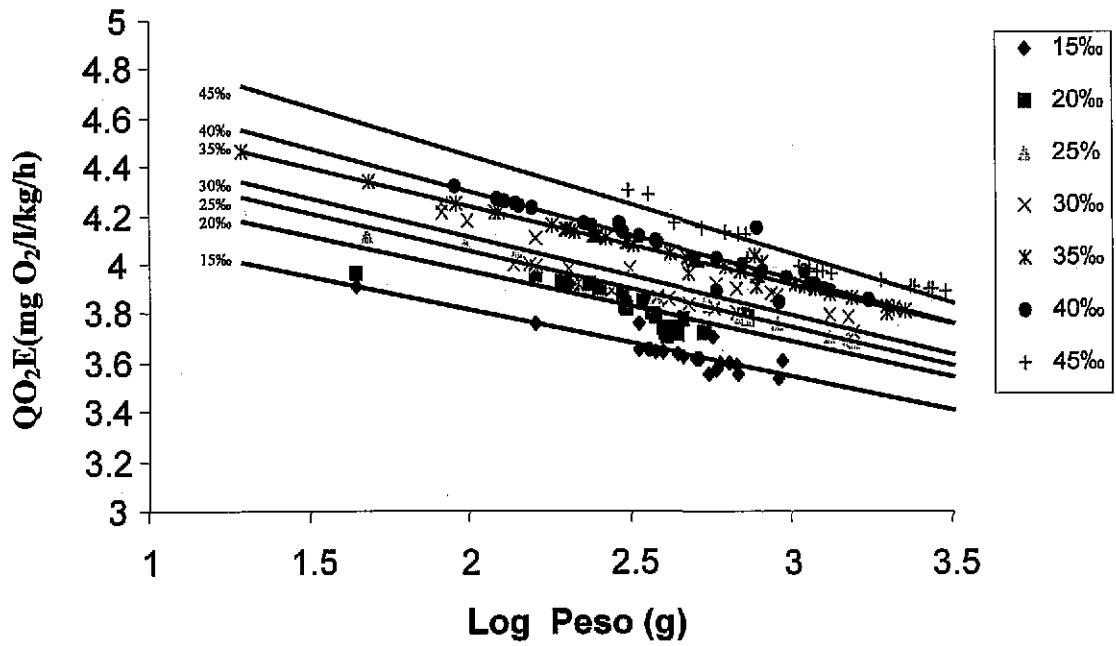


Figura. 14. Consumo específico de oxígeno de juveniles de *L. vannamei* a diferentes salinidades (15‰, 20‰, 25‰, 30‰, 35‰, 40‰ y 45‰) a 28°C.

Tabla 8. Análisis de covarianza de las pendientes (b) de las rectas de regresión del consumo específico de oxígeno de juveniles de *L. vannamei* a 15‰, 20‰, 25‰, 30‰, 35‰, 40‰, y 45‰.

Fuente de variación	Grados de libertad	Pendientes (b)	Suma de cuadrados	F _{0.05}	
15	20	0.2754	0.5324		
20	29	0.2853	4.2607		
25	18	0.3084	0.0872		
30	21	0.3159	0.4323		
35	41	0.3181	3.4432		
40	27	0.3579	3.4103		
45	18	0.4016	3.9359		No se rechaza
Suma de grupos	171	0.307	16.1102	2.15	H ₀ =b ₁ =b ₂ =b ₃ =b ₄ =b ₅ =b ₆ =b ₇
Entre grupos	165		16.1023		
Total	177		19.2404		

Se ha encontrado en decápodos eurihalinos que la salinidad no tiene un efecto significativo sobre el consumo de oxígeno cuando los animales experimentales son aclimatados y las salinidades no son extremas (Lofts, 1956; Rao, 1958; Kader, 1962; Kutty *et al.*, 1971 y Bishop *et al.*, 1980; Rosas, 1999). Sin embargo, en *Marsupenaeus japonicus* se ha determinado que el costo del gasto energético se presentó más alto a bajas salinidades (Dalla Via, 1986).

Cuando se aclimatan juveniles o subadultos de camarón a salinidades que son típicamente marinas (30‰ a 35‰), las tasas de consumo de oxígeno no representan un incremento significativo en la demanda de energía necesaria para la osmorregulación (Bishop *et al.*, 1980). Chen y Lai (1993) encontraron que el consumo de oxígeno disminuyó con incrementos de la salinidad de 15°C a 25 °C. Sin embargo, no encontró diferencia en el consumo de oxígeno a diferentes salinidades a 35 °C. Para *L. vannamei* encontramos que el QO₂E aumento con incrementos en la salinidad sin embargo no hubo diferencias significativas en el análisis de pendientes (Tabla. 7). Este resultado esta de acuerdo con lo

encontrado por Villarreal *et al.* (1994) al determinar que en diferentes salinidades la mayor tasa de consumo de oxígeno se presentó entre 35‰ y 40‰. Rosas *et al.* (1999) encuentran que el consumo de oxígeno se incrementó con la disminución en la salinidad en *L. setiferus*, mientras que la más alta tasa metabólica en *L. schmitti* fue obtenida en la más alta salinidad (38‰). Esta relación se ha encontrado en otros crustáceos y se ha propuesto que el incremento en la tasa del consumo de oxígeno en altas salinidades es debido a la combinación del incremento del trabajo osmorregulatorio y un incremento en las actividades locomotoras o de nado (Hagerman, 1970). En general los cambios en salinidad no resultan en una modificación significativa de la respuesta metabólica en camarones (Kutty *et al.*, 1971; Scelzo y Zúñiga, 1987). Los camarones son hipo-osmóticos con respecto a su ambiente natural y sus requerimientos metabólicos no son modificados en bajas salinidades (Gaudy y Sloane, 1981)

En la Fig. 15 y en la Tabla 9 se presentan las rectas de regresión y los resultados obtenidos de los modelos lineales calculados para cada combinación de temperatura y salinidad, respectivamente. Se observa que incrementos en temperatura generalmente muestran mayores diferencias en las pendientes de las líneas de regresión del consumo de oxígeno y hay una tendencia a presentar una mayor pendiente en las salinidades de 45‰. Los resultados obtenidos con crustáceos inicialmente en este tipo de estudios presentaron una relación entre el aumento de la temperatura y el tamaño corporal, con una reducción en el valor de las pendientes de las regresiones lineales (Zeuthen, 1953; Hart, 1980).

Posteriormente, se encontró en Peneidos que el efecto de la reducción de las pendientes por aumento de temperatura o salinidad no siempre se cumplía (Scelzo y Zúñiga 1987; Martínez-Palacios *et al.*, 1996; Esparza, 1997). En algunos trabajos con *P. monodon* (Liao y Murai, 1986; Kurmaly *et al.*, 1989), *P. esculentus* (Dall, 1986) se encontró que al aumentar la temperatura aumenta la pendiente de la ecuación de regresión del Consumo Específico de Oxígeno vs el peso corporal. El cambio de las pendientes de los modelos de consumo de

Tabla 9. Modelos de regresión del Consumo Específico de Oxígeno y el peso del camarón blanco *L. vannamei* a diferentes temperaturas y diferentes salinidades.

Temperatura (°C)	Salinidad (‰)	Modelo de Regresión	n	Coefficiente de Correlación
20	20	Log QO ₂ E = 3.8881 - 0.4352 log W	25	0.48
20	30	Log QO ₂ E = 4.3611 - 0.5455 log W	25	0.54
20	35	Log QO ₂ E = 4.5077 - 0.5544 log W	25	0.84
20	40	Log QO ₂ E = 4.7439 - 0.6050 log W	25	0.78
25	20	Log QO ₂ E = 4.2466 - 0.3964 log W	27	0.52
25	30	Log QO ₂ E = 4.4597 - 0.5415 log W	30	0.51
25	35	Log QO ₂ E = 4.7197 - 0.5710 log W	25	0.89
25	40	Log QO ₂ E = 4.7826 - 0.6011 log W	25	0.59
30	20	Log QO ₂ E = 5.1399 - 0.6599 log W	25	0.54
30	30	Log QO ₂ E = 5.1932 - 0.6799 log W	25	0.60
30	35	Log QO ₂ E = 5.1609 - 0.7119 log W	25	0.80
30	40	Log QO ₂ E = 5.2526 - 0.8095 log W	25	0.58
35	20	Log QO ₂ E = 5.4233 - 0.6499 log W	25	0.79
35	30	Log QO ₂ E = 5.8625 - 0.6366 log W	26	0.82
35	35	Log QO ₂ E = 5.9312 - 0.7638 log W	39	0.76
35	40	Log QO ₂ E = 6.5144 - 0.9447 log W	24	0.84

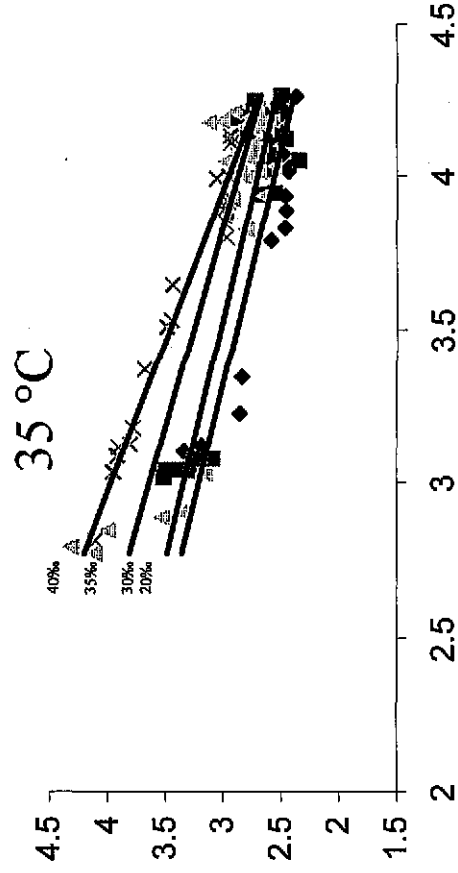
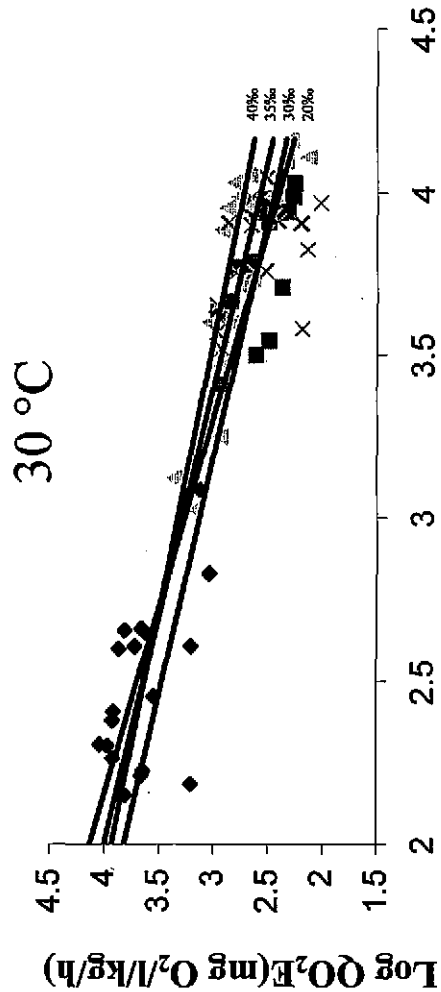
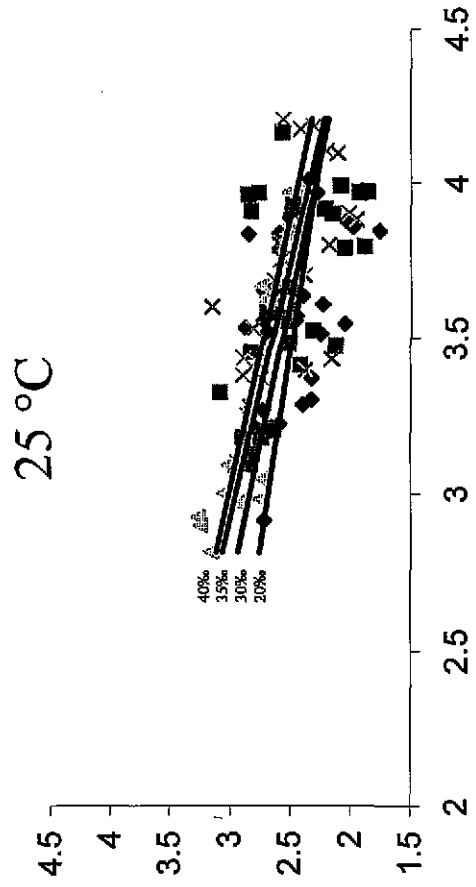
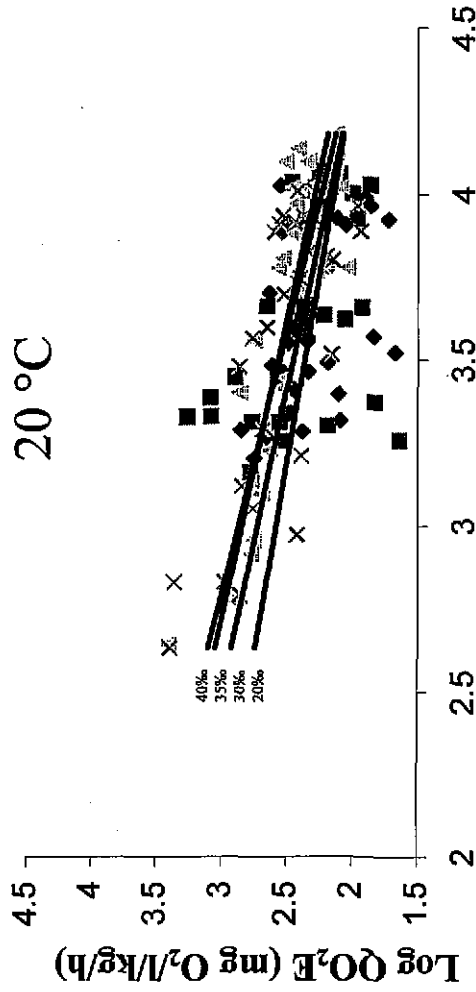


Figura 15. Consumo específico de oxígeno en relación al peso de *L. vannamei* a diferentes temperaturas (20°C, 25°C, 30°C, 35°C) y diferentes salinidades (20‰, 30‰, 35‰ y 40‰).

oxígeno, la temperatura y la salinidad son una respuesta de los camarones al cambio de las condiciones previas a la medición del consumo de oxígeno y origen de los camarones.

Interacción Temperatura-salinidad.

Al analizar el efecto combinado de la temperatura y la salinidad se encontró que no hubo diferencias significativas, y solo se registro que el QO_2E de 20°C a 35°C fue diferente significativamente ($p < 0.05$). En la grafica de T-S- QO_2E (Fig. 16) se observa un mayor consumo de oxígeno a altas temperaturas y altas salinidades. Las superficies de respuesta del consumo de oxígeno (Fig. 17) nos muestran que en el intervalo de temperatura de 20 a 25°C el efecto de la temperatura y salinidad es mínimo y de 25 a 30°C la temperatura es el factor más importante que influye sobre el consumo de oxígeno, y en la zona de 30 a 35°C y $>35\text{‰}$ el efecto es combinado temperatura-salinidad. El efecto de la temperatura en este intervalo es mayor que de 20 a 30°C.

En las superficies de respuesta se muestra que el efecto de la temperatura es mayor en la respiración de las postlarvas que en la de los adultos, en cambio la salinidad tiene mayor efecto en términos generales en los adultos.

No obstante, los resultados obtenidos en este trabajo demuestran una complejidad de la relación temperatura- salinidad inducida sobre el QO_2E para el camarón blanco. Además es importante señalar que las variaciones de las tasas metabólicas a las diferentes combinaciones de temperatura y salinidad son

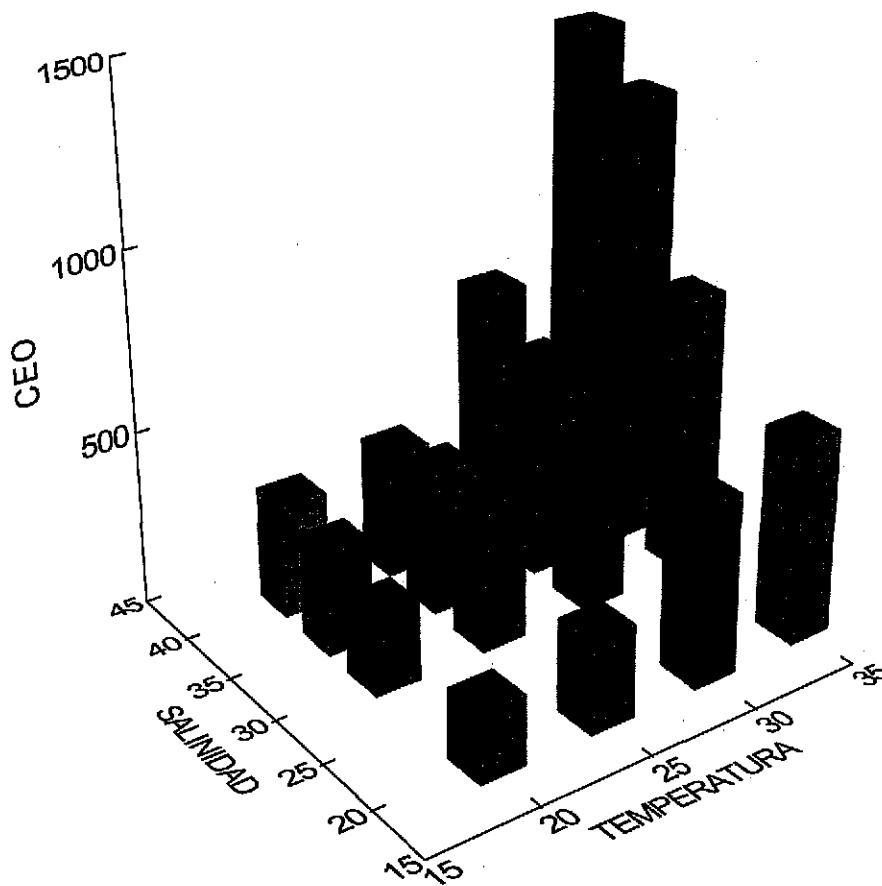


Figura. 16. Relación de Temperatura (°C)-Salinidad (‰)-Consumo de Oxígeno (mgO₂/kg/h) de camarones juveniles (5 g) *Litopenaeus vannamei* a 20°C, 25°C, 30°C, 35°C, y 15‰, 20‰, 25‰, 30‰, 35‰, 40‰ y 45‰.

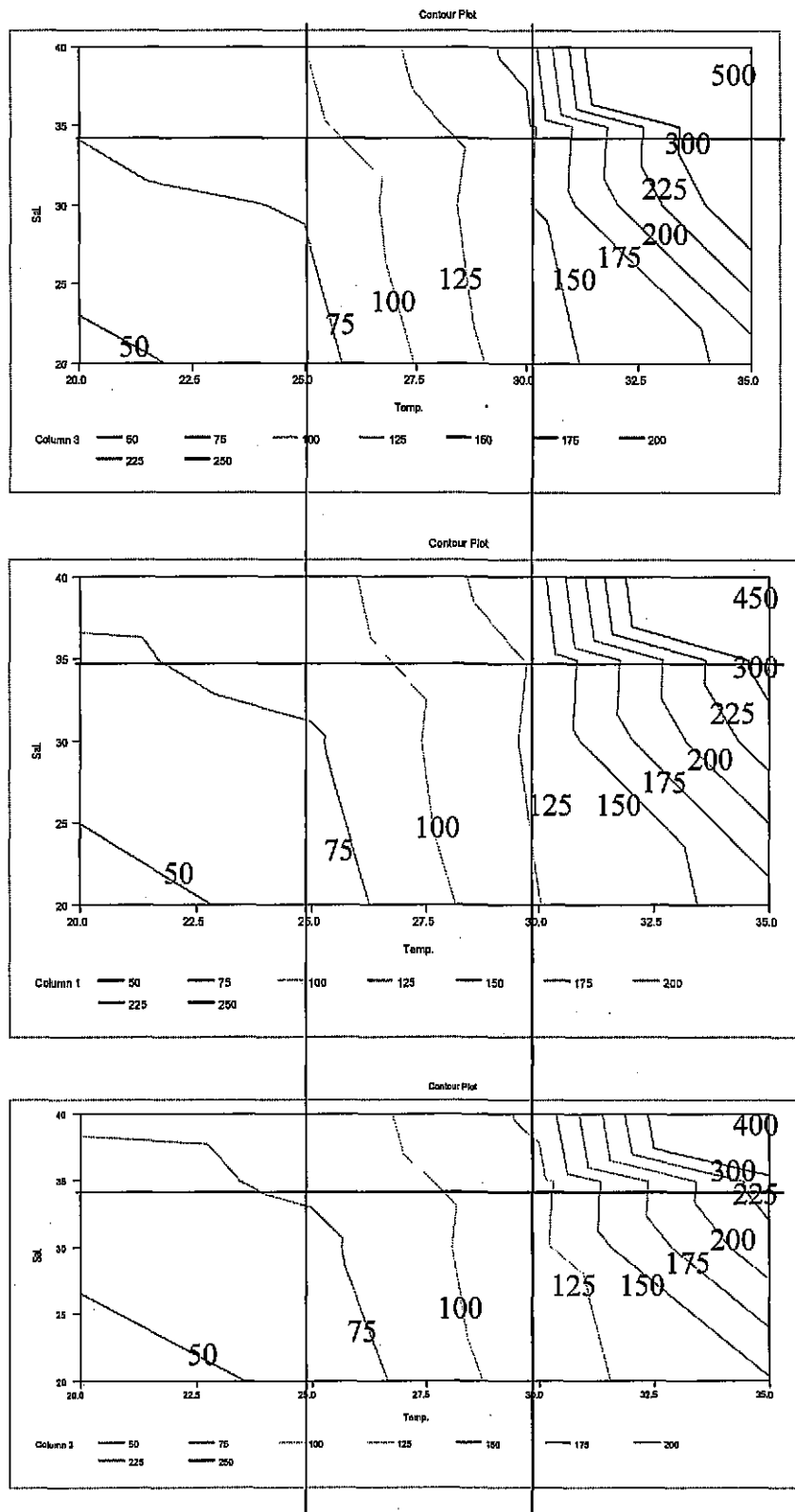


Figura. 17. Superficies de respuesta del consumo específico de oxígeno en $\text{mgO}_2/\text{l}/\text{kg}/\text{h}$. a). camarones de 0.1 g. b). camarones de 1.0 g y c) camarones de 10.0 g.

importantes para estimar los requerimientos de energía, determinar las densidades y fijar los niveles mínimos de oxígeno que pueden mantenerse en condiciones de cultivo para un óptimo crecimiento.

3.2. El efecto del nivel de proteína y lípidos sobre el metabolismo respiratorio, incremento del calor aparente y excreción nitrogenada.

El efecto de la alimentación sobre el consumo de oxígeno es bien conocido y se obtiene como resultado una elevación de la tasa de consumo de oxígeno conforme los materiales alimenticios son procesados bioquímicamente. Este efecto es conocido con diferentes términos como la acción dinámica específica (ADE), el incremento del calor aparente (ICA), efecto calorigénico o térmico de la alimentación, calor del metabolismo de los nutrientes o termogénesis inducida por la dieta (DIT). El incremento del calor aparente (ICA) se presenta en una diversidad de tasas lo que indica que el efecto de la ingestión de alimento, digestión y subsiguiente síntesis de proteína sobre el metabolismo es un componente general del proceso metabólico en todos los organismos. Sin embargo, los peces y crustáceos extraen mejor la energía de las proteínas de la dieta que las aves y los mamíferos (Cowey, 1980).

Se ha encontrado que en los peces y camarones el ICA se asocia estrechamente con la síntesis de proteína y el crecimiento (Jobling, 1983). Beamish y Trippel (1990) determinaron que el ICA es indicador del metabolismo de las proteínas, lípidos y carbohidratos, por otro lado la desaminación y síntesis de proteínas son los principales factores que contribuyen. El ICA es usualmente considerado como una fracción constante de la energía consumida y se ha calculado que representa en promedio un 15% y se puede registrar de 9% al 20% del total de la energía ingerida por peces carnívoros y omnívoros (Beamish, 1974;

Brett y Groves, 1979). La energía requerida para los aspectos mecánicos de la alimentación tal como el agarre, deliceración, masticación e ingestión son técnicamente distintos de la energía requerida para el ICA, pero los dos requerimientos son difíciles de separarlos experimentalmente (Beamish y Tripple, 1990). En peces, Tamdler y Beamish (1981) estimó un intervalo de 10 a 30% del total de energía atribuida al ICA, que podría estar asociada con los aspectos mecánicos (Beamish *et al.*, 1974)

Las determinaciones de la excreción de amonio y nitrógeno total pueden ser importantes indicadores del efecto de varios factores ambientales y nutricionales sobre el metabolismo de las proteínas y es necesario para formular el balance de nitrógeno de un organismo acuático (Conover y Mayzaud, 1975; Jobling, 1981), el cual puede ser utilizado como una medida indirecta para evaluar dietas (Nelson y Knight, 1980).

Los requerimientos de proteína de camarones peneidos varía entre especies con niveles que van de 25 a 50% en la dieta (New, 1980). Debido a este intervalo tan amplio se requiere poner especial atención a las necesidades de proteína cuando se considera la formulación del alimento balanceado. Las dietas artificiales son formuladas de ingredientes altamente digeribles. Además, requieren de presentar un adecuado balance de contenido de energía para lograr una óptima utilización y reducir las pérdidas metabólicas y fecales. Cuando una dieta es rica en aminoácidos, parte de esta puede ser utilizada en la síntesis de proteínas y el exceso almacenado como ácidos grasos o carbohidratos después de la

desaminación con la consecuente disminución de la tasa de eficiencia de proteína (Cowey y Sargent, 1979). El metabolismo del nitrógeno que soporta la oxidación de los aminoácidos puede seguir diferentes vías dependiendo de las condiciones experimentales de alimentación (Mayzaud y Conover, 1988). El amoniaco es el principal producto de excreción del catabolismo protéico en crustáceos y contiene más del 70% de la excreción del nitrógeno excretado (Quetin *et al.*, 1980). La excreción de nitrógeno, medida como excreción de amoniaco es indicadora de la oxidación de aminoácidos (Rosas *et al.*, 1993) y tiene una relación inversa con la salinidad (Regnault, 1981), de tal forma que la tasa de excreción amoniacal se incrementa cuando los animales son osmorreguladores hiperosmóticos y disminuye cuando son osmorreguladores hiposmóticos.

Las dietas bajas en energía no proteica causan que el organismo utilice como fuente de energía a las proteínas. Induciendo una reducción en la tasa de utilización de amino ácidos en la síntesis de proteínas para dar como resultado un aumento en el ICA. Este fenómeno se debe al catabolismo de las proteínas. Sin embargo, Forbes y Swift (1944) señalado por LeGrow y Beamish (1986) proponen que la adición de lípidos y carbohidratos a las dietas disminuye la desaminación y la oxidación de las proteínas en la dieta y permite su incorporación dentro de los tejidos del cuerpo. En esta forma, una dieta bien balanceada en un apropiado nivel de consumo puede minimizar la liberación de la energía de los desechos como un resultado del ICA y puede incrementar la eficiencia de la utilización del alimento para crecimiento.

De los principales organismos acuáticos que se cultivan en el mundo, en los peces es donde se ha estudiado más el efecto del aumento de la tasa metabólica post-alimentaria, en estos se ha encontrado que la duración del aumento del metabolismo varía entre las especies de peces, y se ha demostrado que depende de varios factores como peso, densidad del pez, tamaño y composición del alimento (dieta), y temperatura del agua (Muir y Niimi, 1972; Beamish, 1974; Caulton, 1978; Smith *et al.*, 1978; Vahl y Davenport, 1979; Brett y Groves, 1979; Jobling, 1981; Tyler y Beamish, 1981; Medleand y Beamish, 1985). Asimismo, está vinculada con la digestión (Beamish, 1974). Jobling y Davis (1980) encontraron una correlación entre ambas e indicaron que el valor máximo del índice metabólico es aproximadamente el doble de la del nivel de ayuno. En el metabolismo se observó un incremento post-alimentario por un tiempo ligeramente mayor que el requerido para el transporte del alimento por el intestino. Además, el consumo máximo de oxígeno siempre se correlacionó positivamente con la ingestión de energía. Para una entrada de energía dada el máximo de captación de oxígeno fue mayor en el caso de una dieta con 25 ó 50% de proteína y más bajo en el de dietas exclusivamente de lípidos o carbohidratos.

Existen pocos estudios del ICA en crustáceos y camarones peneidos (Dall, 1986; Nelson *et al.*, 1977; Du-Preez *et al.*, 1992). Muchos autores han investigado la influencia de factores ambientales sobre el ICA y los han relacionado con el contenido de proteína y excreción de amonio (Dall y Smith, 1986; Hewitt y Irving, 1990; Sivaloganathan, 1990; Zapata, 1992; Rosas *et al.*, 1996), tasa de crecimiento (Nuno, 1996) y salinidad del agua (Du Preez *et al.*, 1992). Por medio

del ICA podemos determinar la necesidad de oxígeno de los camarones durante la alimentación, la energía perdida en la ingestión, digestión y asimilación de los alimentos. Se ha encontrado que el tiempo necesario para alcanzar el pico máximo de consumo de oxígeno post-alimentario depende de los niveles de proteína que contiene la dieta, en *Litopenaeus setiferus* se ha reportado en 1 y 2 horas (Rosas *et al.* , 1996; Taboada *et al.* , 1998). Estudios realizados por Rosas *et al.* (1992), mostraron que en ciclos de 24 horas, la tasa de consumo de oxígeno y la concentración de glucosa en la hemolinfa de *L. setiferus* fue alta entre 9 y 16 horas después de la alimentación y en un intervalo de 8 horas se estabilizó el metabolismo general. Es importante señalar que el tiempo para el periodo de observación de los cambios metabólicos debido a la alimentación, debe de considerar los posibles efectos de los ritmos circadianos sobre la actividad metabólica (Guillaume, *et al.* , 1989).

Las principales características del consumo de oxígeno post-alimentario y los parámetros más importantes del ICA son la tasa máxima del consumo de oxígeno, la duración y la magnitud de la respuesta. Estos parámetros han mostrado variaciones con la especie, composición de la dieta y el nivel de ración (Muir y Niimi, 1972; Jobling y Davies, 1980).

En decápodos el amonio, amino ácidos y urea son los tres principales productos finales del metabolismo del nitrógeno, los cuales se liberan principalmente a través del epitelio de las branquias (Regnault, 1987). Entre los desechos de nitrógeno el amonio ionizado y no-ionizado representan hasta un

86% del nitrógeno excretado total en *Carcinus maenas* (Chen y Chia, 1996). El consumo de oxígeno y la excreción de amonio han sido considerados como indicadores de la utilización de la proteína y la energía y para estimar la respuesta fisiológica bajo varias condiciones del ambiente en crustáceos (Nelson *et al.* , 1977)

Lei *et al.* (1989), observó que la excreción de amoníaco en *P. monodon* disminuyó con el aumento en la salinidad en el intervalo de 15 a 23‰ . En *P. esculentus* se encontró un aumento del 46% de la excreción nitrogenada con el aumento de la salinidad en un periodo de 5 días. Por otro lado se ha registrado en otros crustáceos (Nelson, *et al.* , 1977; Clifford y Brick, 1979; Dawirs, 1983) una baja inicial en la excreción de amoníaco seguido de un estado estable en la excreción.

Penaeus esculentus y *Crangon crangon* presentan un aumento en el metabolismo de las sustancias nitrogenadas con el ayuno (Regnault, 1981). En *Coregonus schinzi* se registro un incremento en la excreción de nitrógeno después de 2 horas (Dabrowski y Katwish, 1984).

El consumo de oxígeno y la excreción de amonio-N de crustáceos son afectados por factores intrínsecos, tales como el tamaño del cuerpo y estado de muda y factores extrínsecos como temperatura, oxígeno disuelto, salinidad y la dieta (Needham, 1957; Marshall, 1973; Chen y Lin, 1995).

Con el objeto de conocer el uso catabólico que hace el camarón del alimento ingerido en dietas con diferente concentración de proteínas y lípidos, así como el efecto que la variación de estos macronutrientes produce en las tasas respiratorias y la excreción nitrogenada, la finalidad del presente estudio fue investigar el efecto de cuatro niveles de proteína y lípidos en la dieta sobre el ICA en el camarón blanco del Pacífico *Litopenaeus vannamei*.

Materiales y Métodos

Camarones

Juveniles de *L. vannamei* (11.2 ± 1.31 a 13.5 ± 0.78 g) fueron obtenidos de la camaronera "Semillas Marinas" ubicada en el municipio de El Rosario, Sinaloa, México. El peso húmedo del cuerpo varió de 10.83 a 15.78 g, los camarones fueron mantenidos en 8 tanques de plástico cilíndricos (tanques de 600 l) conectados mediante un sistema de recirculación a $28.0 \pm 0.5^\circ\text{C}$ y $35.0 \pm 1.5\%$, el fotoperiodo fue de 12L:12O. Los camarones fueron alimentados inicialmente dos veces al día con una dieta comercial que contenía aproximadamente 30% de proteína y 6% de lípidos. Después de 8 días se les cambio la dieta de acuerdo a los tratamientos del experimento durante 15 días previa su introducción en las cámaras respirométricas.

Respirómetro

Cinco cámaras metabólicas (18.5 x 6.5 x 15,5 cm) con una capacidad de 1277 ml fueron acondicionadas para camarones (anexo IV) mediante un sistema de circulación de acuerdo a Chakraborty *et al.* (1992). Las cámaras metabólicas fueron divididas internamente por una rejilla de plástico cubierta con una malla de nylon, lo que separó la cámara en dos compartimentos, el superior donde se encontraba el camarón y el inferior donde se depositaban las heces. El volumen de la parte superior donde se localizaba el camarón era de 900 ml de agua. En la tapa superior de la cámara hay un orificio con tapón de hule para introducir el

alimento. En la parte inferior tiene una salida conectada a una válvula plástica la cual permite coleccionar las heces. El agua fue mantenida a $28 \pm 0.5^\circ\text{C}$, y $35 \pm 1.5\%$ con un fotoperiodo de 12L:12O. La calidad del agua en el sistema de recirculación fue controlada mediante aireación con difusores, filtración de sólidos y filtro de carbón activado con un filtro Heinem.

Dietas experimentales

Dos series de dietas experimentales fueron preparadas basadas en harina de pescado, harina de soya, harina de camarón, almidón de maíz, aceite de soya y de pescado. Ocho dietas experimentales se utilizaron conteniendo 20%, 30%, 40% y 50% de proteína y 2%, 4%, 8%, y 16% de lípidos. Su composición y análisis proximal se presentan en la Tabla 10. El análisis proximal fue hecho de acuerdo a los métodos descritos por A.O.A.C. (1980). El contenido de energía de las dietas fue determinado mediante una bomba calorimétrica. (AABC, Gallenkamp, U.K.).

Durante el experimento los camarones se alimentaron con la dieta correspondiente en tanques de 600 l. La colecta de heces fue hecha dos horas después del suministro de alimento y el peso determinado después de secarlas por 12 horas a 105°C . El alimento que quedó en el agua fue filtrado a través de un embudo BUCHNER, y la cantidad total de alimento ingerido fue estimado por diferencia de peso.

Tabla 10. Composición y análisis proximal de dietas experimentales con base seca.

Ingrediente	Proteína (%)				Lípidos (%)			
	20	30	40	50	2	4	8	16
Harina de pescado	19.0	28.5	38.0	45.6	47.5	46.8	28.4	1.1
Harina de soya	8.8	16.6	23.0	31.5	0.0	0.0	16.6	27.6
Harina de camarón	2.0	3.8	6.4	9.9	0.0	0.0	1.1	3.9
Maíz	0.1	0.1	0.1	0.1	0.0	0.0	0.3	25.1
Aceite de pescado	2.6	1.8	1.1	0.54	0.0	0.5	1.9	7.7
Aceite de soya	2.5	2.2	1.7	1.1	0.0	1.0	3.4	5.1
Almidón	59.3	41.3	24.0	5.6	46.8	46.0	42.6	23.8
Minerales	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0
Vitaminas	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5
Vitamina C	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2
Ligante	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0
Humedad (%)	8.96	7.61	7.55	9.15	6.74	10.02	7.04	6.62
Proteína (%)	19.22	28.91	39.54	49.68	27.10	28.20	26.12	25.69
Lípidos (%)	6.91	6.73	6.67	6.00	2.28	3.86	7.66	15.71
Cenizas (%)	3.63	5.53	7.51	8.78	7.57	5.74	6.52	5.05
^a Extracto Libre de N ₂ (%)	61.28	53.22	39.73	26.39	56.31	52.18	52.66	48.93
Energía (kcal/g)	4.88	5.13	5.03	5.18	4.80	5.02	5.09	5.52
Energía (kJ/g)	20.4	21.47	21.05	21.68	20.09	21.01	21.31	26.83

^a Harina de anchoveta (Zapata Industry, Ensenada, Baja California, México).

^b Mezcla de vitaminas (mg/kg dieta): vitamina A, 80 000 IU; vitamina D₃, 2000 IU; vitamina E, 500 IU; vitamina K, 20; niacina, 300; riboflavina, 60; piridoxina, 57; tiamina, 60; ácido pantoténico, 147; biotina, 2; ácido fólico, 20; vitamina B₁₂, 0.1; colina, 3000; inositol, 200; vitamina C, 500.

^c Extracto libre de nitrógeno (calculado por diferencia).

^d E Valor de energía calculado como proteína 23.6 kJg⁻¹; lípidos 39.5 kJg⁻¹; y carbohidratos 17.2 kJ g⁻¹ (Aksnes *et al.*, 1996).

^e Extracto Libre de N₂ = 100 – humedad ± proteína ± lípidos ± cenizas.

Diseño del experimento

La alimentación se les suspendió a los camarones durante 24 horas antes de transferirlos a las cámaras respirométricas. Para pesarlos se les eliminó el exceso de agua mediante un papel absorbente y posteriormente se introdujeron en las cámaras. El flujo de agua dentro de la cámara fue continuo y se inició la toma de datos de consumo de oxígeno cada hora. Los organismos en las cámaras se mantuvieron durante 24 horas sin interrupción para permitirles recobrase del estrés y adaptarse a las cámaras. De las cinco cámaras disponibles una fue utilizada como blanco (cámara sin camarones).

Ciclo de respiración diaria sin alimentación

Se llevaron a cabo determinaciones de consumo de oxígeno cada 5 minutos durante 24 horas partir de las 18:18 horas y terminaron a las 18:18 horas del otro día en tres cámara metabólicas con camarones de 12.22 ± 0.5 g. Los camarones utilizados fueron tomados del tanque donde se suministraba la dieta de 30% de proteína.

El efecto de la proteína sobre el consumo de oxígeno y el ICA.

Cuatro grupos compuestos de cuatro camarones fueron utilizados en las cámaras metabólicas con un peso medio de 12.48 ± 0.53 g. La alimentación inició en la mañana entre las 9 y 10 a.m. El tamaño de ración total fue de 2% del peso del cuerpo. El alimento balanceado se depositó en la cámara por medio del orificio colocado en la tapa superior (anexo IV) hasta que el camarón lo consumió o permaneció sin consumirse. Después de cada alimentación el flujo de agua se

restableció, las heces y el alimento no consumido se colectaron 45 minutos después drenando la cámara por medio de una llave colocada en la parte inferior de la cámara. Un total de 16 camarones dieron satisfactorio el registro del ICA para los cuatro tratamientos.

Para la determinación de la magnitud del ICA se suavizaron los datos del consumo de oxígeno mediante la técnica alisamiento de medianas 4,2 doble (Velleman y Hoaglin, 1981). Se construyó la gráfica y se integró el área bajo la curva de acuerdo a la metodología de Jobling y Davies (1980). La magnitud del ICA se expresó como energía (J) y se calculó el porcentaje de la energía ingerida obteniendo el coeficiente del ICA. Además se determinó el pico máximo y el tiempo en que se presenta el pico máximo de consumo de oxígeno. El consumo de oxígeno fue convertido a energía utilizó el coeficiente oxícalórico de 14.3 kJ/ g O₂ (Lucas, 1996).

El efecto de los lípidos sobre el consumo de oxígeno.

Las cuatro dietas experimentales fueron suministradas en grupos de cuatro camarones con un peso medio de 11.71 ± 1.28 g de acuerdo al procedimiento señalado. Un total de 16 camarones dieron satisfactorio el registro del ICA para los cuatro tratamientos.

Producción de amonio

Muestras de agua fueron analizadas antes y después de alimentar a los camarones en intervalos de 4 horas para un total de 6 muestras pre-alimentarias y 6 post-alimentarias en cada tratamiento. Para la determinación del amonio se utilizó una modificación de la técnica de fenol-hipoclorito (Solorzano, 1969). La excreción de amonio se expresó como:

Excreción diaria = $\mu\text{g-atmNH}_4\text{-N/día}$. Excreción específica = $\mu\text{g-atmNH}_4\text{-N/kg}$.

Excreción específica por hora = $\mu\text{g-atmNH}_4\text{-N/kg/hora}$ y se calcularon de la siguiente ecuación:

$$\text{Excreción de amonio} = (A - B) \times \text{TF} \times \left(\frac{1000}{W} \right)$$

donde:

A = amonio en el agua de la cámara metabólica; B = amonio en la cámara de referencia; TF = tasa de flujo (l/hr) y W = peso del camarón en la cámara metabólica.

La tasa de excreción de amonio fue convertida a energía utilizó el coeficiente energético de 349.9 kJ/mol de N-NH₄ o 20.5 J/mg de N-NH₄ (Brafield, 1985).

Colecta de heces

Las heces se colectaron al accionar una llave situada en el extremo inferior de la cámara, y en el momento en que el sistema se encontraba abierto. Se dejaban

pasar 50 ml de agua o hasta que la cámara estuviera libre de heces. Esto se realizaba una hora después de suministrar el alimento al camarón.

Análisis estadísticos

Los datos de consumo de oxígeno (mg O₂/kg de peso seco/hora) y tasas de producción de amonio (mgNH₄-N/kg de peso seco/hora) se transformaron mediante la aplicación del logaritmo base 10. Las tasas de pre y post-alimentaría de consumo de oxígeno y producción de amonio fueron comparadas mediante la prueba de T de Student. La producción de amonio fue comparada a 4, 16 y 24 horas después de la alimentación por medio de un análisis de varianza de una vía. Los análisis estadísticos pruebas de T de Student, ANOVA y correlación fueron realizados mediante el paquete estadístico STATISTICA Versión 6.0. 1994-1998. Para el calculo del área bajo la curva se utilizó el paquete estadístico ORIGIN Versión 40.0 1991-1995.

Resultados

Durante el periodo de aclimatación (12 horas) el consumo de oxígeno varió inicialmente, debido a la manipulación de los camarones al colocarlos en las cámaras metabólicas, pero el consumo se estabilizó después de 5 a 6 horas. El consumo de oxígeno se incrementó durante la escotofase (periodo de oscuridad) y fue significativamente mayor ($p < 0.05$) que durante la fotofase (periodo de luz) (Fig.18).

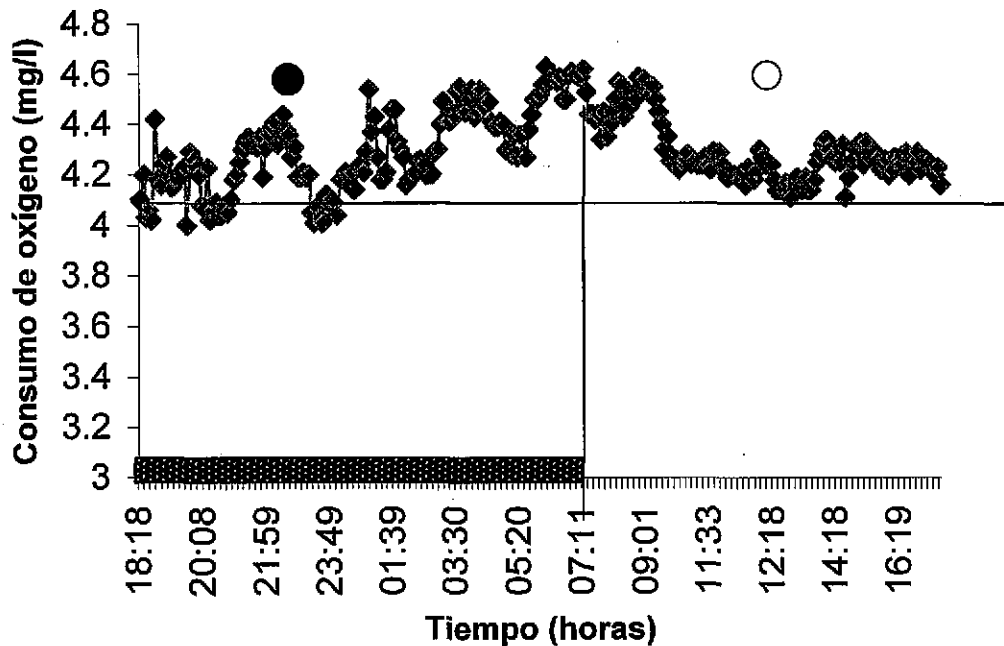


Figura. 18. Ciclo típico de consumo de oxígeno de los camarones dentro de las cámaras metabólicas durante 24 horas.

El comportamiento de los camarones en las cámaras metabólicas varió de estar inactivos y en posición de reposo hasta el nado alrededor de la cámara. Este comportamiento resultó en una mayor (50 a 300%) y significativa diferencia ($p < 0.05$) entre el registro mas bajo y el más alto. Cuando los camarones se mantuvieron sin alimentación mostraron un metabolismo más bajo y uniforme que cuando se les suministro el alimento balanceado. En cambio cuando el alimento se les suministro, los camarones mostraron un aumento en el movimiento de los pleopodos en el lugar donde estaban, posteriormente se dirigieron rápidamente hacia el alimento suministrado y con los primeros tres pares de pereopodos aseguraron el alimento balanceado, fragmentaron el alimento y lo pasaron a través de las partes bucales para la ingestión. En ese tiempo el movimiento de los pleopodos disminuyó casi al mínimo. Los camarones por lo general ingirieron todo el alimento durante los primeros veinte minutos. El grado más alto de variación es un resultado directo del comportamiento de alimentación de cada camarón, ya que algunos fueron muy activos, mientras que otros fueron menos activos. Muchos nadaron alrededor del alimento tratando de delicerarlo, lo que resultó en un mayor tiempo de alimentación. Después que el alimento fue ingerido completamente, los camarones disminuyeron su actividad. No obstante, el incremento en la actividad y el proceso de alimentación resultó en picos iniciales de consumo de oxígeno mientras los picos finales pudieron ser debidos a absorción, digestión y actividad rutinaria de los camarones.

En todos los casos se presentó un incremento en el consumo de oxígeno, casi inmediatamente después de la alimentación y la tasa de consumo de oxígeno

retorno al nivel que presentaba en condiciones de pre-alimentación unas horas después (Fig. 19). Este comportamiento se ha registrado en trabajos similares con peces (Ross y McKinney, 1987). Ross *et al.* (1992) han encontrado una variabilidad en los datos originales, debido a lo cual se han alisado los datos, similares resultados se obtuvieron en este trabajo. Después del alizamiento se pudo observar un patrón de ciclicidad en los datos.

Para una mejor comparación se obtuvo una línea base para cada nivel de proteína y lípidos y esta fue sustraída de la curva del consumo de oxígeno post-alimentaría para obtener el ICA neto.

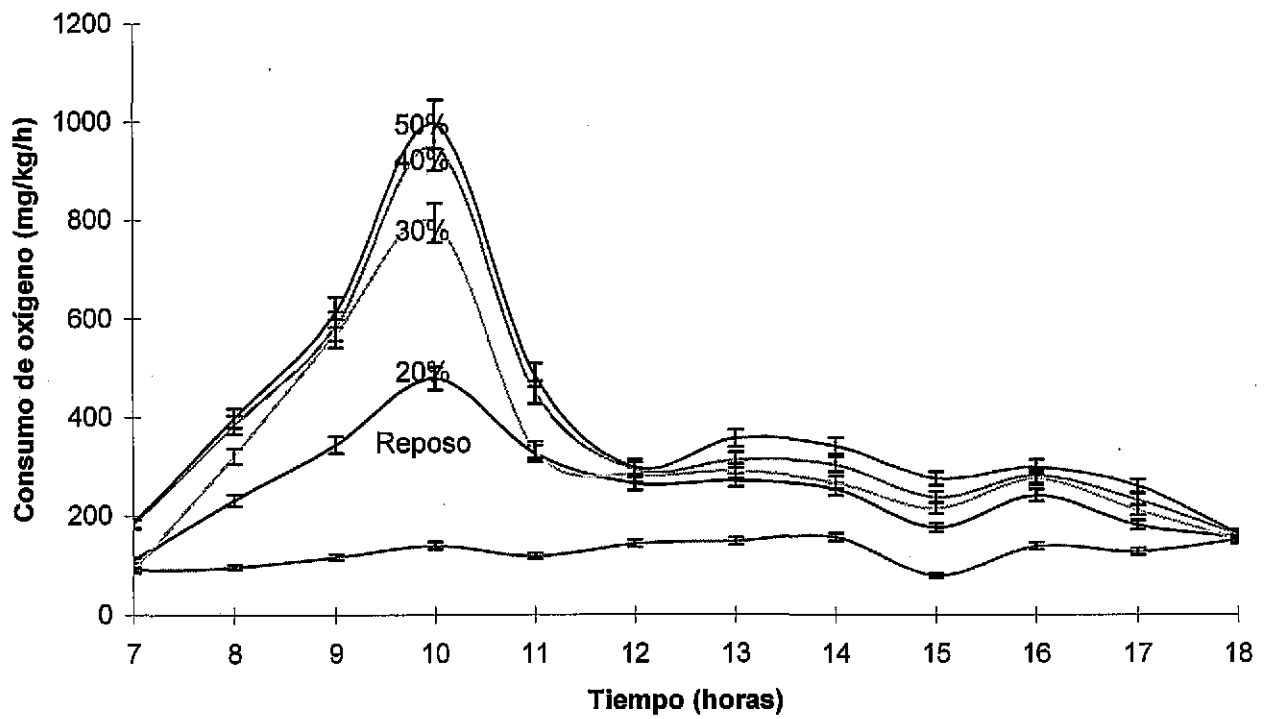


Figura. 19. Consumo de oxígeno en *L. vannamei* a diferentes niveles de proteína (20%, 30%, 40% y 50%) en la dieta.

Consumo de alimento y energía

La tasa de ingestión y el nivel de energía en la dieta se muestran en la Tabla 11, la tasa de ingestión varía en relación con el peso de los camarones y fue de 270.9 mg/día en 50% a 389.0 mg/día en 20% de proteína. Para las dietas con lípidos la tasa de ingestión fue de 258.2 mg/día en 2% de lípidos a 377.1mg/día en 4% de lípidos.

La energía ingerida en el alimento por los camarones estuvo en relación directa con la tasa de ingestión y fue de 7,861.41 J/día en 50% de proteína a 7,978.19 J/día en 20% de proteína. En las dietas con lípidos fue de 7,071.43 J/día en 8% de lípidos a 8,509.56 en 2% de lípidos. La energía ingerida por gramo de camarón fue de 615.1 en 20% a 652.9 en 50% de proteína y de 630.2 en 4% a 695.8 en 16% de lípidos.

Tabla 11. Tasa de ingestión y energía ingerida por los camarones en el experimento.

Proteína en la dieta (%)	Peso medio inicial del camarón por cámara PH (g)	Repeticiones (N)	Ingestión por cámara PH (mg/día)	Energía en la dieta (J/g)	(I) Energía en el alimento ingerido (J/día)	Energía ingerida por gramo de camarón (J/día)
20	12.97±0.82	4	389.0±24.7	20504.20	7978.19	615.1
30	12.22±1.45	4	259.3±43.5	21554.62	7901.92	646.6
40	11.45±2.01	4	373.3±55.1	21134.45	7893.71	634.0
50	12.04±1.72	4	270.9±51.7	21764.71	7861.41	652.9
Lípidos en la dieta (%)						
2	13.40±1.90	4	258.2±30.7	20168.07	8509.56	635.0
4	13.50±0.78	4	377.1±23.2	21176.47	8507.62	630.2
8	11.22±1.31	4	285.7±31.8	21008.40	7071.43	630.3
16	11.27±1.54	4	338.2±46.2	23193.28	7841.65	695.8

*PH = Peso húmedo; I = Tasa de ingestión

El efecto del nivel de proteína sobre el consumo de oxígeno

El cambio en la tasa de consumo de oxígeno después de la alimentación para cada nivel de proteína se muestra en la Figura 20a. La tasa metabólica pre-alimentaria de los camarones fue de 197.75 ± 12.47 mg O₂/kg/h a 288.12 ± 95.36 mg O₂/kg/h (Tabla 12) y la post-alimentaria fue de 308.23 ± 42.3 mg O₂/kg/h a 653.22 ± 48.2 mg O₂/kg/h. La tasa metabólica post-alimentaria de los camarones se incremento de 1.6 a 2.5 veces la del periodo pre-alimentario, en las dietas con diferente nivel de proteína. La respuesta de los camarones fue relativamente rápida, alcanzo al nivel máximo o pico en pocas horas (2 a 3 h) y posteriormente declino hasta el estado de reposos. La respuesta total puede ser comparada entre los camarones y entre los tratamientos por medio de la magnitud del ICA. Los principales parámetros de la respuesta de los camarones se muestran en la Tabla 12. En este trabajo se encontró que la magnitud y el coeficiente del ICA se incrementaron de acuerdo al contenido de proteína en la dieta de 20 a 50%.

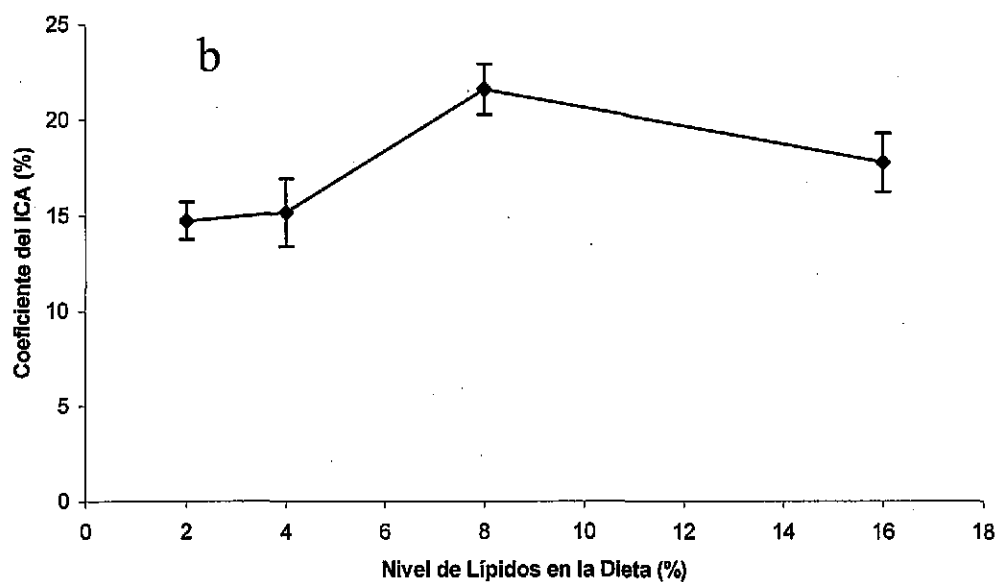
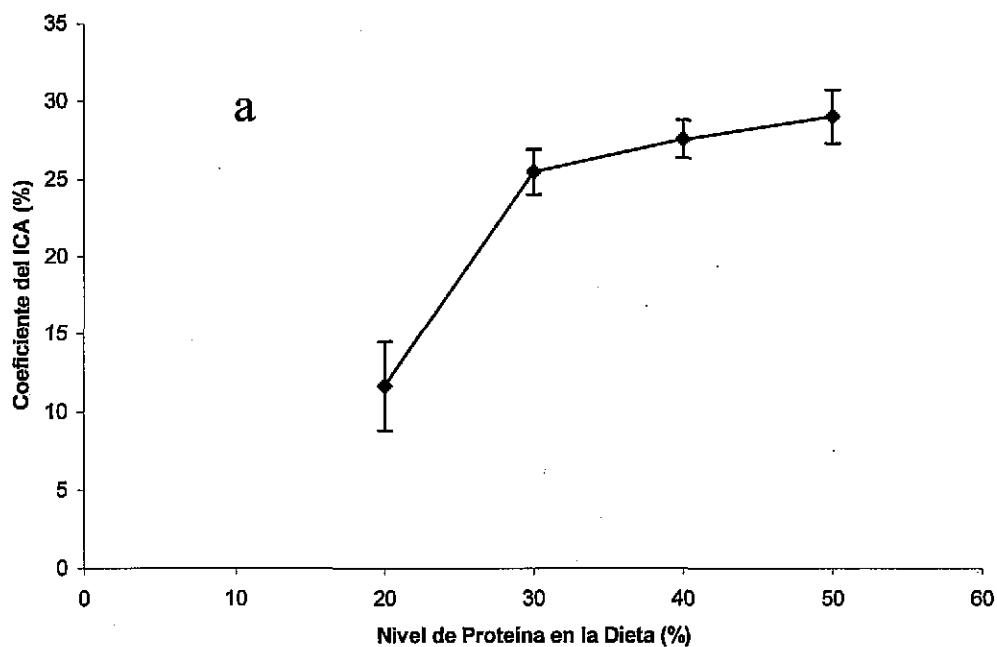


Figura 20. Variación en el Coeficiente del ICA a diferente nivel de proteína (a) y lípidos (b) en *Litopenaeus vannamei*.

Se registro un coeficiente de ICA de 11.41 en 20% de proteína a 29.02 en 50% de proteína. Los datos pueden ser representados por la ecuación polinomial de segundo grado del coeficiente de consumo de oxígeno del ICA:

$$\text{Coeficiente del ICA}_{O_2} = -0.0308P^2 + 2.7019P - 29.502 \quad (r = 0.9701; N = 16)$$

donde;

P = % de proteína cruda en la dieta.

Los picos de consumo de oxígeno fueron de 2.3 veces el nivel pre-alimentario de proteína a 3.1 veces.

El efecto del nivel de lípidos sobre el consumo de oxígeno

La ingestión del alimento resulto en un aumento en la tasa excreción del nitrógeno entre 1.3 a 1.6 veces el nivel de excreción pre-alimentario, la energía perdida vario de 13.25 a 31.32 J/día. De 2 a 8% de lípidos se registro una tendencia a disminuir la perdida de energía con relación a 16% de proteína en la dieta.

El efecto de los diferentes niveles de lípidos en la dieta sobre el consumo de oxígeno en el camarón se muestra en la Tabla 12. La tasa metabólica de los camarones durante el periodo pre-alimentario fue de 209.82 ± 46.03 mg O_2 /kg/h en 4% de lípidos a 316.88 ± 53.92 mg O_2 /kg/h en 16% de lípidos y se observo un aumento significativo ($p < 0.05$) del coeficiente de ICA en 8% de lípidos (Fig. 20b). Obteniendo un coeficiente del ICA de 14.73 en 2% a 21.65 en 8% de lípidos. La tasa metabólica post-alimentaria se incremento de 1.6 a 1.8 veces el consumo de oxígeno pre-alimentario, en las dietas con diferente nivel de lípidos.

Al comparar el efecto del cambio del nivel de las dos macromoléculas se registro un efecto mayor del aumento del nivel de proteína sobre la tasa metabólica que del aumento del nivel de lípidos en la dieta.

El efecto del nivel de proteína sobre la excreción de nitrógeno

El camarón *L. vannamei* mostró un aumento en la excreción de nitrógeno después de la alimentación. El incremento de la tasa de excreción continúa por varias horas (2 a 3 h) hasta regresar al nivel pre-alimentario. La ingestión del alimento resulta en un aumento de la tasa de excreción de nitrógeno de 1.6 a 3.1 veces el nivel pre-alimentario. El ENPA aumento de 7.95 a 46.99 J/día con relación al nivel de proteína en la dieta de 20 a 50% (Tabla 13). El coeficiente del ENPA se incremento de 0.10 ± 0.02 en 20% de proteína a 0.60 ± 0.08 en 50% de proteína en la dieta.

El coeficiente promedio máximo obtenido con 50% de proteína fue 6 veces mayor que el obtenido con 20% de proteína en la dieta. El cambio en el coeficiente de la ENPA de la excreción de amonio pre-alimentario para cada nivel de proteína se muestra en la Figura 21. Se presentaron diferencias significativas ($p < 0.05$) de 20% de proteína con 30% y 40% y con 50% de proteína. Los picos de excreción fueron de 2.9 veces la inicial en 20% de proteína a 6.8 veces en 50%.

Los datos pueden ser representados por la ecuación lineal del coeficiente de la excreción de nitrógeno del ENPA:

$$\text{Coeficiente del ENPA} = 0.0145 P - 0.155 \quad (r = 0.9124; N = 16)$$

donde; P = % de proteína cruda en la dieta.

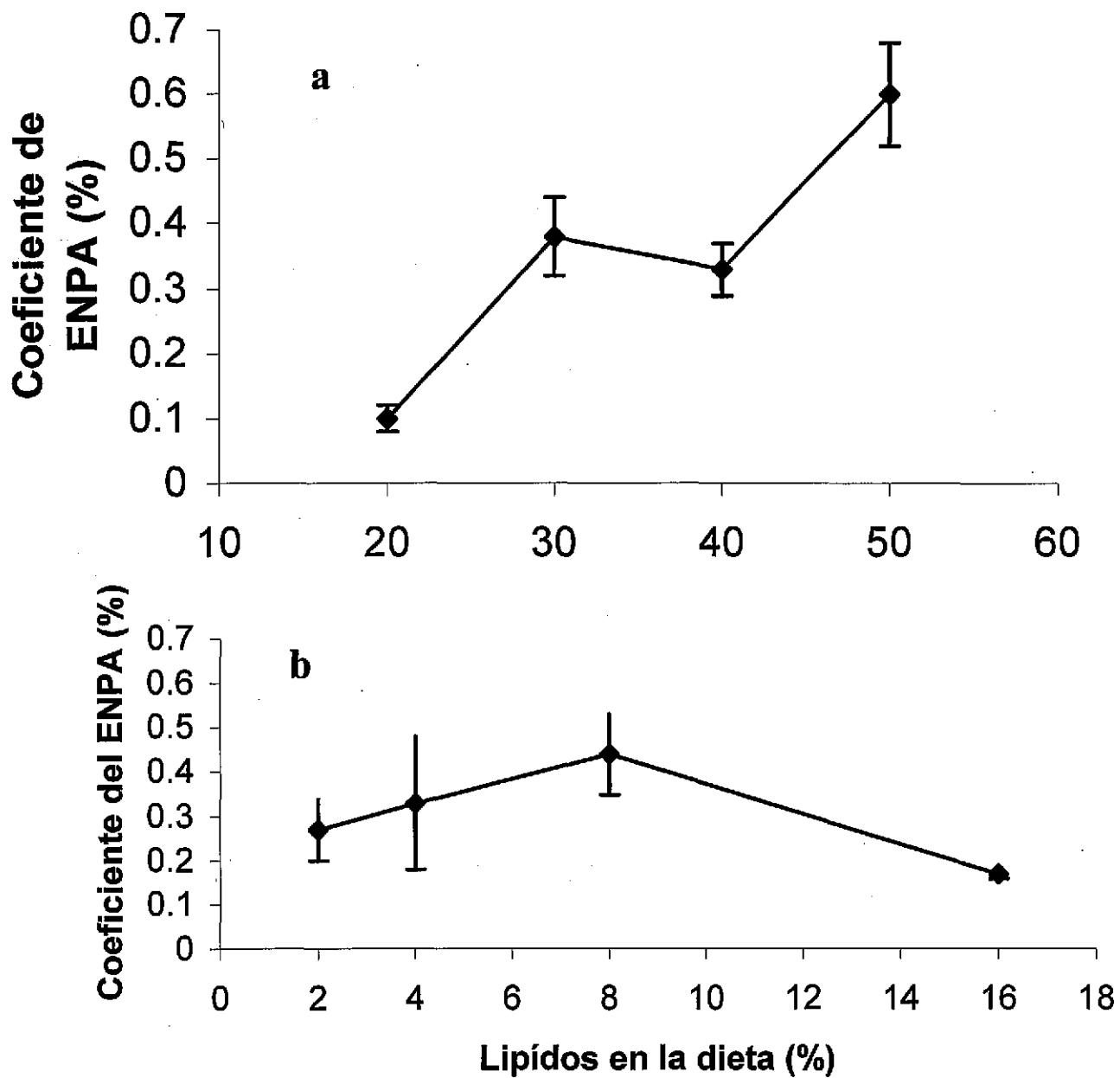


Figura 21. Variación en el Coeficiente del ENPA a diferente nivel de proteína (a) y lípidos (b) en *Litopenaeus vannamei*.

El efecto del nivel de lípidos en la excreción de nitrógeno

Los efectos de los diferentes niveles de lípidos en la dieta sobre la excreción de nitrógeno en el camarón se muestran en la Tabla 13. La tasa de excreción de nitrógeno post-alimentaria se incremento de 1.3 a 1.6 veces la tasa inicial pre-alimentaria con diferente nivel de lípidos. La perdida de energía vario de 13.25 a 22.67 J/día y mostró una disminución con el nivel de lípidos en la dieta. Los picos de excreción fueron de 2.1 a 2.3 veces el nivel inicial.

En términos generales el coeficiente de la ENPA del nitrógeno resulto ser solo una pequeña proporción de la energía ingerida en el alimento. Además, se encontró una relación entre el aumento en el nivel de proteína con el aumento en el coeficiente de la ENPA y hubo diferencias significativas del intervalo de 2 a 8% de lípidos con 16%

Los coeficientes más altos del ICA de la tasa metabólica y ENPA de la excreción nitrogenada se obtuvieron en los niveles de proteína de 30 a 50% y en los niveles de lípidos de 8% para la tasa metabólica y de 8% para la excreción nitrogenada.

Tabla 12. Parámetros de la respuesta del consumo de oxígeno del ICA en *L. vannamei* a diferente nivel de proteína y lípidos

Proteína (%)	QO ₂ pre (mg/kg/h)	QO ₂ post (mg/kg/h)	ΔQO ₂ (%)	QO ₂ -máximo (mg/kg/h)	ΔQO ₂ -máximo (%)	Magnitud QO ₂ (mg/kg)	ICA (J/día)	ICA Coeficiente (%)
20	197.75±12.47 ^a	308.23±42.3 ^a	155.87	428.16±45	216.5	1205.12±248	929.293	11.41±1.82 ^a
30	264.49±68.30	653.22±48.2 ^b	246.98	827.39±140	275.67	2607.36±294 ^b	2010.59	25.44±1.44 ^b
40	288.12±95.36	572.29±54.3 ^b	198.62	794.29±102	328.67	2822.17±450 ^b	2176.23	27.57±1.55 ^b
50	238.17±13.74	556.85±22.7 ^b	233.81	782.79±176	246.33	2950.12±261 ^b	2281.89	29.02±0.72 ^b
Lípidos (%)								
2	265.60±48.32 ^a	428.31±51.66 ^a	161.26	654.29±103	246.33	1626.02±318	1253.86	14.73±1.96 ^a
4	209.82±46.03 ^a	377.66±43.64	179.99	575.10±126	274.09	1676.87±226 ^a	1293.07	15.19±1.77 ^a
8	258.69±25.85 ^a	456.60±42.54	176.51	695.90±88.98	269.01	1985.16±232	1530.8	21.65±1.31 ^b
16	316.88±53.92 ^a	498.50±39.96	157.31	687.57±120	216.98	1814.06±405	1398.85	17.84±1.54 ^a

QO₂ pre = consumo de oxígeno pre-alimentario; QO₂ post = consumo de oxígeno post-alimentario; ΔQO₂ = Incremento del consumo de oxígeno. QO₂-máximo = Consumo de oxígeno máximo; ± = desviación estándar. Los datos que tienen el mismo super índice no son diferentes significativamente (p<0.05).

Tabla 13. Parámetros de la respuesta de la excreción de amonio en *L. vannamei* a diferente nivel de proteína y lípidos.

Proteína en la dieta (%)	U_{pre} alimentario ($\mu\text{g-atómNH}_4/\text{kg/h}$)	U_{post} alimentario ($\mu\text{g-atómNH}_4/\text{kg/h}$)	Tiempo para $U_{máximo}$ (hr)	ΔU (%)	$U_{máximo}$ ($\mu\text{g-atómNH}_4/\text{kg/h}$)	$\Delta U_{máximo}$ (%)	Magnitud U (mgNH_4/kg)	ENPA (J/día)	ENPA Coeficiente (%)
20	3.64 ± 1.12^a	5.95 ± 3.01^a	1.5	163.34	10.63 ± 4.92	291.68	0.32 ± 0.05	7.95	0.10 ± 0.02^a
30	7.04 ± 2.25^b	18.86 ± 9.92^b	1.5	261.33	86.18 ± 27.72	780.72	1.19 ± 0.45	29.64	0.38 ± 0.06^b
40	6.92 ± 1.43^b	18.07 ± 4.87^b	2.0	261.27	25.70 ± 9.12	371.65	1.06 ± 0.76	26.29	0.33 ± 0.04^b
50	6.09 ± 2.08^b	18.90 ± 9.37^b	2.0	310.20	41.73 ± 12.92	684.80	1.89 ± 0.94	46.99	0.60 ± 0.06^c
Lípidos en la dieta (%)									
2	19.41 ± 4.52^a	23.14 ± 3.31^a	2.0	139.26	42.06 ± 11.53	216.72	0.91 ± 0.23	22.67	0.27 ± 0.07^a
4	19.69 ± 5.14^a	27.86 ± 5.92^a	3.0	141.54	44.06 ± 5.09	223.81	1.12 ± 0.21	27.83	0.33 ± 0.15^a
8	14.59 ± 4.62^a	23.67 ± 9.12^a	3.0	162.15	34.00 ± 7.61	232.96	1.26 ± 0.38	31.32	0.44 ± 0.09^a
16	13.00 ± 4.08^a	16.87 ± 4.52^b	3.0	129.78	27.71 ± 9.29	213.12	0.53 ± 0.09	13.25	0.17 ± 0.01^b

U_{pre} = excreción de nitrógeno pre-alimentaria; U_{post} = excreción de nitrógeno post-alimentaria; ΔU = incremento de la excreción de amonio; ENPA = excreción de nitrogenada post alimentaria. ; \pm = desviación estándar. Los datos que tienen el mismo super índice no son diferentes significativamente ($p < 0.05$).

Relación atómica de oxígeno:nitrógeno (O:N)

La proporción de oxígeno consumido a excreción de amonio por átomo durante el periodo post-alimentario fue de 52:1, 23:1, 21:1 y 19:1 para las dietas con 20, 30, 40 y 50 % de proteína y de 19:1, 14:1, 19:1 y 30:1 para las dietas con 2, 4, 8 y 16 % de lípidos respectivamente (Tabla 14). Se encontró que en el nivel pre-alimentario la relación atómica O:N fue de 24:1 a 52:1 y en condiciones post-alimentarias solo en 20% estuvo por arriba de 24:1. Con una disminución de la proporción de 52:1 hasta 19:1 conforme aumentaba el nivel de proteína. En cambio en las dietas donde se vario el nivel de lípidos se encontró una relación inversa.

Tabla 14. Utilización del sustrato metabólico mediante la relación atómica oxígeno:nitrógeno en juveniles de camarón blanco *L. vannamei*.

Proteína (%)	O:N Pre-alimentario	O:N Post-alimentario
20	52:1	53:1
30	24:1	25:1
40	23:1	24:1
50	26:1	19:1
Lípidos (%)		
2	14:1	19:1
4	11:1	14:1
8	18:1	19:1
16	24:1	30:1

Discusión

El consumo de oxígeno de *L. vannamei* fue generalmente más alto durante el periodo de oscuridad que en la fotofase. Este incremento en el consumo de oxígeno ha sido registrado para *P. monodon* (Du-Preez et.al., 1992) y *P. esculentus* (Dall y Smith, 1986), y ha sido atribuido a los hábitos nocturnos de los camarones.

En muchos animales la captación de alimento esta ajustada al consumo de energía (Mayer y Thomas, 1967). Si las necesidades energéticas aumentan debido a la actividad física, la ingestión de alimentos se ajusta de un modo paralelo. Se ha asociado el nivel de azúcares en la sangre de los animales con el nivel de hambre y captación de alimento (Schmidt-Nilsen, 1992). También, se ha asociado el grado de llenado del estómago en el inducir un estado de saciedad y de la suspensión de la ingestión de alimentos. En peces se ha encontrado que si se les permite controlar su ingesta alimentaría, los peces dorados responden a la dilución calórica con un aumento de la ingestión de alimento. También, un descenso en la temperatura del agua de 25°C a 15°C, provoca un descenso en la ingestión de alimento de una mitad a un tercio. Los peces regulan su ingestión de acuerdo a su velocidad metabólica y a las necesidades energéticas (Rozin y Mayer, 1961). En el caso de los camarones juveniles se observo una mayor actividad de captación de alimento durante los primeros 20 minutos y la ingestión

del alimento estuvo en relación con la biomasa del camarón alrededor del 2% de su peso.

La tasa de consumo de oxígeno post-alimentaria se incremento hasta 2.5 veces del nivel pre-alimentario en *L. vannamei*, confirmó el efecto claro del ICA. Brody (1964) reportó que la magnitud del ICA varia con la composición de la dieta, siendo más alta para proteínas que para lípidos y carbohidratos. Similares resultados se encontraron en este trabajo ya que el ICA para proteínas fue de 929.29 a 2281.8 J/día y la de lípidos fue de 1,253.86 a 1,530.8. Hewitt y Irving (1990) determinaron que la cantidad de proteína asimilada en la dieta se encuentra mas relacionada con la magnitud del ICA que la proporción proteína:energía.

Los coeficientes promedio del ICA de la energía ingerida se encuentran entre 0.3 % en *L. setiferus* a 33% en *P. esculentus* (Tabla 15) intervalo dentro del cual se encuentran los resultados obtenidos en este trabajo (11.41 a 29.02 %). Además, son ligeramente menores que los reportados para camarones preferentemente carnívoros como *P. esculentus* (16 a 33%).

Tabla 15. El ICA y su relación con el nivel de proteína en la dieta y sus hábitos alimentarios en camarones marinos.

Especie	Proteína dieta (%)	ICA (%)	Hábitos alimentarios	Referencia
<i>Penaeus esculentus</i>	30.0	19	Carnívoro	Hewitt y Irving, 1990
	40.0	16	Carnívoro	Hewitt y Irving, 1990
	50.0	33	Carnívoro	Hewitt y Irving, 1990
<i>Penaeus monodon</i>	42.6	8.3	Omnívoro	Du-Preez <i>et al.</i> , 1992
	18.0	9.5	Omnívoro	Du-Preez <i>et al.</i> , 1992
<i>Fenneropenaeus indicus</i>		2.07	Omnívoro	Nuno, 1996
		1.31	Omnívoro	Nuno, 1996
<i>Litopenaeus setiferus</i>	42.7	8.6	Omnívoros-herbívoros	Martínez, 1996
	40.0	0.3	Omnívoros-herbívoros	Rosas <i>et al.</i> , 1996
	50.0	0.6	Omnívoros-herbívoros	Rosas <i>et al.</i> , 1996
	60.0	2.5	Omnívoros-herbívoros	Rosas <i>et al.</i> , 1996
	65.0	2.4	Omnívoros-herbívoros	Rosas <i>et al.</i> , 1996
<i>Litopenaeus schmitti</i>	40.0	0.8	Omnívoro	Rosas <i>et al.</i> , 1996
	50.0	1.1	Omnívoro	Rosas <i>et al.</i> , 1996
	60.0	1.6	Omnívoro	Rosas <i>et al.</i> , 1996
	65.0	1.8	Omnívoro	Rosas <i>et al.</i> , 1996
<i>Penaeus duorarum</i>	40.0	1.4	Omni-carní	Rosas <i>et al.</i> , 1996
	50.0	2.1	Omnívoros-carnívoros	Rosas <i>et al.</i> , 1996
	60.0	4.3	Omnívoros-carnívoros	Rosas <i>et al.</i> , 1996
	65.0	4.5	Omnívoros-carnívoros	Rosas <i>et al.</i> , 1996
<i>Farfantepenaeus notialis</i>	40.0	1.9	Omnívoros-carnívoros	Rosas <i>et al.</i> , 1996
	50.0	2.9	Omnívoros-carnívoros	Rosas <i>et al.</i> , 1996
	60.0	5.5	Omnívoros-carnívoros	Rosas <i>et al.</i> , 1996
	65.0	6.4	Omnívoros-carnívoros	Rosas <i>et al.</i> , 1996
<i>Litopenaeu vannamei</i>	29.6	3.09	Omnívoros-herbívoros	Zapata, 1992
	39.4	2.93	Omnívoros-herbívoros	Zapata, 1992
		5.34	Omnívoros-herbívoros	Nuno, 1996
	20	11.41	Omnívoros-herbívoros	Este trabajo
	30	25.44	Omnívoros-herbívoros	Este trabajo
	40	27.57	Omnívoros-herbívoros	Este trabajo
	50	29.02	Omnívoros-herbívoros	Este trabajo

El pico máximo del consumo de oxígeno se obtuvo alrededor de tres horas después de alimentarse y regreso a su nivel pre-alimentario después de 4.5 horas. El tiempo necesario para alcanzar el pico máximo de consumo de oxígeno post-alimentario fue reportado para esta especie de 2 horas y para *L. setiferus* de 1 a 2 horas (Rosas *et al.*, 1996; Rosas *et al.*, 2001). La respuesta encontrada en este trabajo para *L. vannamei* es consistente con lo registrado en camarones de agua dulce *Macrobrachium rosenbergii* (Clifford y Brick, 1983) y en esta misma especie y camarones marinos como *Litopenaeus setiferus*, *L. schmitti*, *F. duorarum*, *F. notialis* (Rosas *et al.*, 1996; Rosas *et al.*, 2001). No obstante de

tener un sistema digestivo más desarrollado en los peces también se encontró un comportamiento similar en carpas y tilapias (Chakraborty *et al*, 1992; Ross *et al*. 1992),

El nivel de proteína en la dieta no aumento el tiempo requerido para la restauración del nivel respiratorio pre-alimentario. Esto ha sido descrito en tilapias (Ross *et al*, 1992), pero no en carpas (Chakraborty *et al* ,1992). Es posible que las diferencias en la respuesta del ICA se deban a que en las tilapias y los camarones el alimento es retenido y liberado lentamente dentro de un intestino que puede absorber eficientemente, en cambio en las carpas el alimento pasa rápidamente por el intestino produciendo una respuesta rápida del ICA y con una duración proporcional al contenido de proteína en la dieta.

La restauración del nivel de la tasa respiratoria pre-alimentaria fue mucho más rápida en *L. vannamei* que en los peces y esto se puede deber a que los camarones son diabéticos, es decir no tienen mucho control sobre el metabolismo de los carbohidratos el cual interfiere en mucho en los niveles del ICA. En relación con los peces también existe una diferencia anatómica, en los camarones la longitud del intestino es menos de la longitud del cuerpo, pero llega hasta 6 veces la longitud del cuerpo en la carpa (Hofer, 1991) y puede medir hasta 10 veces la longitud del cuerpo en tilapias (Beveridge y Baird, 2000).

La respuesta al incremento del nivel de lípidos en la dieta fue menor que la respuesta al nivel de proteína, aunque hubo un aumento aparente en la magnitud

del ICA conforme aumentaba el nivel de lípidos, significativamente solo en 8%. El coeficiente del ICA fue mayor en 8% de inclusión y significativamente mayor que 2, 4, y 16%. Es posible que la inclusión hasta 8% de lípidos en la dieta resulte en una utilización eficiente de la proteína en la dieta como fuente de energía, pero en altos niveles no hay una ventaja en esos términos.

De acuerdo a Chakraborty *et al.* (1992) y Ross *et al.* (1992) el ICA puede utilizarse como un indicador de la eficiencia de transformación de la energía digerible en peces. En el caso de camarones se ha utilizado con el mismo propósito junto con la excreción de nitrógeno post-alimentario (Zapata, 1992), y hemos encontrado en este trabajo que a mayor nivel de proteína en la dieta los camarones hacen un mayor uso de la proteína para obtener la energía metabólica y sus respuestas metabólicas se parecen más a los camarones de tendencias carnívoras.

El metabolismo del nitrógeno en los camarones es un factor clave en el ICA. Beamish y Trippel (1990) encuentran que además del efecto del metabolismo de las proteínas, lípidos y carbohidratos sobre el ICA, la desaminación y síntesis de proteínas contribuyen en una forma importante. Kaushik *et al.* (1982) consideró que la estimación cuantitativa continua de la excreción de nitrógeno es necesaria para el entendimiento de la excreción de nitrógeno endógeno y la pérdida de la energía de diferentes dietas. En el presente estudio la alimentación en el camarón aumento la excreción de amonio igual que el aumento en el ICA y la proporción de amonio excretado en relación con el nitrógeno ingerido aumento hasta tres veces,

pero no con el nivel de lípidos en la dieta. Un efecto similar fue reportado por Rosas *et al.* (1996) quienes encontraron que la cantidad de nitrógeno excretado como amonio en *L. setiferus*, *L. schmitti*, *F. duorarum* y *F. notialis* depende del nivel de proteína asimilado durante la alimentación.

Corner y Cowey (1968) reportaron que la relación atómica entre el consumo de oxígeno y la excreción nitrogenada es utilizada para evaluar las características de los nutrientes utilizados por los animales. Taniguchi (1975) encontró que la relación por arriba de 24:1 muestra que el metabolismo se encuentra dominado por lípidos y por debajo de esta relación indicaba un metabolismo dominado por proteínas. El catabolismo de lípidos y proteínas en partes iguales corresponde a valores entre 50 y 60, y mayores a 60 corresponden a sustratos de lípidos y carbohidratos (Mayzaud y Conover, 1988). Se ha demostrado en varias especies de camarones peneidos que la relación O:N disminuye con el incremento de las proteínas dietéticas (Rosas *et al.*, 1995). Dall y Smith (1986) utilizaron la relación O:N en *P. esculentus*, determinando el marcado metabolismo proteico de la especie (O:N de 7 pre-alimentario y 13.6-16.4 post-alimentario). En el caso del camarón *P. setiferus* de hábitos más omnívoros, Tabeada *et al.* (1998) encontraron preferencias por mezcla de lípidos y proteínas (O:N de 32-45), con dietas de 30% de proteínas.

Lo que señala que los camarones alimentados con 20% de proteína en la dieta muestran un metabolismo dominado por proteínas y lípidos. En cambio los camarones alimentados con dietas de 30% a 50% de proteína, se encontró que su

metabolismo fue dominado por proteínas. Cuando se alimento a los camarones con dietas conteniendo lípidos en una proporción de 2% a 8% su metabolismo fue dominado por proteínas pero 16% su metabolismo tendió a utilizar más lípidos y proteínas. Chen y Nan (1994) encontraron una relación entre los requerimientos óptimos de proteína y su relación con el sustrato metabólico en donde *P. monodon* y *M. ensis* mostraron un metabolismo dominado por proteínas con requerimientos óptimos de 54% y 55% de proteína, y *F. chinensis*, *P. monodon* y *Fenneropenaeus. penicillatum* con requerimientos de 40%, 35% y 33% respectivamente utilizaron como sustrato metabólico a los lípidos y proteínas.

La identificación del tipo de sustrato metabólico utilizado por los organismos acuáticos generalmente se realiza mediante análisis bioquímico de los tejidos pero esta información puede ser obtenida mediante los índices anabólicos, la relación atómica O:N, el cociente respiratorio (R) y la tasa de utilización del sustrato metabólico (Clifford y Brick, 1979).

Los camarones alimentados con la dieta de 20% obtuvieron energía del sustrato que requiere menos oxígeno para metabolizar. El bajo consumo de oxígeno de los camarones alimentados con 20% de proteína puede ser el resultado de utilizar más lípidos y carbohidratos que proteínas, lo cual está de acuerdo con la mayor proporción atómica obtenida de O:N (52:1). Rosas *et al.* (1995) encontró que existe una relación inversa entre la proporción O:N y los requerimientos de proteínas de algunas especies de *Litopenaeus*. El metabolismo de carbohidratos y lípidos domina en los crustáceos principalmente omnívoros *Macrobrachium*

rosenbergii y *Palaemonetes varians* (Snow y Williams, 1971 y Clifford y Brick, 1979), mientras que el metabolismo de proteínas es dominado en los crustáceos carnívoros, como en *Penaeus esculentus* (Hewitt y Irving, 1990). Similar tendencia reportaron Rosas *et al.* (1996) para varias especies de *Litopenaeus* nativas del Golfo de México, y encontraron que las mayores proporciones atómicas de O:N fueron obtenidas para postlarvas de *L.setiferus* (con requerimientos de 40% de proteína) y bajas proporciones en *L. schmitti* (con requerimientos de 60% de proteína).

Las altas proporciones de O:N encontradas en las dietas con bajo nivel de proteína en este trabajo se pueden explicar por los requerimientos de proteína de *L. vannamei* y a sus tendencias menos carnívoras. Esto también explica que el camarón blanco del Pacífico presente las menores tasas de consumo de oxígeno en las dietas con menor porcentaje de proteína entre 20 y 30%, ya que tiene requerimientos bajos. Lo cual está de acuerdo a lo encontrado por Gallagher y Mathews (1987) en peces al registrar una disminución significativa en su tasas metabólica cuando se alimentó con su nivel de proteína óptimo.

En un estudio con *L. setiferus* (García *et al.* ,1998) se encontró que la proporción de O:N varió de acuerdo al nivel de proteína con altos valores (32 ayuno y 44 alimento) con una dieta de 30% de proteína, y bajos valores (10 ayuno y 13 alimento) con 10 y 50% de proteína. Esos resultados indicaron que los juveniles utilizaron la proteína cuando se alimentaron con 50% de proteína y 10% de proteína. En cambio cuando se alimentaron con 30% de proteína utilizaron

como sustrato a lípidos y proteínas. Bajo esas condiciones *L. setiferus* utilizó más eficientemente los nutrimentos cuando se alimenta con dietas de 30% de proteína. En los juveniles de *L. vannamei* se encontró que cuando se alimentaron con 30%, 40% y 50% utilizaron la proteína ya que se presentaron bajas proporciones (24, 23, 26 ayuno y 25, 24, 19 con alimento respectivamente). En cambio cuando se alimentaron con la dieta de 20% de proteína los camarones utilizaron los lípidos y las proteínas, ya que en este nivel se presentaron altas proporciones (52 ayuno y 53 alimento). En el caso de las dietas con diferentes niveles de lípidos se determinó que las dietas con 2%, 4% y 8% utilizaron proteínas (11 a 18 ayuno y 14 a 19 alimento) y en la dieta con 16% utilizaron lípidos y proteínas (24 ayuno y 32 alimento).

Una proporción óptima de carbohidratos, lípidos y proteínas podría significar que los camarones alimentados con dietas con bajo nivel de proteína podrían tener un menor requerimiento de proteína para utilizarse como energía en el metabolismo y por lo tanto una menor tasa de consumo de oxígeno y tasa de excreción. Además, encontramos que el gasto de energía debido al metabolismo de las proteínas asimiladas puede ser reducido en camarones por incluir niveles altos de lípidos en la dieta (16%), lo que está de acuerdo con lo encontrado por LeGrow y Beamish (1986). Esto ha sido denominado acción de economizar proteína por el uso de los lípidos (protein-sparing action).

Jobling (1983) sugiere que el consumo de oxígeno post-alimentario se puede relacionar con la tasa de crecimiento y la medida de la tasa metabólica

puede ser utilizada como una herramienta de investigación en la rápida estimación del potencial de crecimiento de camarones o en el valor nutricional de la formulación de diferentes dietas. Sin embargo, el intervalo de resultados obtenido en este trabajo sugiere que mientras la técnica es adecuada para la demostración del efecto del ICA y las tendencias de la dieta, es poco preciso para evaluar pequeñas diferencias en la formulación de las dietas.

Los efectos sobre el consumo de oxígeno son muy importantes en acuicultura y este trabajo ha confirmado y cuantificado el efecto significativo del nivel de proteína en la dieta sobre el consumo de oxígeno, el coeficiente y magnitud del ICA, mientras el efecto del nivel de lípidos en la dieta ha sido mínimo en *L. vannamei*. La producción de amonio sigue el comportamiento del ICA en el caso de diferente nivel de proteína en la dieta, pero no varía notablemente con el aumento del nivel de lípidos en la dieta. Los resultados de este estudio sugieren que bajo ciertas circunstancias (alterar el régimen de alimentación y suministrar alimentos con bajo nivel de proteína 20 a 30% podrían disminuir la participación de la proteína contenida en la dieta en la producción de energía por el camarón.

IV. BALANCE ENERGÉTICO

Introducción

Para entender el potencial ecológico económico de los crustáceos decápodos es necesario comprender la interacción entre la respuesta fisiológica y su ambiente. La estimación del flujo de energía en ecosistemas acuáticos requiere de información sobre las tasas de alimentación, crecimiento y metabolismo. Tales datos son esenciales para estimar la eficiencia de transferencia y la tasa en la cual la materia orgánica de productores es transformada dentro de los tejidos del organismo disponible para los niveles tróficos superiores.

Las respuestas de los camarones a los factores ambientales son afectadas por dos tipos de factores: intrínsecos como la edad, el tamaño corporal, el sexo y otros, y extrínsecos como la salinidad, la temperatura, y la nutrición. Aunque la literatura sobre la fisiología de los crustáceos es extensa, existen pocas investigaciones en camarones de importancia comercial en las especies nativas del Pacífico del Continente Americano, respecto a la distribución del balance energético, en los diferentes estadios de su ciclo de vida.

El concepto de partición de energía en sistemas de producción animal han sido establecidos (Petrusewicz y MacFayden, 1970). Existen varias formas de considerar el uso de la energía: en términos simples (energía en el alimento, energía de natación) o en términos brutos donde todas las entradas y salidas del sistema son consideradas en términos de energía. Una alternativa para esto es el

concepto de un presupuesto energético en el cual todos los aspectos de la biología y fisiología del animal son integrados dentro de un modelo que describe las entradas y salidas del animal. La simple forma de expresar el modelo es:

$$C = P + R + F + U$$

Donde;

C = consumo; P = producción; R = respiración; F = heces y U = pérdida no fecal.

El balance de energía de un organismo puede ser descrito de acuerdo a Klekowsky y Duncan (1975) utilizó esta ecuación, donde (C) es la energía ingerida en el alimento consumido, (R) es la utilizada para gastos metabólicos (respiración, movimiento y otros). (F) es el contenido de energía de aquella parte del material ingerido que no fue digerido. (U) es el contenido de energía del material digerido que es eliminado del cuerpo como productos nitrogenados. (ICA) es la acción dinámica específica o incremento en la tasa metabólica debido a la digestión del alimento. (EX) la energía que es utilizada para la formación del exoesqueleto y (P) es la energía canalizada al crecimiento.

Las bases del estudio de la bioenergética y crecimiento de peces y crustáceos fue desarrollada a finales de 1940 y principios de 1950 (Winberg, 1956). Durante la década de los sesentas la investigación sobre la ecología y bioenergética de peces fue financiada por el International Biological Programme (Klekowski y Duncan, 1975) . Las pasadas tres décadas han visto un continuo avance en la investigación para el estudio del crecimiento y bioenergética de

peces y crustáceos. Habido interés por utilizar la bioenergética en el manejo de las pesquerías y la industria de la acuicultura. Varios libros y revistas han aparecido desde la mitad de los años setentas, los cuales dan una buena idea tanto de los principios generales de la bioenergética como de la metodología utilizada (Gerking, 1978; Hoar *et al.* , 1979; Tytler y Calow, 1985; Weatherley, 1972; Schreck y Moyle, 1990; Wootton, 1990).

El flujo de energía a través de un organismo puede ser utilizado para estimar el impacto calórico de una especie sobre su hábitat, predecir cambios en la producción de acuerdo a cambios en las condiciones ambientales y predecir el crecimiento y la eficiencia en respuesta al aprovechamiento de la dieta y otros factores bióticos.

El flujo de energía ha sido determinado para varias especies en diferentes niveles tróficos, como en consumidores primarios (Daborn, 1975; Richman, 1958), depredadores (Heiman, y Knight, 1975; Eckbald, 1976) y detritívoros (Welsh, 1975). No ha sido fácil categorizar a muchos organismos dentro de un solo nivel trófico ya que ellos pueden desempeñar actividades en dos o más niveles o pueden ocupar diferentes niveles tróficos en diferentes estadios de vida, como en los moluscos y crustáceos.

En los crustáceos decápodos se han estudiado los flujos de energía en larvas de *Menippe mercenaria* (Moothz y Epifanio, 1974); *Homarus americanus* (Logan y Epifanio, 1978); *Carcinus maenas* (Dawirs, 1983) y *Homarus americanus*

(Sasaki *et al.* , 1986). En juveniles de *Macrobrachium rosenbergii* (Nelson y Knigth, 1977; Nelson *et al.* , 1977; Clifford y Brick, 1979, 1983). En los camarones en *Palaemonetes pugio* (Piyatiratitivorakul, 1989), *Penaeus monodon* (Kurmaly *et al.* , 1989), *Penaeus aztecus* (Vanegas, 1992), *Farfantepenaeus notialis* (Rosas, *et al.* , 1993) *Litopenaeus setiferus* (Martinez, 1998), *Palaemonetes pugio* (Vernberg y Piyatiratitivorakul, 1998).

Los balances energéticos y calóricos se han determinado para una variedad de especies acuáticas de diferentes niveles tróficos, incluyendo a consumidores primarios, depredadores y detritívoros. El camarón no puede incluirse en un solo nivel trófico ya que puede funcionar en más de un nivel y ocupa diferentes categorías tróficas en los diferentes estadios de su ciclo de vida.

A pesar del desarrollo tecnológico que ha tenido el camarón blanco del Pacífico *L. vannamei*, poco se conoce cómo se distribuye su energía bajo diferentes condiciones ambientales y en diferentes estadios de su ciclo de vida. La finalidad del presente trabajo fue determinar el efecto del nivel de proteína y lípidos sobre el balance energético, eficiencia de asimilación e índices de utilización del sustrato metabólico de juveniles.

Materiales y Métodos

Organismos

Los juveniles de *L. vannamei* fueron obtenidos de la camaronera “Semillas Marinas” ubicada en el municipio de El Rosario, Sinaloa, México. El peso húmedo del cuerpo vario de 10.83 a 15.78 g, los camarones inicialmente fueron mantenidos en 8 tanques de plástico cilíndricos (tanques de 600l) conectados mediante un sistema de recirculación a $28.0\pm 0.5^{\circ}\text{C}$ y $35.0\pm 1.5\%$, el fotoperiodo fue de 12L:12O. Los camarones fueron alimentados inicialmente dos veces al día con una dieta comercial que contenía aproximadamente 30% de proteína y 6% de lípidos. Después de 12 días se les cambio la dieta de acuerdo a los tratamientos del experimento. Para el estudio se adapto y modifiko para camarones un sistema de cinco cámaras metabólicas utilizado por Chakraborty *et al.* (1992) para estudios de bioenergética en carpas. En el capítulo 3 se describen las partes y el funcionamiento del sistema.

Los juveniles fueron alimentados con 8 dietas (Tabla 10). Se realizo el análisis proximal de los alimentos suministrados de acuerdo a las técnicas descritas en AOAC (1990). Se obtuvieron los contenidos calóricos de las dietas, camarones inicial y final, y las heces producidas en cada dieta. Las mediciones calóricas se llevaron a cabo en una bomba calorimétrica PARR (Parr, 1994) y se utilizaron tres replicas para cada muestra. A los camarones en cada dieta se le determinaron los siguientes parámetros fisiológicos: tasa de ingestión, eficiencia

de asimilación, producción de heces, tasa de excreción nitrogenada, producción de nitrógeno post-alimentario, consumo de oxígeno e incremento del calor aparente (ICA). De cada una de ellas se transformaron los valores a joules/peso seco en gramos/día. Debido a que en este estudio no fue posible coleccionar la cantidad suficiente de exuvias, para realizar los análisis calóricos no se determinó el costo energético de este proceso ya que los organismos se encontraban en estadio de intermuda. Sin embargo, Nelson *et al.* (1977) reportaron que el gasto energético que se utiliza en el proceso de la muda es bajo ($\pm 2\%$) en el langostino *M. rosenbergii* el cual no modifica de manera significativa el balance energético, para tal fin se utilizó la siguiente ecuación:

$$I = F + U + M + P$$

Donde:

I = consumo de alimento.

F = producción de heces.

U = tasa de excreción nitrogenada total = $U_{NH_4} + U_{post-alim}$.

U_{NH_4} = tasa de excreción nitrogenada rutinaria; $U_{post-alim}$ = Tasa de excreción post-alimentaria

M = metabolismo = $R_{rut} + R_{ICA}$.

R_{rut} = Tasa de respiración rutinaria; R_{ICA} = Incremento del calor aparente.

P = Campo de crecimiento.

La energía neta **P** conocida como campo de crecimiento está considerada como la diferencia entre el alimento ingerido **C** y la suma de las energías utilizadas en la producción de heces, excreción nitrogenada total y el metabolismo, por lo tanto este se calculó como:

$$P = C - (F + U + M)$$

El alimento ingerido se determinó mediante el método gravimétrico, el cual consistió en cuantificar la diferencia entre la cantidad de alimento proporcionado y la cantidad de alimento remanente. Además, se calculó el porcentaje de dilución del alimento para cada dieta, mediante la dilución en una cámara con agua de mar y aireación constante durante dos horas. La dilución fue de 2.01%, 7.84%, 8.38% y 4.47% para 20%, 30%, 40% y 50% de proteína respectivamente y de 3.47%, 11.08%, 13.09% y 9.74% para 2%, 4%, 8% y 16% de lípidos, con estos factores de corrección se estimó la tasa de ingestión y esta se expresó como mg de alimento ingerido/peso seco en gramos/día.

Para cuantificar las heces producidas **F** se colectaron dos horas después de la alimentación al abrir la válvula inferior de la cámara y depositarlas en una caja de petri en cada una de las cámaras metabólicas (anexo IV). Las muestras de heces fueron etiquetadas y secadas en una estufa BLUE M a 105°C hasta peso seco constante.

La excreción no fecal, se determinó mediante la concentración de amonio en el agua ya que en los crustáceos marinos el nitrógeno amoniacal contribuye entre

el 60% a 100% del producto final del metabolismo de las proteínas (Regnault, 1979). La U_{NH_4} fue medida en el agua mediante la técnica modificada de fenol-hipoclorito (Solorzano, 1969). Muestras de agua fueron analizadas antes y después de alimentar a los camarones, en intervalos de 4 horas para un total de 6 muestras pre-alimentarias y 6 post-alimentarias en cada tratamiento. En el capítulo 3 se describen los detalles de la toma de muestra y cálculos en el sistema de cámaras metabólicas. Las concentraciones se convirtieron a sus equivalentes calóricos utilizó el factor de 20.5 J/mgNH_4 excretado (Lucas, 1996) a J/g ps/día .

La tasa metabólica se determinó de acuerdo a lo descrito en el capítulo 3 para la tasa de respiración y para el incremento del calor aparente (ICA). El consumo de oxígeno (VO_2) se expresó como VO_2 en mg O_2 consumido/peso seco en gramos/día y se convirtió a sus equivalentes calóricos utilizó el factor oxicalórico de 14.3 J/mg O_2 consumido propuesto por Lucas (1996) y utilizado para organismos que tienen una dieta de herbívoros. En el capítulo 3 se describen los detalles de la toma de muestra y cálculos en el sistema de cámaras metabólicas

La energía digestible (ED), se calculó restando de la energía ingerida de los alimentos la energía contenida de las heces (Jobling, 1983; Steffens, 1987).

$$ED = I - F$$

y la energía metabolizable (EM) se calculó restando a la energía digestible la excreción no fecal o mediante la siguiente ecuación (Lucas, 1996):

$$EM = I - (F + U)$$

Finalmente se calcularon las eficiencias metabólicas (Tabla 16) de acuerdo Conover (1978) y Brett y Groves (1979).

Tabla 16. Eficiencias metabólicas de juveniles de camarón blanco *L. vannamei*.

Parametro	Fórmula
Asimilación	$A = I - F$
Eficiencia de asimilación	A / I
Energía Metabolizable	$P + M = I - F - U$
Eficiencia de crecimiento bruta	$K_1 = P / I$
Eficiencia de crecimiento neta	$K_2 = P / A$
Energía Utilizada en Metabolismo	M / I
Crecimiento / energía metabolizable	$P / P + M$
Metabolismo / energía metabolizable	$M / P + M$
Tasa de excreción	$F + U / I$

I = ingestión; A = asimilación; F = heces; M = metabolismo; P = campo de crecimiento.

Para la cuantificación de los efectos de las dietas proporcionadas a los camarones sobre la ingestión de alimento, metabolismo respiratorio, producción de heces, excreción nitrogenada, asimilación y campo de crecimiento se transformaron los datos mediante el logaritmo de base 10 para mejorar la normalización y disminuir la heterosedasticidad, y se les aplicó el análisis de varianza de una vía (Montgomery, 1994).

Resultados

En la integración del estudio se consideraron los datos obtenidos durante todos los experimentos de la investigación para construir el gasto energético de juveniles de *Litopenaeus vannamei*, mediante la representación de cada proceso metabólico que involucra transferencia de energía en términos de joules/ gramo de peso seco / día.

Balance energético

Una microbomba calorimétrica de oxígeno fue utilizada para determinar el contenido de energía de cada uno de los parámetros del balance inicial y final como dietas, camarones y heces (H), por medio de calorimetría directa, se utilizó ácido benzoico como estándar. La tasa de respiración (R) y el incremento de calor aparente (ICA) mediante el consumo de oxígeno y se describe en el capítulo 3. La tasa de excreción no fecal (U) mediante la concentración de amonio en el medio y se describe en el capítulo 3. Finalmente el campo de crecimiento, se estimó por la diferencia de los otros parámetros del balance energético. Los resultados se resumen a continuación:

Las condiciones iniciales de peso húmedo (PH), peso seco (PS), cenizas, peso seco libre de cenizas y el valor calórico de los juveniles de camarón blanco *L. vannamei* en cada una de las dietas se muestran en la Tabla 17. El contenido de materia orgánica de los camarones fue de 16.3% a 25% del peso inicial húmedo.

Se registro un aumento de 3.3% a 5.1% en el valor calórico inicial de los camarones (0.7 a 1.1 kJ/g) en las dietas con varios niveles de proteína, con el mayor contenido calórico en los camarones de la dieta de 50% (21.5 kJ/g) y de 3.3% a 5.5% en las dietas con lípidos, con el mayor contenido en la dieta de 16% (21.6 kJ/g).

Tabla 17. Características de los juveniles de *L. vannamei* en las diferentes dietas.

Dieta (%)	Peso corporal húmedo (g)	Peso corporal seco (g)	Cenizas (g)	PSLC ^a	Valor calórico (kcal/g)	Valor calórico (kJ/g)
Inicio	11.00±1.20	2.64±0.17	1.68±0.23	2.39±0.13	4.87	20.4±0.2 ^b
Proteínas						
20	12.97±0.82	3.36±0.13	1.44±0.19	2.94±0.15	5.04	21.1±0.2 ^a
30	12.22±1.45	2.98±0.57	1.27±0.03	2.67±0.51	5.05	21.1±0.3 ^a
40	11.45±2.01	2.81±0.22	1.39±0.05	2.95±0.19	5.06	21.2±0.1 ^a
50	12.04±1.72	3.29±0.12	1.66±0.13	3.03±0.02	5.13	21.5±0.2 ^a
Lípidos						
2	13.40±1.90	3.28±0.29	1.89±0.01	2.89±0.26	5.04	21.1±0.4 ^b
4	13.50±0.78	3.69±0.24	1.48±0.04	3.27±0.22	5.12	21.4±0.1 ^a
8	11.22±1.31	2.80±0.20	1.62±0.13	2.67±0.17	5.06	21.2±0.2
16	11.27±1.54	2.86±0.11	1.52±0.14	2.34±0.08	5.17	21.6±0.1

^aPSLC = Peso seco libre de cenizas.

Ingestión (I)

La ingestión de energía de los juveniles de camarón durante el periodo de estudio se calculó al multiplicar el contenido de energía bruta del alimento ingerido en cada dieta por la cantidad total consumida después de quitar la húmeda, el factor de dilución y las fracciones de alimento recuperado. El peso de los camarones utilizados para este estudio durante el periodo experimental se encontró de 2.81 a 3.69 g de peso seco (PS). Los camarones fueron alimentados dos veces al día y consumieron alrededor del 2% del peso húmedo del cuerpo por día (PH alimento/PH camarón), lo cual correspondió aproximadamente al 12% del peso

seco (PS) del cuerpo por día (PS alimento/PS camarón). El consumo de alimento por dieta fue de 290.51 mg ps/día en 30% de proteína a 336.51 mg ps/día en 20% de proteína y de 281.95 mg ps/día en 2% de lípidos a 326.19 mg/día en 4% de lípidos. El contenido calórico del alimento fue de 20.4 kJ/g en 20% de proteína a 21.7 kJ/g en 50% de proteína y en 20.1 kJ/g en 2% de lípidos a 26.8 kJ/g en 16% de lípidos. El contenido de energía bruta consumida diaria por los camarones no fue diferente significativamente ($p < 0.05$) en cada dieta de diferente nivel de proteína de 2046 J/g /día en 20% a 2060 J/g/día en 50% y si hubo diferencias significativas ($p < 0.05$) de 1727J/g/día en 2% a 2364 J/g/día en 16% de lípidos . (Tabla 18). La menor tasa de ingestión se registro en 2% de lípidos (1727 J/g/día) y la mayor en 16% de lípidos (2364 /g/día). La proporción entre la energía consumida por gramo diaria por camarón y la energía contenida en el camarón, en las dietas con diferente nivel de proteína fue de 96% a 97% y de 95.6% a 97.6% en las dietas de diferente nivel de lípidos.

Excreción fecal (H)

La energía contenida en las heces fue diferente significativamente ($p < 0.05$) de 119 J/g ps/día en 20% a 223 J/g ps/día en 40% de proteína (tabla 19). Lo cual correspondió del 5.8% a 10.1% del gasto calórico diario total en las dietas de diferente nivel de proteína (tabla 20) y diferente significativamente ($p < 0.05$) de 87 (2%) a 472 (16%) J/g ps/día en las de diferente nivel de lípidos lo cual correspondió de un 5.1 a 20.0 % del gasto calórico diario total. La energía perdida

a través de las heces fue significativamente menor ($p < 0.05$) en los camarones alimentados con 20% de proteína (119 J/g ps/día) y 2% de lípidos (111 J/g ps/día)

La tasa de ingestión, producción de heces y la energía digestible en mg/día en peso seco y su equivalente calórico en J/g ps/día se muestran en la Tabla 19.

Tabla 18. Consumo e ingestión del alimento por los camarones en cada tratamiento.

Dieta (%)	Ingestión en PH (mg/día)	Humedad del alimento (%)	Factor de dilución alimento (%)	Factor de corrección Alim. Rec.	Consumo de alimento total en PS (mg/día)	Cont. Calórico de la dieta (cal/mg)	Ingestión I (J/g/ día)
Proteína							
20	389.03	11.34	2.18	0.135	336.51	4.88	2046±122 ^a
30	335.85	10.27	7.84	0.181	290.51	5.13	2094±200 ^a
40	341.55	11.03	5.38	0.194	295.44	5.03	2214±226 ^a
50	361.30	10.18	8.74	0.149	312.52	5.18	2060±190 ^a
Lípidos							
2	325.95	10.04	3.47	0.135	281.95	4.80	1727±209 ^a
4	377.10	11.35	7.08	0.224	326.19	5.04	1865±280 ^a
8	336.60	11.39	10.09	0.245	291.16	5.00	2176±311 ^{a,b}
16	338.20	9.67	9.74	0.194	292.54	5.52	2364±250 ^b

Tabla 19. Tasa de ingestión (I), producción de heces (H) y energía digestible (ED) de juveniles de *L. vannamei*.

Dieta (%)	Ingestión (mg/día)	I (J/g/día) PS	Heces (mg/día)	H (J/g/día) PS	ED (J/g/día) PS
Proteínas					
20	336.5	2046±122 ^a	27.9±09.1	119±65 ^a	1927±112 ^b
30	290.5	2094±200 ^a	38.6±10.5	204±52 ^b	1889±120 ^a
40	295.4	2214±226 ^a	47.5±05.8	223±35 ^b	1990±103 ^a
50	312.5	2060±190 ^a	30.7±04.7	199±49 ^b	1914±128 ^a
Lípidos					
2	281.9	1727±209 ^a	21.1±09.6	87±29 ^a	1640±389 ^a
4	326.2	1865±280 ^a	75.5±04.5	271±34 ^b	1594±168 ^b
8	291.2	2176±311 ^{a,b}	73.3±09.3	404±46 ^c	1772±242 ^b
16	292.5	2364±250 ^b	83.1±10.5	472±68 ^c	1892±129 ^b

Encontramos que no hubo diferencias significativas ($p < 0.05$) en la energía digestible de las dietas con diferente nivel de proteína. En el caso de las dietas

con diferente nivel de lípidos encontramos que la menor energía digestible (80%) se presento en la dieta con 16% de lípidos.

Tabla 20. Relación porcentual entre la energía perdida vía la producción de heces y la energía digestible, con respecto a la energía ingerida en la dieta, con diferente nivel de proteína y lípidos en juveniles de *L. vannamei*.

Dieta (%)	Ingestión (%)	Heces (%)	ED (%)
Proteínas			
20	100	5.8	94.2
30	100	9.8	90.2
40	100	10.1	89.9
50	100	7.1	92.9
Lípidos			
2	100	5.1	94.9
4	100	14.6	85.4
8	100	18.6	81.4
16	100	19.9	80.0

Metabolismo (M)

El metabolismo del camarón fue estimado por medio del consumo de oxígeno y por convertir las unidades de oxígeno con el equivalente oxicalórico de 14.3 kJ/gO₂ (Lucas, 1996) el cual representa la mejor estimación disponible para especies que son omnívoras con tendencias herbívoras.

Para estimar el costo metabólico total diario solo se consideraron la tasa de respiración de rutina (R_{rut}) y el incremento de calor aparente (R_{ICA}). El metabolismo estándar y en actividad no se evaluó, solo se tuvieron algunas determinaciones para la actividad espontánea y se encontró que en términos generales el metabolismo en actividad espontánea en mgO₂/g/h fue de un 20 a 30% mayor que el de rutina.

En la Tabla 21 se muestran las concentraciones de oxígeno del metabolismo aeróbico de rutina, las tasas de respiración fueron significativamente diferentes ($p < 0.05$) de 550.42 J/g ps/día en 20% a 816.01 J/g ps/día en 50% de proteína y de 363.90 a 637.07 J/g ps/día en 2 y 16% de lípidos respectivamente.

Tabla 21. Tasa de consumo de oxígeno (VO_2 , mg/día), consumo específico de oxígeno (VO_2 , mg/día/kg), equivalente calórico (J/g/día) de *L. vannamei* a diferentes niveles de proteína y lípidos.

Componente	Peso final (g) PS	R (mgO ₂ /día)	R (mgO ₂ /g/día) PS	R (J/g/día) PS
Proteínas				
20	3.4	129.33	38.4	550.42±35.2 ^a
30	2.9	122.63	41.1	588.47±26.7 ^a
40	2.8	161.00	57.2	819.31±45.8 ^b
50	3.3	187.74	57.0	816.01±39.1 ^b
Lípidos				
2	3.3	83.47	25.4	363.90±48.1 ^a
4	3.7	123.72	33.5	479.46±27.2 ^b
8	2.8	124.20	44.3	634.31±31.3 ^c
16	2.9	127.41	44.5	637.07±12.9 ^c

La tasa metabólica durante el proceso de alimentación (R_{ICA}) fue de 276.6 en 20% de proteína a 693.6 J/g ps/día en 50% de proteína. Con las mayores tasa en las dietas de 40 y 50% y de 382.3 J/g ps/día en 2% a 537.1 J/g ps/día en 16% de lípidos.

Excreción no fecal (U_{tot})

El incremento calórico debido a la alimentación o excreción de nitrógeno post-alimentario fue alrededor del 200% mayor que la tasa de excreción en condiciones rutinarias para las dietas de diferente nivel de proteína y de 138% para las dietas de diferente nivel de lípidos. La tasa de excreción nitrogenada (U) producto del catabolismo de las proteínas y su correspondiente valor calórico en J/g ps/día se presentan en la tabla 22. La excreción nitrogenada fue diferente significativamente ($p < 0.05$) de 42.5 en 20% a 97.6 J/g ps/día en 50% de proteína, con las mayores tasas en 40% y 50% de proteína, y de 59.9 J/g ps/día a 68.49 J/g ps/día en las dietas con diferente nivel de lípidos, sin diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los niveles de 2% a 16%. La mayor tasa de excreción de nitrógeno total (Tabla 22) se determino en la dieta con 50% de proteína (170 J/g ps/día). Este valor correspondió a 8.9 % de la energía ingerida. En las dietas de lípidos el intervalo fue de 103 J/g ps/día a 118 J/g ps/día y no hubo diferencias significativas entre los tratamientos. Para el balance energético la tasa de excreción de nitrógeno total fue calculada.

Tabla 22. Tasa de excreción de amonio (mg N-NH_4^+ /día) excreción específica de amonio (U, mg/día/g) y equivalente calórico (cal/día) de *L. vannamei* a diferentes niveles de proteína y lípidos.

Dieta	Peso final (g) PS	U (mg N-NH_4^+ /día)	U (mg N-NH_4^+ /g/día)	U (J/día/g) PS
Proteínas				
20	3.4	23.4	7.0	42.5 ± 10.5^a
30	2.9	22.9	7.7	52.8 ± 9.1^a
40	2.8	35.8	12.7	92.9 ± 6.9^b
50	3.3	51.6	15.7	97.6 ± 8.2^b
Lípidos				
2	3.3	34.9	10.7	66.58 ± 8.9^a
4	3.7	39.8	10.8	59.94 ± 6.2^a
8	2.8	26.2	9.4	68.49 ± 8.8^a
16	2.9	24.1	8.4	60.28 ± 5.9^a

La relación porcentual de la energía perdida por medio de las tasas fisiológicas de H, U y M se muestran en la tabla 23 para proteínas y lípidos. La mayor fracción de energía (40.4 a 73.3%) fue canalizada hacia el metabolismo aeróbico, con un máximo de 73.3% en 50% de proteína y de 43.2% a 54.3% en las dietas de diferente nivel de lípidos.

Tabla 23. Relación porcentual de las pérdidas de energía de juveniles de camarón blanco *L. vannamei* a diferentes niveles de proteína y lípidos en la dieta.

Dieta (%)	U (%)	H (%)	M (%)
Proteínas			
20	2.2	5.8	40.4
30	3.0	9.8	60.3
40	4.6	10.1	72.0
50	5.4	7.1	73.3
Lípidos			
2	4.3	5.1	43.2
4	3.6	14.6	44.5
8	3.7	18.6	54.3
16	2.7	20.0	47.6

Campo de crecimiento (P)

El campo de crecimiento fue el único parámetro del balance energético que no fue medido experimentalmente en este estudio. Sólo se determinó inicialmente pero bajo diferente nivel de salinidad y temperatura. El campo de crecimiento fue estimado por diferencia después de que todos los otros componentes del balance energético fueron calculados (tabla 24). Por diferencia los valores estimados fueron diferentes significativamente ($p < 0.05$) de 292.16 J/g ps/día en 50% a 1054.92 J/g ps/día en 20% en las dietas de diferente nivel de proteína. La mayor energía utilizada para crecimiento fue en la dietas de 20 y 30%, lo cual correspondió a 51.6% y 26.9 del total de energía diaria consumida respectivamente. Para las dietas de lípidos el intervalo fue de 511.57 J/g ps/día a 820.17 J/g ps/día, con la mayor energía significativamente ($p < 0.05$) en la dieta de 2%, lo cual correspondió al 47.5% del total de energía diaria consumida.

Tabla 24. Tasa fisiológicas (J/g/día) de *L. vannamei* a diferentes niveles de proteína y lípidos.

Componente	I	H	ED	M	U _{tot}	P
Proteína						
20	2046±122 ^a	119±65 ^D	1927±112 ^B	827.00	42.5±10.5 ^a	1054.97±48.3 ^C
30	2094±200 ^a	204±52 ^a	1890±120 ^a	1263.16	52.8±9.1 ^a	563.26±37.1 ^D
40	2214±226 ^a	223±35 ^a	1991±103 ^a	1593.77	92.9±6.9 ^D	294.28±28.9 ^a
50	2060±190 ^a	146±49 ^a	1914±128 ^a	1509.60	97.6±8.2 ^D	292.16±22.5 ^a
Lípido						
2	1727±209 ^a	87±29 ^D	1640±389 ^a	746.18	66.58±8.9 ^a	820.17±36.7 ^a
4	1865±280 ^a	271±34 ^a	1594±168 ^D	829.88	59.94±6.2 ^a	696.11±25.9 ^D
8	2176±311 ^{a,D}	404±46 ^a	1772±242 ^D	1181.02	68.49±8.8 ^a	511.57±43.2 ^C
16	2364±250 ^D	472±68 ^a	1892±129 ^D	1126.18	60.28±5.9 ^a	700.65±39.8 ^D

Eficiencias Metabólicas

La integración de las diferentes tasas fisiológicas, establece el esquema de uso y distribución de energía dentro del organismo, a partir del total adquirido vía la ingestión de alimento (I) y de la energía digestible (ED). El valor relativo (%) de cada tasa y su distribución se muestran en la figura 22 y 23. Encontramos que las mayores pérdidas de energía se presentan de las dietas de 40% y 50% de proteína, en relación con la energía ingerida. Por el contrario en cuanto al campo de crecimiento la mayor energía utilizada para este parámetro es en la dieta de 20% de proteína. En el caso de las dietas con diferente nivel de lípidos las mayores pérdidas de energía se presentan de las dietas de 8% y 16% de proteína, en relación con la energía ingerida. Por el contrario en cuanto al campo de crecimiento la mayor energía utilizada para este parámetro es en la dietas de 2% y 4% de proteína. En relación a la energía asimilada encontramos que las diferencias en el campo de crecimiento entre las dietas tuvieron mayores diferencias entre las dietas de 20% y 30% de proteína y, 2% y 4% de lípidos.

El menor nivel de participación de la energía en el gasto fisiológico (M, H y U_{tot}) se presentó en la dieta de 20% de proteína y 2% de lípidos. Por lo tanto en términos generales la energía perdida en excreción fecal, no fecal y metabolismo aumentó con los niveles de proteína y lípidos. En cambio el campo de crecimiento aumentó con la disminución del nivel de proteína y lípidos.

La energía digestible, eficiencia de asimilación, eficiencia de crecimiento bruta y neta, la porción de energía metabolizable y el alimento ingerido utilizado en metabolismo fueron calculados. Los resultados se muestran en la Tabla 25. La energía digestible y la eficiencia de asimilación disminuyeron de 94.1% a 92.9% conforme aumentó el nivel de proteína de 20% a 50%, y de 94.9% a 80.0% conforme aumentó el nivel de lípidos de 2% a 16%. La energía metabolizable fue de un 4% a 9% menos que la eficiencia de asimilación pero siguió el mismo comportamiento en las dietas de diferente nivel de proteína. En las dietas con diferente nivel de lípidos fue de 3% a 7% menos. Conforme aumentó el nivel de proteína en la dieta la diferencia entre la eficiencia de asimilación y la energía metabolizable aumentó. La energía consumida para crecimiento disminuyó conforme aumentó el nivel de proteína de 20% a 50% y de lípidos de 2% a 16%. La cantidad de energía metabolizable para crecimiento fue de 16.22% a 56.06% y disminuyó conforme aumentó el nivel de proteína y la energía metabolizable para metabolismo fue de 40.42 a 73.29 y aumentó conforme el nivel de proteína.

El flujo y distribución del balance energético calculado para juveniles de *L. vannamei* en los diferentes niveles de proteína y lípidos se muestra en las figuras 24 y 25 respectivamente. La información se expresa en J/g ps/día y en % de la energía ingerida. El balance energético sugiere que hay una eficiente conversión de energía de los juveniles del camarón blanco. No se consideró para la distribución el gasto energético de las exuvias, el metabolismo estándar y el metabolismo activo.

Con el objeto de determinar que parámetros fueron los más importantes que determinaron las diferencias entre las dietas se muestra en la figura 26 la gráfica de las componentes principales y en la Tabla 26 los valores de cada uno de los parámetros del balance energético. El análisis señaló que la primera componente muestra que el crecimiento de los camarones depende directamente relación tasa de ingestión-energía digestible y la segunda componente representa a la tasa de

respiración. Lo que corrobora que la tasa metabólica es el parámetro fisiológico más importante en el balance energético de los juveniles de camarón. Posteriormente se realizó un análisis de función discriminante, en la figura 27 se muestra el mapa territorial de las diferentes dietas del experimento y se encontró que existió una interacción entre las dietas de diferente nivel de proteína y lípidos. Además se encontró una diferencia entre las dietas 40% y 50% de proteína y 2,4 y 8% de lípidos. Las dietas de 20% y 30% de proteína tuvieron una interacción con las dietas de lípidos, lo que esta de acuerdo ya que el nivel de proteína de las dietas de lípidos fue de 25%.

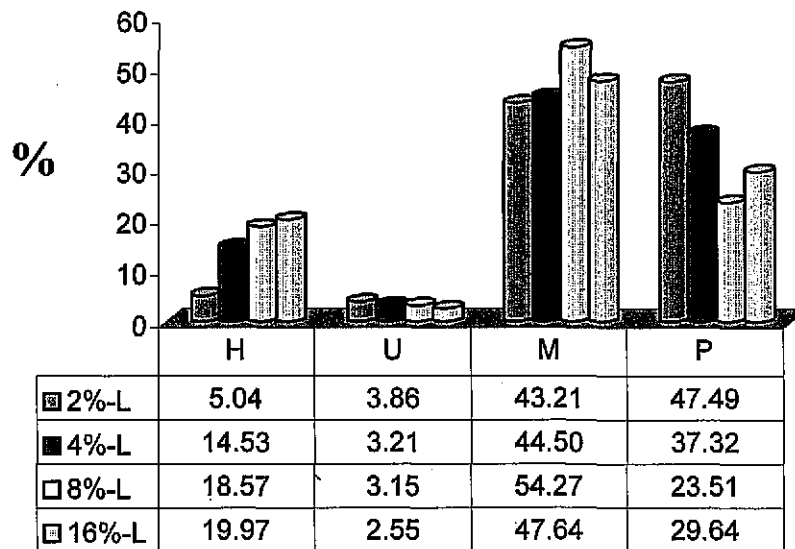
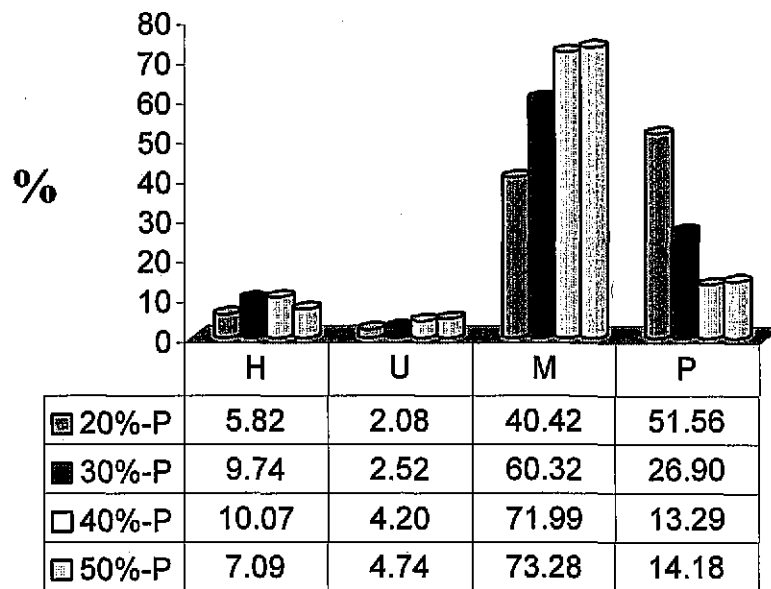


Figura 22. Distribución de la energía ingerida (I) en juveniles de *L. vannamei* expresada en porcentaje de participación en los tratamientos del experimento.

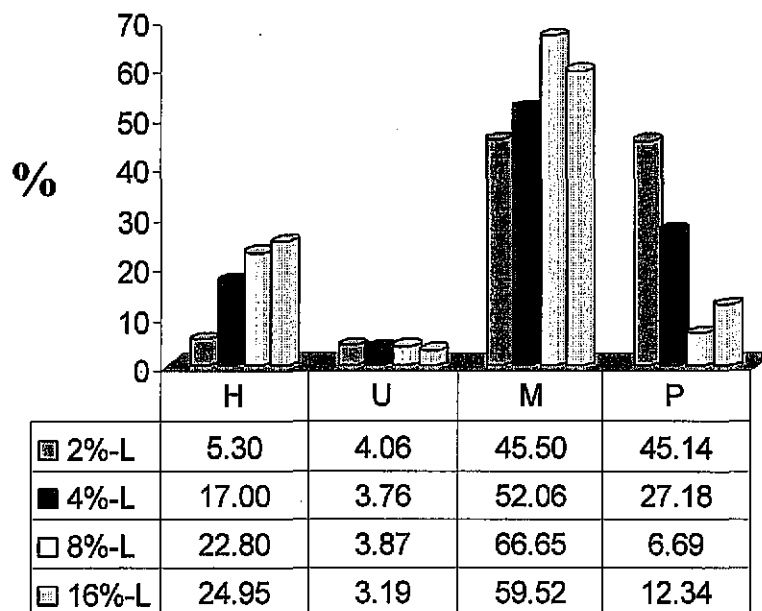
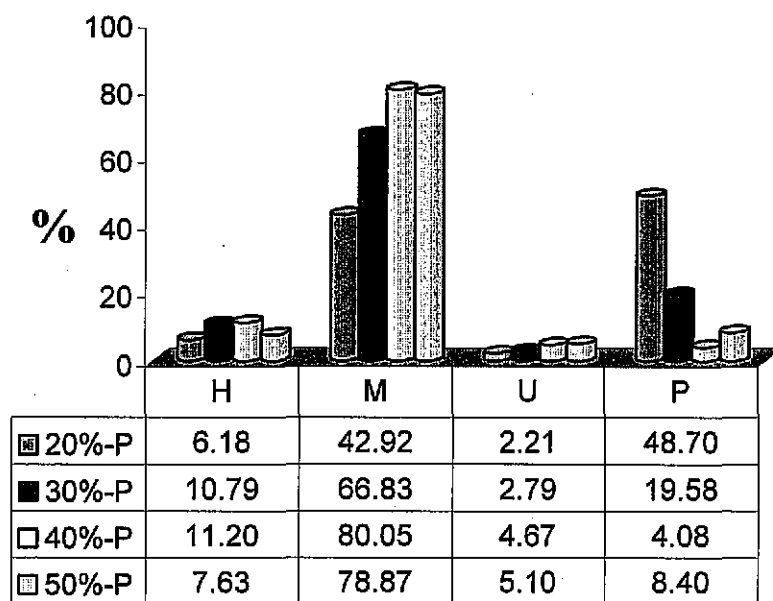


Figura 23. Distribución de la energía digestible (ED) en juveniles de *L. vannamei* expresada en porcentaje de participación en los tratamientos del experimento.

Tabla 25. Eficiencias metabólicas de juveniles del camarón blanco *L. vannamei*.

Parámetros	Fórmulas	Proteínas				Lípidos			
		20	30	40	50	2	4	8	16
Asimilación	$A = I - H$	94.18	90.24	89.91	92.91	94.94	85.44	81.43	80.04
Eficiencia de Asimilación	A / I	94.18	90.24	89.91	92.91	94.94	85.44	81.43	80.04
Energía Metabolizable	$G + M = I - H - U$	91.99	87.24	85.29	87.47	90.69	81.82	77.77	77.29
Energía consumida para crecimiento (Eficiencia de crecimiento bruta)	$K_1 = G / I$	51.57	26.91	13.29	14.18	47.49	37.33	23.51	29.64
Energía asimilada para crecimiento	$K_2 = G / A$	54.75	29.82	14.79	15.27	50.02	43.69	28.87	37.04
Eficiencia de crecimiento neta	M / I	40.42	60.34	71.99	73.29	43.20	44.50	54.26	47.65
Energía utilizada en metabolismo	$G / (G + M)$	56.06	30.84	15.59	16.22	52.36	45.62	30.22	38.35
Energía metabolizable /crecimiento	$M / (G + M)$	43.94	69.16	84.41	83.78	47.64	54.38	69.78	61.65
Metabolismo/ energ. metabolizable	$(F + U) / I$	8.01	12.76	14.71	12.53	9.31	18.18	22.23	22.71
Tasa de excreción									

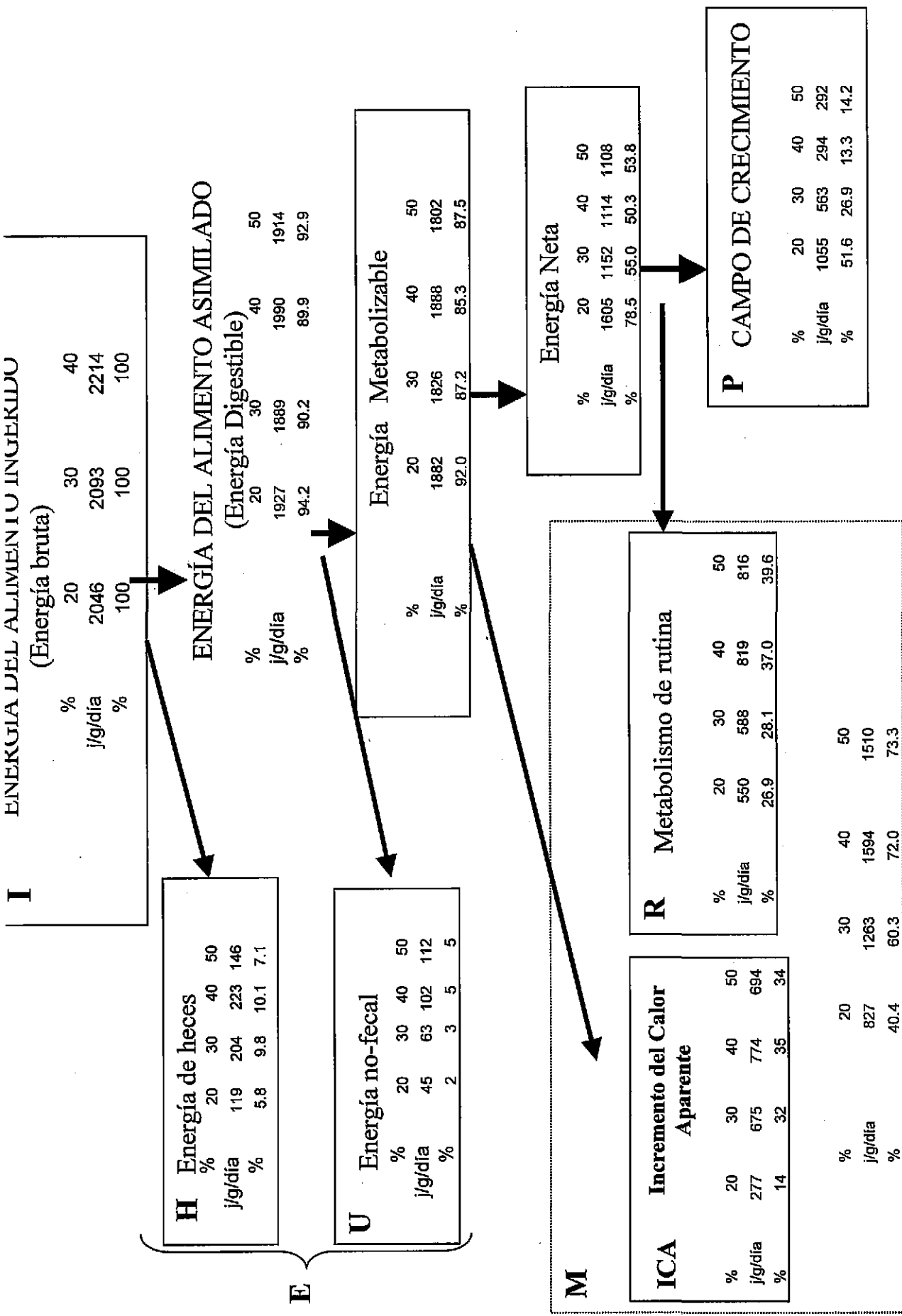


Figura. 24. Flujo de energía. Distribución de la energía a través de la ingestión por la dieta a diferente nivel de proteína en el camarón blanco *L. vannamei*.

I ENERGÍA DEL ALIMENTO INGERIDO
(Energía bruta)

%	2	4	8	16
j/g/día	1727	1865	2176	2364
%	100	100	100	100

ENERGÍA DEL ALIMENTO ASIMILADO
(Energía Digestible)

%	2	4	8	16
j/g/día	1640	1593	1772	1892
%	94.9	85.4	81.4	80.0

H Energía de heces

	2	4	8	16
j/g/día	87	272	404	472
%	5.1	14.6	18.6	20.0

U Energía no-fecal

%	2	4	8	16
j/g/día	73	67	80	65
%	4.3	3.6	3.7	2.7

Energía Metabolizable

%	2	4	8	16
j/g/día	1566	1526	1693	1827
%	90.7	81.8	77.8	77.3

Energía neta

%	2	4	8	16
j/g/día	1184	1176	1146	1338
%	68.6	63.0	52.6	56.6

P CAMPO DE CRECIMIENTO

%	2	4	8	16
j/g/día	320	696	512	701
%	47.5	37.3	23.5	29.6

R Metabolismo de Rutina

%	2	4	8	16
j/g/día	364	479	634	637
%	21.1	25.7	29.1	27.0

ICA Incremento del Calor Aparente

%	2	4	8	16
j/g/día	382	350	547	489
%	22.1	18.8	25.1	20.7

%	2	4	8	16
j/g/día	746	830	1181	1126
%	43.2	44.5	54.3	47.6

M

E

Figura. 25. Flujo de energía. Distribución de la energía a través de la ingestión por la dieta a diferente nivel de lípidos en el camarón blanco *L. vannamei*.

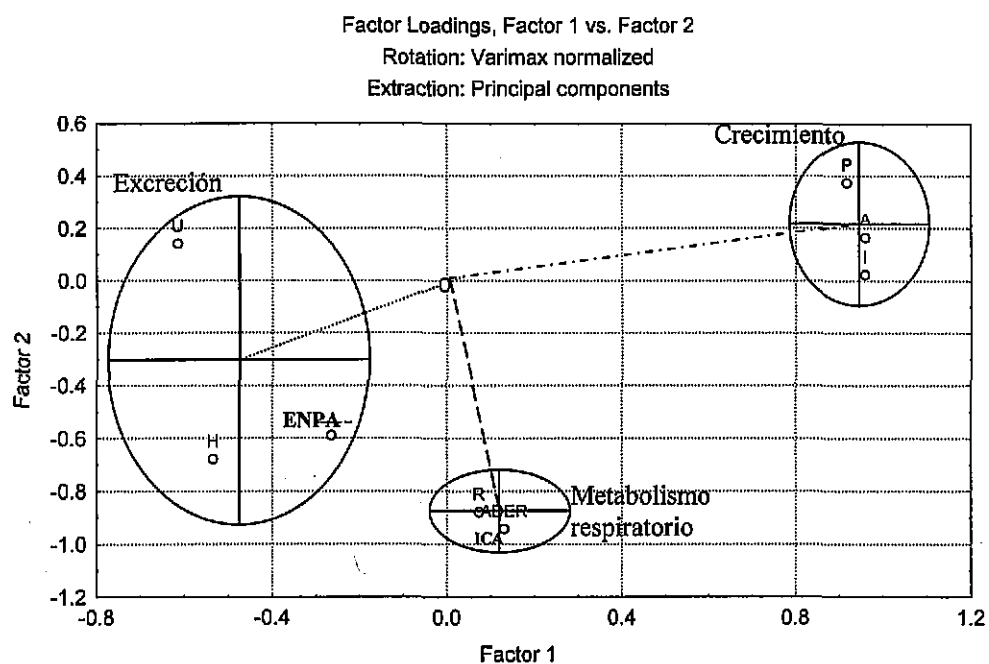


Figura. 26. Grafica de las componentes principales de los parámetros del balance energético del camarón blanco *L. vannamei*.

Tabla 26. Componentes principales de los parámetros del balance energético.

Parámetro	Componente 1	Componente 2
Ingestión (I)	0.9583**	0.0230
Heces (H)	-0.5349	-0.6791
Asimilación (A)	0.9592**	0.1649
Respiración (R)	0.0734	-0.8797**
Incremento del calor aparente (ICA)	0.1306	-0.9433**
Excreción no fecal (U)	-0.6154	0.1414
Excreción post-alimentaria (EPA)	-0.2647	-0.5893
Campo de Crecimiento (P)	0.9172**	0.3744
Porcentaje de la varianza	3.4375	2.6603

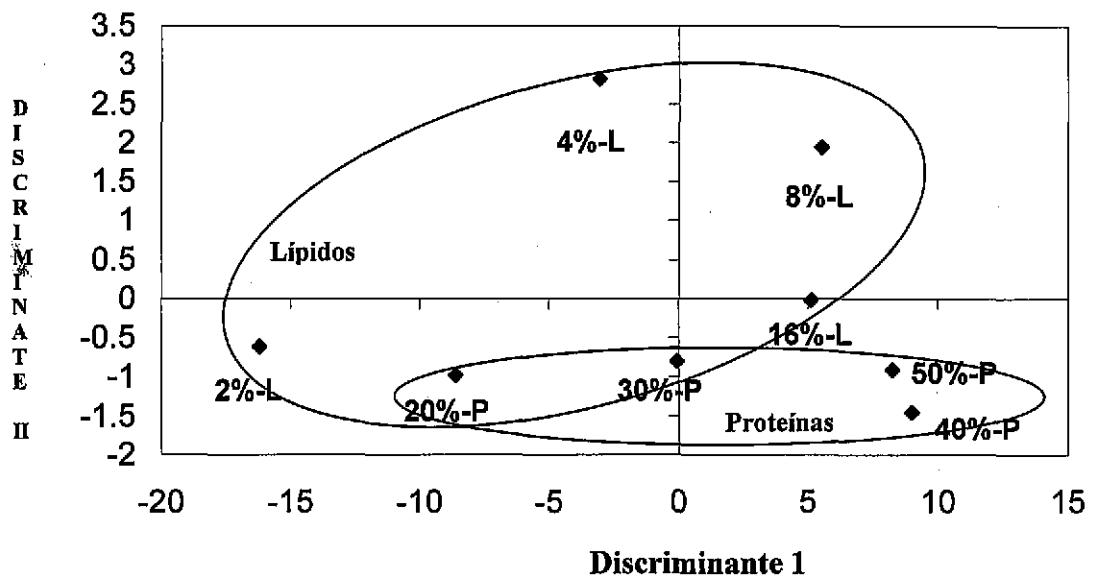


Figura. 27. Mapa territorial de las dos primeras funciones discriminantes de las dietas con diferente nivel de proteínas y lípidos, en función de los parámetros del balance energético de juveniles *L. vannamei*.

Discusión

El consumo de alimento de los camarones de 290.5 mg/día a 336.5 mg/día fue similar al reportado por Zapata (1992) para camarones de la misma especie (237 a 388 mg/día). Por lo general no todo el alimento consumido es asimilado. Winberg (1956) considero que alrededor del 15% era perdido en las heces y encuentra que las eficiencias de absorción en peces es de 83% a 85%, este porcentaje es generalmente alto para herbívoros y bajo para carnívoros. Fisher (1979) encuentra que las eficiencias de asimilación fueron de 40 a 50% para herbívoros, y de 70% a 90% para carnívoros con porcentajes que tienden hacer mayores en peces pequeños, y aumentar con la temperatura y con la disminución del tamaño de la ración. Pocos estudios han sido llevados acabo con dietas comerciales y altos porcentajes pueden ser esperados porque los componentes son finamente molido y balanceados nutricionalmente, y contienen una baja proporción de material indigerible (Knights, 1986). Las eficiencias de asimilación encontradas en este estudio para el camarón blanco son altas (85.4 a 94.9%) y están alrededor del intervalo de 89% a 96% porcentajes encontrado por Niimi y Beamish (1974) para una variedad de especies. La energía asimilada registrada para las diferentes dietas del estudio fue de 1594 J/g ps/día a 1990 J/g ps/día, intervalo dentro del cual se ha reportado la energía asimilada por el camarón *L. setiferus* (Rosas *et al.*, 1998). Jobling (1994) encontró que los peces carnívoros que consumen presas naturales tienen eficiencias de absorción o de asimilación entre el 70% a 95%. En cambio el material vegetal es digerido y absorbido con menor eficiencia y por lo

tanto los peces herbívoros tienen eficiencias de 40% a 80%. En el caso del camarón blanco presentó eficiencias altas (85.4 a 94.9%) con una disminución conforme aumenta el nivel de lípidos en la dieta.

Las dietas formuladas comercialmente que se utilizan en el cultivo de peces pueden resultar en la pérdida de la energía bruta de 10% a 40% por las heces. Los porcentajes de pérdida de energía por medio de las heces en los juveniles de camarón del presente trabajo fue bajo (5.1% a 19.9%). Existen algunos ingredientes de las dietas con los cuales se puede perder por medio de las heces de un 60% a 80% de energía (Cho *et al.* , 1982). Los camarones especialmente *L. vannamei* digieren con alta eficiencia la proteína y los lípidos. Se ha encontrado que cuando se alimenta a peces con alimentos balanceados, un incremento en la ingestión conduce a un aumento en la pérdida de nutrientes en las heces y se presenta una correlación lineal negativa entre la tasa de alimentación y la eficiencia de asimilación (Jobling, 1994).

La pérdida de energía por medio de la tasa de excreción no fecal ha sido menor en comparación con la energía utilizada en la respiración. La pérdida de nitrógeno en excreción es importante en acuicultura porque junto con la excreción de nitrógeno fecal representa la reducción potencial en la acumulación de proteína (Steffens, 1981). Los resultados de las investigaciones en peces sugieren que la pérdida de nitrógeno por excreción no fecal puede ser equivalente del 4% al 15% de la energía ingerida, y mediante cálculos se puede obtener que aproximadamente 5% de la energía ingerida puede ser debida a al excreción

exógena en dietas de 50% de proteína (Jobling, 1994). En el caso de crustáceos decápodos encontramos que la tasas de excreción reportadas (Tabla 27) depende del tamaño y se encuentra de 2.2% a 5.4% en juveniles. Se ha encontrado en peces que la perdida de energía a través de las branquias o en la orina depende del valor biológico de la proteína total en la dieta y este es influenciado por las proporciones de los diferentes ingredientes, particularmente por el nivel y tipo de lípidos, los cuales son incluidos en la dieta (Cho *et al.* , 1982). Los porcentajes encontrados en el presente trabajo esta dentro de los intervalos reportados para organismos acuáticos, y aumentaron conforme aumenta el nivel de proteína. Sin embargo, no se presentaron diferencias en los diferentes niveles de lípidos.

En mamíferos Diggs *et al.* , (1965) han encontrado que la energía metabolizable es alrededor del 96% de la energía digestible. En cambio en peces Smith *et al.* (1978) encontraron un intervalo de 72% a 93% la relación energía metabolizable / energía digestible. La relación EM/ED encontrada en este trabajo es alta y se encuentra en el intervalo de 90% a 95.5%, para las dietas con diferente nivel de proteína con una disminución de la relación conforme aumenta el nivel de proteína. En las dietas de diferente nivel de lípidos el intervalo se encontró de 92.3 a 94.8% sin encontrarse diferencias entre los diferentes niveles. Una gran parte de la energía que entra a los organismos acuáticos es por medio de compuestos de nitrógeno los cuales inducen a la necesidad de excretar amonio, por lo tanto más del 85% del nitrógeno que resulta del catabolismo de las proteínas es excretado como amonio a través de las branquias (Forster y Goldstein, 1969). Los valores encontrados de la relación EM/ED en este trabajo

señalan que bajo la metodología utilizada en este experimento se pueden utilizar confiablemente los valores de energía metabolizable para formular las dietas balanceadas, ya que la energía metabolizable es una medida apropiada de la disponibilidad de combustible para evaluar la utilización de la energía potencial de las dietas

Cuando el camarón consume dietas con alto nivel de proteína excreta mucho del nitrógeno digerido y el incremento del calor del alimento expresado como una fracción de la energía digerible varía con el nivel de proteína y lípidos en la dieta. Esto es independiente de la composición de la dieta cuando se expresa sobre la base de la ingestión de nitrógeno (Cho *et al.*, 1982). Los requerimientos del mantenimiento de los peces no fue influido por el nivel de lípidos en la dieta, pero disminuyó conforme el nivel de proteína fue incrementado de 34 a 55% de la dieta. Bajo circunstancias normales se ha encontrado que entre el 10% y 20% de la energía total se utiliza para el metabolismo en actividad natatoria en peces con poca actividad (Jobling, 1994). En forma general el resultado obtenido para el camarón de 20% a 30% está de acuerdo con el resultado esperado para organismos con poca actividad.

Cuando el ICA se expresa como porcentaje de la energía ingerida es independiente de la tasa de ingestión y se encuentra entre el 12.5% al 19% en peces (Muir y Niimi, 1972; Pierce y Wissing, 1974). Por lo general la tasa metabólica de alimentación es lo doble de la tasa metabólica en reposo (Knights, 1986), resultados similares fueron encontrados para las dietas con diferente nivel

de proteína de este estudio. Los valores de **ICA** como porcentaje de la energía ingerida se encuentran de 0.2% a 19.5% en camarones peneidos (Nuno, 1996). Los resultados registrados en este trabajo están dentro de este intervalo (13% a 29%). Jobling (1986) sugiere que la relación entre el **ICA** y el crecimiento o producción debe ser interactivo (altas tasas de crecimiento serán reflejadas en altas tasas de metabolismo y alta **ICA**) mejor que competitivo (la dieta que induce una alto **ICA** reducirá la energía disponible en el alimento para crecimiento) para peces con tendencias carnívoras. Sin embargo en el caso de camarones Nuno (1996) no encuentra relación entre la **ICA** y la producción en *L. vannamei*. Rosas *et al.* (1998) encontró una relación inversa entre la disminución del **ICA** y el aumento en producción del camarón *L. setiferus*, bajo el efecto de la variación en la concentración de oxígeno. Similarmente en este trabajo se encontró una relación inversa entre la disminución de la **ICA** y un aumento en la producción del camarón blanco del Pacífico, bajo el efecto de diferente nivel de proteína. En las dietas con diferente nivel de lípidos no hubo una relación entre la **ICA** y la producción. García *et al.* (1998) encontró en *L. setiferus* que existe una relación entre el mejor nivel de proteína en la dieta (30%) con el menor **ICA** y excreción de nitrógeno post-alimentario. Además se llega en menor tiempo a los picos máximos del consumo de oxígeno y excreción de nitrógeno, similares resultados se registraron con la dieta de 20% de proteína y 2% de lípidos.

Aunque la tasas de ingestión determina la disponibilidad de energía para un organismo, el uso de la energía varía con el tamaño del camarón. Proporcionalmente en organismos adultos mas energía asimilada es utilizada para

metabolismo y reproducción (Iles, 1974) con la consecuente reducción en el crecimiento, con incrementos en el metabolismo (Brett y Shelbourn, 1975), en cambio en los juveniles es donde más energía es utilizada para el campo de crecimiento.

Rosas *et al.* , (1993) encontró que el camarón *F. notialis* transformó la energía ingerida en producción con una eficiencia de 46.7% para machos y de 50.3% para hembras, en cambio en organismos con ablación del pedúnculo ocular fue de 94.5% para hembras y de 63.4% para machos. Las eficiencias de crecimiento neto en este trabajo para *L. vannamei* fueron de 13.29% a 51.56% en los diferentes niveles de lípidos y proteínas.

Debido a que el amonio es el principal producto de desecho del catabolismo de las proteínas en los peces y los camarones estos organismos no requieren energía para detoxificar o concentrar este desecho (Cowey, 1980), debido a esto la tasa de excreción total en los peces es baja y se encuentra de un 8% a 12% de la energía ingerida. Los resultados encontrados para el camarón blanco se encuentran en el intervalo de 2.08% a 4.74% para las dietas de diferente nivel de proteína y de 2.55% a 3.86% para las dietas de lípidos, los cuales están alrededor de lo encontrado en los peces. Sin embargo, en animales terrestres los porcentajes de la energía disipada como calor (30%) son mayores (Farell, 1974).

Es necesario realizar los estudios de bioenergética bajo condiciones comparables a la que se presentan en las granjas camaroneras como son bajo un

cierto tipo de alimento balanceado, un tamaño de ración y frecuencia de alimentación.

En cuanto a los aspectos energéticos nutricionales del estudio encontramos que existe una relación entre la eficiencia en la utilización de la energía, el nivel de proteína, lípidos y carbohidratos en la dieta y el crecimiento en los camarones. Al respecto, Sedgwick (1979) encontró que la utilización máxima de las proteínas por el camarón *Fenneropenaeus merguensis* está estrechamente relacionada con el valor energético de la dieta y que los carbohidratos y lípidos también pueden incrementar la eficiencia del crecimiento a niveles sub-óptimos de proteínas. Los resultados obtenidos por Pedrazzoli (1997) en juveniles de *L. vannamei* muestran que los animales alimentados con niveles sub-óptimos de proteínas (dieta con 25% de proteína y 68.7mg de proteína/Kcal.) presentaron el mejor índice de utilización proteica, lo que está de acuerdo con lo encontrado en los experimentos con *L. vannamei*, donde el mayor porcentaje de energía destinada para el campo de crecimiento se presentó en la dieta con 20% de proteína. Además, Pedrazzoli (1997) encontró que a medida que el nivel de proteína se incrementa por encima del máximo requerido 106 mg de proteína/Kcal., el exceso es almacenado como grasa o como carbohidratos. A bajos consumos de proteína, si la dieta no contiene suficiente energía, la mayor parte de la proteína podría ser utilizada para obtener energía antes que para el crecimiento.

Tabla 27. Balance energético relativo de varias especies de crustáceos y de *L. vannamei*.

ESPECIE	C = H+U+R+P	ESTADIO	REFERENCIA
<i>Cherax quadricarinatus</i>	100 = 05 + 02 + 11 + 82	Adultos	Rodríguez, 1998
<i>Macrobrachium rosenbergii</i> 44% de proteína	100 = 9 + 0.16 + 6 + 85	Juvenil	Díaz et al. , 1992
<i>Macrobrachium rosenbergii</i> Dieta 37% de proteína	100 = 27 + 0.15 + 7 + 67	Juvenil	Díaz et al. , 1992
<i>Macrobrachium rosenbergii</i> Dieta 44% de proteína	100 = 6 + 0.39 + 14 + 80	Postlarva	Díaz et al. , 1992
<i>Macrobrachium rosenbergii</i> Dieta 37% de proteína	100 = 12 + 0.43 + 19 + 69	Postlarva	Díaz et al. , 1992
<i>Macrobrachium rosenbergii</i> Purina No. 20	100 = 14 + 02 + 82 + 03	Juveniles	Nelson et al. , 1977
<i>Macrobrachium rosenbergii</i> Tubifex	100 = 12 + 02 + 84 + 02	Juveniles	Nelson et al. , 1977
<i>Carcinus maenas</i>	100 = 78 + 19 + 03	Larva	Dawirs, 1983
<i>Rhithropanopeus harrisi</i>	100 = 55 + 17 + 28	Larva	Levine y Slukin, 1979
<i>Callinectes rathbunae</i>	100 = 27 + 01 + 16 + 56	Adultos	Rosa et al. , 1993b
<i>Homarus americanus</i>	100 = 19 + 02 + 56 + 23	Juvenil	Logan y Epifanio, 1978
<i>Palaemonetes pugio</i>	100 = 55+ 01 + 22 + 22	Larva	Piyatiratitivorakul, 1989
<i>Palaemonetes pugio</i>	100 = 58 + 01+ 25 + 16	Juvenil	Piyatiratitivorakul, 1989
<i>Palaemonetes pugio</i>	100 = 11+ 02+ 25 + 62	Adulto	Piyatiratitivorakul, 1989
<i>Palaemonetes pugio</i>	100 = 02+ 2 + 25 + 71	Adulto	Vernberg y Piyatiratitivorakul, 1998
<i>Penaeus monodon</i> <i>Artemia</i> y microalgas	100 = 84 + 05 + 11	Larva	Kurmaly et al. , 1989
<i>F. notialis</i>	100 = 88 + + 06 + 06	Adulto-hembra	Rosas et al. , 1993a
<i>F. notialis</i> Dieta 36% de proteína	100 = 87+ + 07 + 06	Adulto-macho	Rosas et al. , 1993 ^a
<i>L. setiferus</i> 35‰ salinidad	100= 04 + 93 + 03	juvenil temprano	Martinez, 1996
<i>L. setiferus</i> 15‰ salinidad	100 = 04 + 91 + 05	juvenil temprano	Martinez, 1996
<i>Litopenaeus vannamei</i> Dieta 20% de proteína	100 = 06 + 02 + 40 + 52	Juvenil	Este trabajo
<i>Litopenaeus vannamei</i> Dieta 30% de proteína	100 = 10 + 03 + 60 + 27	Juvenil	Este trabajo
<i>Litopenaeus vannamei</i> Dieta 40% de proteína	100 = 10 + 05 + 72 + 13	Juvenil	Este trabajo
<i>Litopenaeus vannamei</i> Dieta 50% de proteína	100 = 07 + 05 + 73 + 14	Juvenil	Este trabajo
<i>Litopenaeus vannamei</i> Dieta 2% de lípidos; 25% proteína	100 = 05 + 04 + 43 + 48	Juvenil	Este trabajo
<i>Litopenaeus vannamei</i> Dieta 4% de lípidos; 25% proteína	100 = 14 + 03 + 44 + 39	Juvenil	Este trabajo
<i>Litopenaeus vannamei</i> Dieta 8% de lípidos; 25% proteína	100 = 19 + 04 + 54 + 23	Juvenil	Este trabajo
<i>Litopenaeus vannamei</i> Dieta 16% de lípidos;25% proteína	100 = 20 + 03 + 48 + 30	Juvenil	Este trabajo

Otro parámetro que apoya los resultados obtenidos en este trabajo con el mejor nivel de proteína en la dieta es el efecto sobre la supervivencia de los camarones en cultivo. Donde se ha determinado que en camarones peneidos el porcentaje de supervivencia disminuye a medida que se incrementa el nivel de proteína (Yreus *et al.*, 1972). Estos resultados son similares a los de Pedrazzoli (1997) ya que los camarones alimentados con las dietas de 40 y 45% de proteínas tuvieron tasas de supervivencia más bajas que aquellas alcanzadas con las dietas de 25 a 35% de proteína.

En un estudio con *L. vannamei* alimentado con diferente nivel de proteína y lípidos Aranyakanya y Lawrence (1993) encontraron que no hubo interacción entre proteínas (25%, 35% y 45%) y lípidos (2%, 8% y 14%), ni entre nivel de proteína y nivel de energía en la dieta. En cambio cuando utilizaron 10%, 15%, 20% y 25% de proteína en la dieta y 2%, 4%, 8% y 14% de lípidos la interacción entre proteína y lípido fue significativa. Cuando se suministro 15% de proteína en la dieta y 4 y 8% de lípidos el crecimiento no tuvo diferencias significativas con los camarones cultivados en altos niveles de proteína. No hubo diferencias significativas en el crecimiento de los camarones en las dietas de 20% y 25% de proteína. Finalmente concluyen que el requerimiento de proteína más adecuado para *L. vannamei* es de 15% siempre y cuando el nivel de energía este entre 3887 a 4306 kcal/kg y la proporción proteína:energía sea de 35 a 38 mg proteína/kcal bajo condiciones de laboratorio en agua clara y ausencia de producción natural. Lo anterior concuerda con lo encontrado para *L. vannamei* al registrar la mayor proporción de energía canalizada para el campo de crecimiento en la dieta de 20% de proteína.

En cuanto a los lípidos se ha encontrado en juveniles de *M. rosenbergii* (Sheen y D'Abramo, 1991.), que niveles de 2% a 10% pueden ser satisfactorios para el crecimiento de esta especie. Kanazawa *et al.* (1977) para el *M. japonicus* encontró que la mejor respuesta de crecimiento fue lograda a un nivel de 8% (peso seco) en la dieta y observó una reducción en la ganancia de peso de esta misma especie cuando se utilizó un nivel de 16% de lípidos. De igual manera

cuando el contenido de aceite en la dieta del *Palaemon serratus* fue incrementado desde 7.5% a 15% el rango de crecimiento de los animales fue significativamente reducido (Forster y Beard, 1973). Similarmente Deshimaru *et al.* (1979), encontró que cuando una mezcla de aceites en la dieta correspondiente a aceite de hígado de bacalao y aceite de soya fue incrementado sobre un nivel de 6%, el rango de crecimiento del *M. japonicus* fue reducido. Investigaciones llevadas a cabo en juveniles de *F. indicus* (Ali *et al.* 1990) demostraron que la dieta con 6% de lípidos produjo un crecimiento significativamente alto, mejor F.C.R y supervivencia que niveles más altos. Sheen y Chen (1992), encontraron que la inclusión de niveles de 8, 10 y 12% en la dieta para juveniles de *P. monodon* mejoraron significativamente la ganancia de peso, pero concluyeron que esta especie no requiere de un nivel específico de lípidos.

Pedrazzoli *et al.* (1997) consideraron que el contenido de 11.0% de lípidos y 113 mg de proteína/Kcal. en la dieta, pueden ser considerados como un nivel adecuado para el crecimiento de juveniles de *L. vannamei*. Sin embargo, los resultados de su estudio durante los primeros 56 días de cultivo no mostraron diferencias significativas en peso corporal de los juveniles a diferente nivel de lípidos de 6.3% a 16.7%. En cuanto a la supervivencia en los diferentes niveles de lípidos no encontraron diferencias significativas. Sin embargo, se ha reportado que la cantidad óptima de este nutriente parece depender de la cantidad y calidad de proteínas, del nivel de energía disponible y de la satisfacción de requerimientos de ácidos grasos específicos, especialmente los ácidos altamente polinsaturados de la serie n-3 (PUFAS). Las anteriores investigaciones sustentan el hecho de que altos niveles de lípidos en la dieta producen un retardo en el crecimiento de camarones penaeidos, probablemente debido a su ineficiente utilización especialmente cuando otras fuentes de energía se encuentran disponibles en la dieta. La variabilidad de las respuestas de crecimiento en la dieta a diferentes niveles de lípidos parece depender de la cantidad de energía disponible en la dieta (Sheen y D'Abramo. 1991). Se ha establecido por lo tanto, que existe una relación

entre los altos niveles de lípidos en las dietas y el reducido rango de crecimiento en la mayoría de las especies de camarones peneidos.

IV. DISCUSIÓN GENERAL y CONCLUSIONES.

Los camarones peneidos son típicos en las comunidades demersales costeras tropicales asociadas a sistemas deltáicos, estuarios y lagunas costeras, fondos generalmente fangosos o arenas finas mezcladas, ricas en materia orgánica. Las aguas salobres están asociadas al ciclo de vida de los camarones. Por su comportamiento migratorio y de utilización de diferentes hábitat costeros, la fisiología de los camarones se modifica con su desarrollo, mostrando gran capacidad de osmorregulación. La distribución y abundancia de los camarones varía considerablemente con las horas del día, estado de la marea, etapa y posición de la luna, época del año, profundidad y hábitat, edad y pulsos interanuales.

Los esteros, estuarios y ambientes intermareales son los ambientes más estresantes y el establecimiento de los crustáceos en tales ambientes implica una alta adaptabilidad de las características fisiológicas. La mayoría de los crustáceos marinos son osmoconformadores, pero los crustáceos que han colonizado medios con alta fluctuación de salinidad tales como estuarios y zonas intermareales presentan una alta incidencia de osmorreguladores ya que es una parte importante del repertorio de adaptaciones a ese medio.

Hay muchas causas de variaciones interanuales en el reclutamiento y abundancia de los camarones. Las relaciones de causa y efecto son difíciles de

demostrar. No obstante, se han establecido algunas correlaciones numéricas entre captura y variables del ecosistema, que sugieren una aparente relación ecológica entre la magnitud y persistencia de las pesquerías y la diversidad, abundancia y distribución con las variables fisico-químicas ambientales.

El camarón blanco como la mayoría de los peneidos permanece parte de su ciclo de vida en el interior de lagunas costeras y estuarios en estado de postlarva epibéntica y juvenil. Estos cambios de ambiente están relacionados con la fisiología de los camarones durante su desarrollo, en particular con respecto a su capacidad de osmorregulación y capacidad térmica.

Las características de las masas de agua y sus dinámicas son influenciadas por los vientos y mareas, su composición fisico-química es el resultado de la combinación del efecto del clima y la actividad de los organismos. Por lo que la energética de ecosistemas no puede ser considerada sin la bioenergética. Por lo que el estudio de la bioenergética de peces y crustáceos permite la investigación de problemas relacionados con el manejo de las pesquerías y producción y también tiene un lugar central dentro de la investigación en acuicultura.

El estudio del flujo energético también, se puede utilizar en el campo de la acuicultura, principalmente en la construcción de presupuestos energéticos que suministran un medio ideal para la evaluación de la importancia relativa de los factores ambientales que influyen el crecimiento. En el campo de la acuicultura los estudios de bioenergética tienen implicaciones comerciales, ya que pueden

contribuir al desarrollo de métodos para incrementar las tasas de producción de peces y crustáceos y mejorar la conversión de alimento en los estanques de producción.

Uno de los aspectos necesarios para el manejo de la pesquería y cultivo del camarón blanco del Pacífico de América *Litopenaeus vannamei* es el entendimiento de su comportamiento interno y su respuestas al ambiente para llevar a cabo su crecimiento y desarrollo. Por lo que utilizar un simple criterio para explicar el crecimiento puede ser erróneo.

En los ecosistemas acuáticos la temperatura y la salinidad son generalmente considerados como los factores ambientales más importantes, los cuales limitan la distribución de las poblaciones de camarón blanco, que habitan un amplio intervalo de salinidades durante su ciclo de vida. En el presente estudio se observó que el efecto de la salinidad sobre los procesos metabólicos fue marginal en general y solo tuvo un efecto importante en condiciones extremas.

Los resultados de este trabajo muestran la mejor combinación temperatura-salinidad para las dos variables de respuesta estudiadas y su interacción en el que tenemos que la mejor supervivencia se presentó en la combinación de 25°C y el intervalo de salinidad de 20‰ a 30‰. A través del índice de biomasa relativa se pudo corroborar que la salinidad es el factor que tiene el menor efecto dentro de los intervalos del estudio (20‰ a 50‰). Dicho índice permitió confirmar que el cultivo de postlarvas y juveniles tempranos es mejor en temperaturas alrededor de

30 °C. Los camarones a 20°C estuvieron relativamente inactivos y exhibieron bajo consumo de alimento comparados con organismos hiperactivos en temperaturas de 35°C. Cuando se les suministro alimento a saciedad, los camarones cultivados a 35°C tienen la más alta tasa de consumo de alimento. Wyban *et al.* (1995) sugiere que la temperatura óptima para el mejor crecimiento dependen del tamaño específico del camarón y disminuyen conforme se incrementa el tamaño del camarón. Para pequeños camarones (< 5 g), la temperatura óptima se encuentra entre 30 y 32°C, mientras que para camarones adultos la temperatura óptima se encuentra alrededor de 27°C. Los resultados obtenidos en cuanto a la salinidad óptima para *L. vannamei* no son conclusivos. Con esos resultados y los obtenidos por otros autores (Bray *et al.* , 1994; Rosas *et al.* , 2001) se confirma que dentro del intervalo óptimo de temperatura la tolerancia a la salinidad es amplia y un buen crecimiento puede ser obtenido entre salinidades de 15‰ y 45‰. Los camarones utilizados en este estudio tuvieron características de postlarvas-juveniles tempranos con adaptación de condiciones oceánicas salinas a salobres costeras. Por lo que encontramos que estadios más tempranos tengan tolerancia a salinidades más altas (35‰) y estadios posteriores tengan tolerancia a salinidades más bajas (15‰). Por lo que se demuestra que el crecimiento y la supervivencia del camarón blanco *L. vannamei* dependen de la temperatura, salinidad y de la interacción temperatura-salinidad. Este estudio ha mostrado que existe una estrecha relación entre de las condiciones óptimas determinadas experimentalmente para la producción y las condiciones prevalecientes en el ambiente costero del cual los organismos son originarios.

En cuanto a la respuesta fisiológica del camarón al efecto de la temperatura y salinidad sobre el consumo de oxígeno encontramos que los camarones bajo condiciones de manipulación presentaron cuatro etapas se pueden describir en 4 etapas: consumo máximo de oxígeno, compensación inicial, recuperación gradual y estabilización. El consumo específico de oxígeno máximo se presentó inversamente proporcional con el tamaño y con un orden de magnitud mayor entre esta etapa y la estabilización en las postlarvas, lo cual se debe a que estos organismos presentan un metabolismo mayor que los adultos. Además las postlarvas están adaptadas a un ambiente más dinámico que los adultos en cuanto a variaciones en salinidad, temperatura y oxígeno. La etapa de compensación inicial duro una hora en postlarvas y juveniles independiente de la magnitud del consumo de oxígeno. En los adultos fue más larga y duro dos horas. Esto se pudo deber a que los adultos están adaptados a condiciones más estables y su respuesta es más lenta.

Al analizar el efecto combinado de la temperatura y la salinidad se encontró que no hubo diferencias significativas, y solo se registro que el QO_2E de 20°C a 35°C fue diferente significativamente ($p < 0.05$). Se presentó un mayor consumo de oxígeno a altas temperaturas y altas salinidades. Las superficies de respuesta del consumo de oxígeno nos mostraron que en el intervalo de temperatura de 20°C a 25°C el efecto de la temperatura y salinidad es mínimo y de 25 a 30°C la temperatura es el factor más importante que influye sobre el consumo de oxígeno, y en la zona de 30°C a 35°C y $>35\%$ el efecto es combinado temperatura-salinidad. El efecto de la temperatura en este intervalo es mayor que de 20°C a

30°C. En las superficies de respuesta se muestra que el efecto de la temperatura es mayor en la respiración de las postlarvas que en la de los adultos, en cambio la salinidad tiene mayor efecto en términos generales en los adultos. No obstante, los resultados obtenidos en este trabajo demuestran una complejidad de la relación temperatura- salinidad inducida sobre el QO_2E para el camarón blanco. Además es importante señalar que las variaciones de las tasas metabólicas a las diferentes combinaciones de temperatura y salinidad son importantes para estimar los requerimientos de energía, determinar las densidades y fijar los niveles mínimos de oxígeno que pueden mantenerse en condiciones de cultivo para un óptimo crecimiento.

En relación con la alimentación se encontró que El pico máximo del consumo de oxígeno se obtuvo alrededor de tres horas después de alimentarse y regreso a su nivel pre-alimentario después de 4.5 horas. El tiempo necesario para alcanzar el pico máximo de consumo de oxígeno post-alimentario fue reportado para esta especie de 2 horas y para *L. setiferus* de 1 a 2 horas (Rosas *et al.* , 1996; Rosas *et al.* , 2001). La respuesta encontrada en este trabajo para *L. vannamei* es consistente con lo registrado en peces como en el caso de carpas y tilapias (Chakraborty *et al.*, 1992; Ross *et al.* 1992), este comportamiento también ha sido reportado en camarones de agua dulce *Macrobrachium rosenbergii* (Clifford y Brick, 1983) y en esta misma especie y camarones marinos como *Litopenaeus setiferus*, *L. schmitti*, *F. duorarum*, *F. notialis* (Rosas *et al.* , 1996; Rosas *et al.* , 2001). La restauración del nivel de la tasa respiratoria pre-alimentaria fue mucho más rápida en *L. vannamei* que en los peces y esto se

puede relacionar con la longitud del intestino que es menos de la longitud del cuerpo en el camarón, pero llega hasta 6 veces la longitud del cuerpo en la carpa (Hofer, 1991) y puede medir hasta 10 veces la longitud del cuerpo en tilapias (Beveridge y Baird, 2000).

La respuesta al incremento del nivel de lípidos en la dieta fue menor que la respuesta al nivel de proteína, aunque hubo un aumento aparente en la magnitud del ICA conforme aumentaba el nivel de lípidos, significativamente solo en 8%. El coeficiente del ICA fue mayor en 8% de inclusión y significativamente mayor que 2, 4, y 16%. Se posible que la inclusión hasta 8% de lípidos en la dieta resulta en una utilización eficiente de la proteína en la dieta como fuente de energía, pero en altos niveles no hay una ventaja en esos términos. A mayor nivel de proteína en la dieta los camarones hacen un mayor uso de la proteína para obtener la energía metabólica y sus respuestas metabólicas se parecen más a los camarones de tendencias carnívoras. En el presente estudio la alimentación en el camarón aumento la excreción de amonio igual que el aumento en el ICA y la proporción de amonio excretado en relación con el nitrógeno ingerido aumento hasta tres veces, pero no con el nivel de lípidos en la dieta. Un efecto similar fue reportado por Rosas *et al.* (1996) quienes encontraron que la cantidad de nitrógeno excretado como amonio en *L. setiferus*, *L. schmitti*, *F. duorarum* y *F. notialis* depende del nivel de proteína asimilado durante la alimentación. Cuando se alimento a los camarones con dietas conteniendo lípidos en una proporción de 2% a 8% su metabolismo fue dominado por proteínas pero 16% su metabolismo tendió a utilizar más lípidos y proteínas.

Una proporción óptima de carbohidratos, lípidos y proteínas podría significar que los camarones alimentados con dietas con bajo nivel de proteína podrían tener un menor requerimiento de proteína para utilizarse como energía en el metabolismo y por lo tanto una menor tasa de consumo de oxígeno y tasa de excreción. Además, encontramos que el gasto de energía debido al metabolismo de las proteínas asimiladas puede ser reducido en camarones por incluir niveles altos de lípidos en la dieta (16%), lo que está de acuerdo con lo encontrado por LeGrow y Beamish (1986). Esto ha sido denominado acción de economizar proteína por el uso de los lípidos (protein-sparing action).

Sin embargo, el intervalo de resultados obtenido en este trabajo sugiere que mientras la técnica es adecuada para la demostración del efecto del ICA y las tendencias de la dieta, es poco preciso para evaluar pequeñas diferencias en la formulación de las dietas. Los efectos sobre el consumo de oxígeno son muy importantes en acuicultura y este trabajo ha confirmado y cuantificado el efecto significativo del nivel de proteína en la dieta sobre el consumo de oxígeno, el coeficiente y magnitud del ICA, mientras el efecto del nivel de lípidos en la dieta ha sido mínimo en *L. vannamei*. La producción de amonio sigue el comportamiento del ICA en el caso de diferente nivel de proteína en la dieta, pero no varía notablemente con el aumento del nivel de lípidos en la dieta. Los resultados de este estudio sugieren que bajo ciertas circunstancias (alterar el régimen de alimentación y suministrar alimentos con bajo nivel de proteína 20 a

30% podrían disminuir la participación de la proteína contenida en la dieta en la producción de energía por el camarón.

La dieta de los camarones en los estuarios y lagunas costeras se compone de una gran variedad de materiales vegetales y animales por lo que la energía digestible fluctúa ampliamente dependiendo del alimento ingerido y su composición. Las eficiencias de asimilación calculadas sobre la base de biomasa pueden diferir de las calculadas sobre calorías y un intervalo grande se presenta en condiciones naturales. Esperando que donde la eficiencia de asimilación disminuye se incremente la energía de mantenimiento. Las eficiencias de asimilación encontradas en este estudio para el camarón blanco son altas (85.4 a 94.9%) y están alrededor del intervalo de 89% a 96% porcentajes encontrado por Niimi y Beamish (1974) para una variedad de especies. La energía asimilada registrada para las diferentes dietas del estudio fue de 1594 J/g ps/día a 1990 J/g ps/día, intervalo dentro del cual se ha reportado la energía asimilada por el camarón *L. setiferus* (Rosas *et al.* , 1998). Jobling (1994) encontró que los peces carnívoros que consumen presas naturales tienen eficiencias de absorción o de asimilación entre el 70% a 95%. En cambio el material vegetal es digerido y absorbido con menor eficiencia y por lo tanto los peces herbívoros tienen eficiencias de 40% a 80%. En el caso del camarón blanco presentó eficiencias altas (85.4 a 94.9%) con una disminución conforme aumenta el nivel de lípidos en la dieta.

Las dietas formuladas comercialmente que se utilizan en el cultivo de peces pueden resultar en la pérdida de la energía bruta de 10% a 40% por las heces. Los porcentajes de pérdida de energía por medio de las heces en los juveniles de camarón del presente trabajo fue bajo (5.1% a 19.9%). Existen algunos ingredientes de las dietas con los cuales se puede perder por medio de las heces de un 60% a 80% de energía (Cho *et al.* , 1982). Los camarones especialmente *L. vannamei* digieren con alta eficiencia la proteína y los lípidos. Se ha encontrado que cuando se alimenta a peces con alimentos balanceados, un incremento en la ingestión conduce a un aumento en la pérdida de nutrientes en las heces y se presenta una correlación lineal negativa entre la tasa de alimentación y la eficiencia de asimilación (Jobling, 1994).

La pérdida de energía por medio de la tasa de excreción no fecal ha sido menor en comparación con la energía utilizada en la respiración. La pérdida de nitrógeno en excreción es importante en acuicultura porque junto con la excreción de nitrógeno fecal representa la reducción potencial en la acumulación de proteína (Steffens, 1981)

Los porcentajes encontrados en el presente trabajo (2.2% a 5.4%) esta dentro de los intervalos reportados para organismos acuáticos, y aumentaron conforme aumenta el nivel de proteína. Sin embargo, no se presentaron diferencias en los diferentes niveles de lípidos.

La relación EM/ED encontrada en este trabajo es alta y se encuentra en el intervalo de 90% a 95.5%, para las dietas con diferente nivel de proteína con una disminución de la relación conforme aumenta el nivel de proteína. En las dietas de diferente nivel de lípidos el intervalo se encontró de 92.3 a 94.8% sin encontrarse diferencias entre los diferentes niveles. Cuando el ICA se expresa como porcentaje de la energía ingerida es independiente de la tasa de ingestión y se encuentra entre el 12.5% al 19% en peces (Muir y Niimi, 1972; Pierce y Wissing, 1974). Por lo general la tasa metabólica de alimentación es lo doble de la tasa metabólica en reposo (Knights, 1986), resultados similares fueron encontrados para las dietas con diferente nivel de proteína de este estudio. Los valores de ICA como porcentaje de la energía ingerida se encuentran de 0.2% a 19.5% en camarones peneidos (Nuno, 1996). Los resultados registrados en este trabajo están dentro de este intervalo (13% a 29%). Jobling (1986) sugiere que la relación entre el ICA y el crecimiento o producción debe ser interactivo (altas tasas de crecimiento serán reflejadas en altas tasas de metabolismo y alta ICA) mejor que competitivo (la dieta que induce una alto ICA reducirá la energía disponible en el alimento para crecimiento) para peces con tendencias carnívoras. Sin embargo en el caso de camarones Nuno (1996) no encuentra relación entre la ICA y la producción en *L. vannamei*. Rosas *et al.* (1998) encontró una relación inversa entre la disminución del ICA y el aumento en producción del camarón *L. setiferus*, bajo el efecto de la variación en la concentración de oxígeno. Similarmente en este trabajo se encontró una relación inversa entre la disminución de la ICA y un aumento en la producción del camarón blanco del Pacífico, bajo el efecto de

diferente nivel de proteína. En las dietas con diferente nivel de lípidos no hubo una relación entre la ICA y la producción.

Aunque la tasas de ingestión determina la disponibilidad de energía para un organismo, el uso de la energía varia con el tamaño del camarón. Proporcionalmente en organismos adultos mas energía asimilada es utilizada para metabolismo y reproducción (Iles, 1974) con la consecuente reducción en el crecimiento, con incrementos en el metabolismo (Brett y Shelbourn, 1975), en cambio en los juveniles es donde más energía es utilizada para el campo de crecimiento. Las eficiencias de crecimiento neto en este trabajo para *L. vannamei* fueron de 13.29% a 51.56% en los diferentes niveles de lípidos y proteínas. Debido a que el amonio es el principal producto de desecho del catabolismo de las proteínas en los peces y los camarones estos organismos no requieren energía para destoxificar o concentrar este desecho (Cowey, 1975), debido a esto la tasa de excreción total en los peces es baja y se encuentra de un 8% a 12% de la energía ingerida. Los resultados encontrados para el camarón blanco se encuentran en el intervalo de 2.08% a 4.74% para las dietas de diferente nivel de proteína y de 2.55% a 3.86% para las dietas de lípidos, los cuales están alrededor de lo encontrado en los peces. Los resultados obtenidos por Pedrazzoli (1997) en juveniles de *L. vannamei* muestran que los animales alimentados con niveles sub-óptimos de proteínas (dieta con 25% de proteína y 68.7mg de proteína/Kcal.) presentaron el mejor índice de utilización proteica, lo que esta de acuerdo con lo encontrado en los experimentos con *L. vannamei*, donde el mayor porcentaje de energía destinada para el campo de crecimiento se presento en las dieta con 20%

de proteína. A bajos consumos de proteína, si la dieta no contiene suficiente energía, la mayor parte de la proteína podría ser utilizada para obtener energía antes que para el crecimiento. En un estudio con *L. vannamei* alimentado con diferente nivel de proteína y lípidos Aranyakanya y Lawrence (1993) encontraron que no hubo interacción entre proteínas (25%, 35% y 45%) y lípidos (2%, 8% y 14%), ni entre nivel de proteína y nivel de energía en la dieta. En cambio cuando utilizaron 10%, 15%, 20% y 25% de proteína en la dieta y 2%, 4%, 8% y 14% de lípidos la interacción entre proteína y lípido fue significativa. Cuando se suministro 15% de proteína en la dieta y 4 y 8% de lípidos el crecimiento no tuvo diferencias significativas con los camarones cultivados en altos niveles de proteína. No hubo diferencias significativas en el crecimiento de los camarones en las dietas de 20% y 25% de proteína. Finalmente concluyen que el requerimiento de proteína más adecuado para *L. vannamei* es de 15% siempre y cuando el nivel de energía este entre 3887 a 4306 kcal/kg y la proporción proteína:energía sea de 35 a 38 mg proteína/kcal bajo condiciones de laboratorio en agua clara y ausencia de producción natural. Lo anterior concuerda con lo encontrado para *L. vannamei* al registrar la mayor proporción de energía canalizada para el campo de crecimiento en la dieta de 20% de proteína. Las anteriores investigaciones sustentan el hecho de que altos niveles de lípidos en la dieta producen un retardo en el crecimiento de camarones peneidos, probablemente debido a su ineficiente utilización especialmente cuando otras fuentes de energía se encuentran disponibles en la dieta. La variabilidad de las respuestas de crecimiento en la dieta a diferentes niveles de lípidos parece depender de la cantidad de energía disponible en la dieta (Sheen y D'Abramo, 1991.). Se ha establecido por lo tanto, que existe una relación

entre los altos niveles de lípidos en las dietas y el reducido rango de crecimiento en la mayoría de las especies de camarones peneidos.

Finalmente, los estudios sobre el balance energético se han utilizado como una herramienta en la ciencia de las pesquerías y ahora es una práctica común elaborar modelos bioenergéticos tanto para planear la producción acuícola como en el manejo de pesquerías. La exactitud y veracidad de los modelos es determinada por la estimación de los métodos utilizados y por la precisión de los parámetros de entrada de los modelos. La mayoría de la información bioenergética del camarón *L. vannamei* ha sido obtenida de estudios de laboratorio conducidos sobre postlarvas, juveniles, juveniles tempranos y adultos tempranos y por lo tanto ha sido posible construir el balance bioenergético. Se ha encontrado que de un 13% a 52% de la energía ingerida es depositada como campo de crecimiento. Los estudios llevados a cabo en este trabajo han dado una buena idea de la partición de la energía en el camarón blanco *L. vannamei* en condiciones de laboratorio, sin embargo el gasto energético en condiciones silvestres todavía no ha sido posible cuantificarlo. Otros recientes desarrollos dentro de la bioenergética del camarón se están llevando a cabo en las que se incluyen la aplicación de técnicas para el estudio de los procesos anabólicos y catabólicos a nivel de los tejidos y los estudios del control hormonal del metabolismo y los procesos de crecimiento. Aunque tales estudios son pocos, han proporcionado importantes contribuciones al entendimiento de la fisiología del camarón. En cuanto a las pesquerías los métodos telemétricos y radiográficos han abierto el camino para desarrollar los estudios energéticos en camarones

silvestres. Falta mucho todavía por hacer en cuanto a la bioenergética del camarón blanco del Pacífico pero se espera que en los próximos tres años se avance más que en los últimos diez años. Las conclusiones del estudio fueron:

- Los consumos específicos de oxígeno (QO_2) son inversamente proporcionales con el logaritmo del peso del cuerpo de 20°C a 35 °C, y linealmente relacionadas con la temperatura. El contraste de medias señaló que el consumo de oxígeno es diferente en los organismos cultivados a 35°C. El mayor aumento en el consumo específico de oxígeno se presentó de 30°C a 35 °C y conforme aumenta la salinidad aumentan las pendientes de las líneas de regresión. aunque el análisis de covarianza de las pendientes señala que no existen diferencias significativas. El efecto combinado de la temperatura y la salinidad mostró que existe un mayor consumo de oxígeno a altas temperaturas y altas salinidades
- Se encontró que el consumo de oxígeno, la magnitud y el coeficiente del ICA se incrementaron de acuerdo al contenido de proteína en la dieta y tendió a disminuir después de 4% de lípidos. En cuanto a la proteína la excreción de nitrógeno se comporto similar al ICA, y en los lípidos aumento hasta 8% y posteriormente disminuyó. En términos generales el coeficiente ENPA resultó ser solo una pequeña proporción de la energía ingerida en el alimento. Además, se encontró una relación entre el aumento en el nivel de proteína con el aumento en el coeficiente del ICA y no hubo diferencias significativas en el efecto de diferente nivel de lípidos en la dieta. Los coeficientes más altos del ICA, tasa metabólica y la excreción nitrogenada se obtuvieron en los niveles de proteína de 30 a 50% y en los niveles de lípidos de 4% para la tasa metabólica y de 8% para la excreción nitrogenada. El consumo de oxígeno de juveniles de camarón fue afectado solo por el nivel de proteína en la dieta significativamente. Similares resultados fueron observados para la respuesta del camarón en la tasa de excreción de nitrógeno.

- En todas las salinidades la supervivencia media fue mejor de 20 a 30°C con un intervalo de 51.1% a 95%. El efecto de la temperatura y la salinidad fue estadísticamente significativo ($p < 0.05$). El peso final de los camarones (242 mg a 513 mg) fue mayor en temperaturas de 30°C y 35°C, y menores (70.7 mg a 100.7 mg) en 20°C. Independiente de la salinidad, el crecimiento fue más alto a 35°C, hubo un efecto negativo sobre la supervivencia en esta temperatura. El efecto de la temperatura y la interacción salinidad-temperatura sobre el peso final fue estadísticamente significativo ($p < 0.05$). En general se registro una buena supervivencia de 80 a 90% por debajo de 30°C y 40‰ de salinidad. Altas temperaturas reducen la supervivencia marcadamente. Las altas salinidades solo tienen un fuerte efecto negativo en el camarón en altas temperaturas. La temperatura óptima y las mejores condiciones de salinidad para el crecimiento y supervivencia se encuentran alrededor de 28°C a 30°C y 33‰ a 40‰.
- Se registró un aumento significativo de 14.2% a 28% en el valor calórico inicial de los camarones (20.4 kJ/g) en las dietas con varios niveles de proteína, con el mayor contenido calórico en los camarones de la dieta de 50% (21.5 kJ/g) y con el mayor contenido en la dieta de 4% y 16% (21.4 a 21.6 kJ/g) de lípidos. La mayor energía utilizada para crecimiento fue en las dietas de 20 y 30%, lo cual correspondió a 51.6% y 26.9% del total de energía diaria consumida respectivamente. Para las dietas de lípidos el intervalo fue de 512 J/g ps/día a 820 J/g ps/día, con la mayor energía en la dieta de 2%, lo cual correspondió al 47.5% del total de energía diaria consumida. Las mayores pérdidas de energía se presentaron de la dieta de 50% a la dieta de 20% de proteína, en relación con la energía ingerida. En el caso de las dietas con diferente nivel de lípidos las mayores pérdidas de energía se presentan de la dieta de 16% a la dieta de 2% de proteína. En cuanto al campo de crecimiento la mayor energía utilizada para este parámetro es en la dieta de 20% de proteína. La energía perdida en excreción fecal, no fecal y metabolismo aumentó con los niveles de proteína y lípidos.

VI. LITERATURA CITADA

Aksnesmei, A., Hjertnes, T. y Opstvedt, J. 1996. Comparison of two assay methods for determination of nutrient and energy digestibility in fish. *Aquaculture*, 140:343-359.

Alcaraz, G., Espinoza, V., Vanegas, C. y Carrara, X.C. 1999. Acute Effect of Ammonia and Nitrite on Respiration of *Penaeus setiferus* Postlarvae under Different Oxygen Levels. *J. World Aquacult. Soc.*, 30(1):98-106.

Ali, S.A. 1992. Evaluation of some animal and plant protein sources in the diet of the shrimp *Penaeus indicus*. *Asian-Fish.-Sci.* 5 (3): 277-289.

AOAC. 1980. *Official Methods for Analysis of the Association of Official Analytical Chemists*, 13th edition. Washington, D.C.

AOAC. 1990. *Official methods of analysis*, 15th Ed., Association of Official Analytical Chemists, Washington, D.C.

AQUACOP. 1984. Review of ten years of experimental penaeid shrimp culture in Tahiti and New Caledonia (South Pacific). *J. World Mariculture., Soc.*, 15:73-91.

Aranyakananda, P. y Lawrence, A.L. 1993. Dietary protein and energy requirements of the white-legged shrimp, *Penaeus vannamei* and the optimal protein to energy ratio. *World Aquaculture '93 Int. Conf.*, Torremolinos (Spain), 26-28 May p. 21, Special Publication, European Aquaculture Society [SPEC. PUBL. EUR. AQUACULT. SOC.], no. 19

Bartlett, P., Bonilla, P., Quiros, L. y Takao, M. 1990. Effects of high salinity on the survival and growth of juvenile *Penaeus vannamei*, *P. stylirostris* and *P. monodon*. In: *Abstracts, World Aquaculture*, 90:133-146.

Barreiro, M.T. 1970. Sinopsis preliminar sobre la biología del Camarón Blanco *Penaeus vannamei* Boone, 1931. F.A.O. Publicaciones, Centro Regional Latinoamericano de capacitación en Métodos de Investigación de la Biología Pesquera del Camarón y Evaluación de los Recursos del Camarón, Mazatlán, México, 5th Octubre, 1970.

Bassanesi, A.T. 1982. Crecimiento y supervivencia de postlarvas de *P. stylirostris* Stimpson, bajo condiciones controladas de temperatura y salinidad. Tesis de Maestría Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México, 84 pp.

Beamish F.W. H. y Trippel, E.A. 1990. Heat increment: A static or dynamic dimension in bioenergetics models?. Transaction of the American Fisheries Society 119:649-661.

Beamish, F.W.H. 1974. Apparent specific dynamic action of largemouth bass, *Micropterus salmoides*. J. Fish. Res. Bd. Can., 31:1763-1769.

Begon, M., Harper, J.L. y Townsed, C.R. 1999. Ecología: individuos, poblaciones y comunidades. Ediciones Omega, S.A. Barcelona, España. 1148 p.

Beveridge, M.C.M. y Baird, D.J. 2000. Diet, feeding and digestive physiology. In: Tilapias: Biology and Exploitation. Eds: Malcolm C M Beveridge and Brendan J McAndrew. Kluwer Academic Publisher. Dordrecht. pp505.

Bishop, J.M., Goselink, G.J. y Stone, J.H. 1980. Oxygen consumption and hemolymph osmolality of brown shrimp, *Penaeus aztecus*. Fish Bull., 78:741-757.

Blake, B.F., A.B. Bowers y E. Naylor. 1980. Ecology and *Penaeus* fishery of a coastal lagoon system in W. Mexico. Report on the University of Liverpool/National Autonomous University of Mexico Lagoon Research Project 1973-1979. 59 p.

Boyd, C.E. 1989. Water quality management and aeration in shrimp farming. Ala. Agr. Exp. Sta. , Auburn Univ., Ala., Fisheries and Allied Aquacultures Dept. Ser. No. 2. 83 pp.

Boyd, C.E. 1990. Water quality in ponds for aquaculture. Ala. Agr. Exp. Sta. , Auburn Univ., Ala., 482 pp.

Brafield, A.E., 1985. Laboratory studies of energy budgets. In Fish energetics. New perspectives. Tyler y Calow (eds.), Croom Helm, London:257-281.

Bray, W.A., Lawrence, A.L. y Leung-Trujillo, J.R. 1994. The effect of salinity on growth and survival of *Penaeus vannamei* with observations on the interaction of IHVN virus and salinity. Aquaculture, 122:133-146.

Brett, J.R. 1964. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. J. Fish. Res. Bd. Can., 21:1183-1226.

Brett, J.R. y Shelbourn, J.E. 1975. Growth rate of young sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in relation on fish size and ration level. J. Fish. Res. Bd. Canada, 32:2103-2110.

Brett, J.R. y Groves, T.D.D. 1979. Physiological energetics. In: Fish Physiology. W.S. Hoar, D.J. Randall and J.R. Brett (eds.) Vol. 8(6):279-352.

Brody, S., 1964. Bioenergetics y growth . Hafner Publishing Co. Inc. New York, NY. 1023 p

Caulton, M.S. 1978. The importance of habitat temperatures for growth in the tropical cichlid *Tilapia rendali* Boulenger. *J. Fish. Biol.*, 13:99-112.

Chakraborty, S.C., Ross, L.G. y Ross, B. 1992. The effect of dietary protein level and ration level on excretion of ammonia in common carp, *Cyprinus carpio*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 103A(4):801-808.

Chapa, S.H. y Soto, R.L. 1969. Relación de algunos factores ecológicos con la producción camaronera de las lagunas litorales del sur de Sinaloa, México. In *Coastal Lagoons. A Symposium*. UNAM-UNESCO (Ayala-Castañares, A. and Phleger, F.B., eds) México D.F. 28-30 Noviembre 1967. 653-662.

Chavez, E.A. 1973. Estudio sobre la tasa de crecimiento del camarón blanco (*Penaeus vannamei* Boone) de la región sur del Golfo de California. *Ciencia Mexicana XXVIII* (2):79-85.

Chavez, E.A. 1973. Estudio sobre la tasa de crecimiento del camarón blanco (*Penaeus vannamei* Boone) de la región sur del Golfo de California. *Ciencia Mexicana*, 28(2):79-85.

Chen, J. y Chia, P. 1996. Oxygen uptake y nitrogen excretion of juvenile *Scylla serrata* at different temperature y salinity levels. *Journal of Crustacean Biology* 16(3), 437-442.

Chen, J. C. y C. Y. Lin, 1995. Responses of oxygen consumption, ammonia-N excretion and urea-N excretion of *Penaeus chinensis* exposed to ambient ammonia at different salinity and pH levels. *Aquaculture*, 136: 243-255.

Chen, J.C. y Lai, S. H. 1993. Effects of temperature and salinity on oxygen consumption and ammonia-N excretion of juvenile *Penaeus japonicus* Bate. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 165(2): 161-170.

Chen, J., y Nan, F., 1994. Comparisons of oxygen consumption y ammonia-N excretion of five penaeids. *Journal of Crustacean Biology*, 14(2), 289-294.

Chen, Y. M. y L. S. Fang, 1986. Metabolic and osmotic responses of *Metapenaeus ensis* (De Haan) subjected to sudden salinity change. In J. L. Maclean, L. B. Dizon and L. V. Hosillos (eds.). *The First Asian Fish. Farm*. Asian Fish. Soc., Manila, Philippines, pp. 629-632.

Cho, C.Y., Slinger, S.J. y Rayley, H.S. 1982. Bioenergetics of salmonid fishes: energy intake expenditure and productivity. *Comp. Biochem. Physiol.*, 73B:25-41.

Clifford, H.C. III y Brick, R.W. 1979. A physiological approach to the study of growth and bioenergetics in the freshwater shrimp *Macrobrachium rosenbergii*. Proceedings of the World Mariculture Society 10:701-719.

Conover, R.J. y Mayzaud, P. 1975. Respiration and nitrogen excretion by some marine zooplankton in relation to their life cycles. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 48:49-75.

Conover, R.J. 1978. Transformation of organic matter. *In*: Marine ecology. O. E. Kinne Ed. John Wiley and Sons. Vol. 4:221-499.

Corner, E.D.S. y Cowey, C.B., 1968. Biochemical studies on the production of marine plankton. Biological Reviews 43, 393-426.

Cowey, C.B. 1980. Protein metabolism in fish. In Protein Deposition in Animals (Edited by Buttery P.J. and Lindsay, D.B.): 271-288. Butterworths, London.

Cowey, C.B. y Sargent, J.R. 1979. Nutrition: 1-69. In : Hoar, W.S., Randall, D.J. and Brett, J.R. editors. Fish Physiology, Vol. VIII. Academic Press Inc. New York, New York, USA.

Daborn, G.R. 1975. Life history and energy relations of the giant Fairy shrimp *Brachinecta gigas*, Lynch 1937 (Crustacea: Anostraca), Ecology 56:1025-1039.

Dall, W. 1986. Estimation of routine metabolic rate in a Penaeid prawn, *Penaeus esculentus* Haswell. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 96:57-74.

Dall, W. y Smith, D.M. 1986. Oxygen consumption and ammonia-N excretion in fed and starved tiger prawn, *Penaeus esculentus* Haswell. Aquaculture, 55:23-33.

Dalla Via, G. J. 1986. Salinity responses of the juvenile Penaeid shrimp *Penaeus japonicus*. I. Oxygen consumption and estimations of productivity. Aquaculture, 55: 297-306.

Dalla Via, G.J. 1986. Salinity responses of the juvenile penaeid shrimp *Penaeus japonicus*. II. Free amino acids. Aquaculture, 55:307-316.

Dame, R.F. y Vernberg, F.L. 1982. Energetics of a population of mud crab *Panopesu herbstii* (Milne Edwards) in the North Inlet estuary, South Carolina. J. exp. mar. Biol. Ecol., 63:183-193.

Dawirs, R.R. 1983. Respiration, energy balance and development during growth and starvation of *Carcinus maenas* larvae. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 69:105-128.

Deshimaru, O., K. Kuroki y Yone, Y. 1979. The composition and level of dietary lipid appropriate for the growth of prawn. Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries, 45: 591-594.

Díaz Iglesias, E. 1988. Aspectos de la fisiología de organismos acuáticos. Pueblo y Educación. (Ed) Ministerio de Educación. La Habana, Cuba. 119 pp.

Díaz-Iglesia, E., Brito R, y Baez-Hidalgo M. 1991. Cría de postlarvas de langosta *Panulirus argus* en condiciones de laboratorio. *Rev Inv. Mar.*, 2: 323-331.

Donnelly, J. y Torres, J. J. 1988. Oxygen consumption of midwater fishes and crustaceans from the eastern gulf of Mexico. *Marine Biology*, 97: 483-494.

Du-Preez, H.H., Chen, H.-Y. y Hsieh, C.S., 1992. Apparent specific dynamic action of food in the grass shrimp *Penaeus monodon* Fabricius. *Comp. Biochem. Physiol.* 103A, 173-178.

Eckbald, J. 1976. Biomass and energy transfer by a specialized predator of aquatic snails. *Freshw. Biol.*, 6:19-21.

Eckert, R., Randall, D. y Augustine, G. 1990. Fisiología animal: mecanismos y adaptaciones. 3ª Edición. Interamericana, MacGraw-Hill. Nueva York. 683 p.

Edwards, R.R.C. 1978. The fishery and fisheries biology of penaeid shrimp on the pacific coast of Mexico. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 16:145-180.

Edwards, R.R.C. 1978. The fishery and fisheries biology of penaeid shrimp on the pacific coast of Mexico. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 16:145-180.

FAO, 1994. Acuaculture production 1986-1992. FAO Fisheries Circular 815 (Rev.6). FAO Rome.

Findley, A.M., B.W. Belisle y Stickle, W.B. 1978. Effect of salinity fluctuation on the respiration rate of south oyster drill *Thais haemastoma* and the blue crab *Callinectes sapidus*. *Mar. Biol.* 49: 59-67.

Fisher, Z. 1979. Selected problems in fish bioenergetics. In: Halver, J.E. and Tiews, K. (eds). *Finfish nutrition and fishfeed technology*. Vol. 1 pp. 17-44, Berlin, Heenemann.

Forbes, E.B. y Swift, R.W. 1944. Associative dynamics effects of protein, carbohydrates and fat. *J. Nutr.*, 81:453-458.

Forster, J. R. y Beard, T. W. 1973. Growth experiments with the prawn *Palaemon serratus* (Pennant) fed with fresh and compounded diets. *Fisheries Investigation, Series II* 24: 16 pp.

Gracia, A. 2001. Interacción entre la Utilización de Postlarvas Silvestres para Cultivo y las Pesquerías de Camarón. 471-488 pp. In. Paez. O. F. Camaronicultura y medio ambiente. ICMYL-UNAM. 517 p.

Tomás García¹, Gabriela Gaxiola¹, Tsai García², Ruth Pedroza³, Luis Soto⁴, Norma López⁵ y Carlos Rosas¹. 1998. Influencia de las proteínas dietéticas sobre el crecimiento, la sobrevivencia y el rendimiento de las postlarvas del camarón blanco (*Penaeus setiferus*) y del camarón rosado (*P. duorarum*) del Golfo de México. *AquaTic*, (2): 1-12.

Gallagher M.L. y Mathews, A.M., 1987. Oxygen consumption y ammonia excretion of the American eel *Anguilla rostrata* fed diets with varying protein energy ratios y protein level. *J. World Aqua. Soc.* 18, 107-112.

Gasca-Leyva, J. F. E., C. A. Martínez-Palacios, y Ross, L. 1991. The respiratory requirements of *Macrobrachium acanthurus* (Weigman) at different temperature and salinity. *Aquaculture*, 93: 191-197.

Gaudy, R. y Sloane, L. 1981. Effects of salinity on oxygen consumption in postlarvae of the Penaeid shrimp *Penaeus monodon* and *P. stylirostris* without and with acclimation. *Mar. Biol.*, 65: 297-301.

Gnaiger, E. 1983. Calculation of energetics and biochemical equivalents of respiratory oxygen consumption. In: Gnaiger, E. and Forstner, H. (eds.) *Polarographic oxygen sensors*. Springer. Berlin. P 337-345.

Guerin, J. L., y Stickle, W.B. 1997. Effect of salinity on survival and bioenergetics of juvenile lesser blue crabs, *Callinectes similis*. --*Marine Biology*. 129: 63-69

Guillaume, J. Cruz-Ricque, E. Cuzon, G., Van, W.A. y Revol A. 1989. Growth factors in penaeid shrimp feeding. *Advances in tropical aquaculture*, Aquacop IFREMER. Actes de colloque 9, 327-338.

Gunther, G., Christmas, J.Y. y Killebrew, R. 1964. Some relations of salinity to population distributions of motile estuarine organisms, with special reference to Penaeid shrimp. *Ecology*, 45:181-185.

Hagerman, L. 1970. The oxygen consumption of *Cragon vulgaris* (Fabricius)(Crustacea, Natantia) a relation to salinity, *Ophelia*, 7: 283-297.

Hainsworth, F.R. 1981. *Animal physiology. Adaptations in function*. Addison-Wesley Publishing Company, Inc. U.S.A. 669 pp.

Hall, D.N.F. 1962. *Fishery Publs colon Off. No . 17*, 229 pp.

Hart, R.C. 1980. Oxygen consumption in *Caridina nilotica* (Decapoda, Atyidae) in relation to temperature and size. *Freshw. Biology*, 10(3):215-222.

Heiman, D.R. y Knight, A.W. 1975. The influence of temperature on the bioenergetics of the carnivorous stonefly nymph, *Acroneuria californica* Bank (Plecoptera:Perlidae), Ecology 56:106-116.

Hemerick, G., 1973. Mass culture. In: J. R. Stein (ed.) Handbook of Phycological Methods. Cambridge University Press. New York, pp. 255-273.

Hewitt, D.R. y Irving, M.G. 1990. Oxygen consumption and ammonia excretion of the brown tiger prawn, *Penaeus esculentus* fed diets of varying protein content. Comp. Biochem. Physiol. 96A(3):373-378.

Hofer, R. 1991. In: Cyprinid fishes: Systematics, biology and exploitation. Eds: Ian J Winfield and Joseph S Nelson. Fish and Fisheries Series 3. Chapman and Hall. London. pp667.

Huang, H.J. 1983. Factors affecting the successful culture of *Penaeus stylirostris* and *Penaeus vannamei* at an estuarine power plant site: temperature, salinity, inherent growth variability, damselfly nymph predation, population density and distribution and polyculture. Ph.D. dissertation, Texas A&M, University College Station, TX. USA. 221 pp.

Huang, H.J. 1993. Factors affecting the successful culture of *Penaeus stylirostris* and *Penaeus vannamei* at an estuarine power plant site: temperature, salinity, inherent growth variability, damselfly nymph predation, population density and distribution and polyculture. Ph.D. dissertation. Texas A&M University, College Station, TX, USA, 221 p.

Iles, T.D. 1974. The tactics and strategy of growth in fishes. Sea Fisheries Research. (F.R. Harden Jones, ed), pp. 331-345. John Wiley and Sons, New York, N.Y.

Jobling, M. 1981. The influences of feeding on the metabolic rate of fishes: a short review. J. Fish Biol., 18(4):385-400.

Jobling, M. 1983. Towards and explication of specific dynamic action (SDA). J. Fish Biol. 23(5):549-555.

Jobling, M. 1986. Growth. 213-230 pp. In: Tytler, P. and Calow, P. Fish energetics new perspectives. Croom Helm. London. 349 p.

Jobling, M. y Davis, P.S. 1980. Effects of feeding on metabolic rate, and the specific dynamic action in plaice, *Pleuronectes platessa* L. J. Fish. Biol., 16: 629-638.

Jobling, M. 1994. Fish bioenergetics. Fish and Fisheries Serie 13. Chapman & Hall. London 309.

- Kader, H.A. 1962. Ionic influence on oxygen consumption in *Metapenaeus monoceros* Fabricius. *J. Anim. Morphol. Physiol*, 9:32-40. .
- Kanazawa, A., S. Teshima, y Tokiwa, S. 1977. Nutritional requirements of prawn-VII. Effect of dietary lipids on growth. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 43: 849-856.
- Kaushik, S.J., Dabrowski, K. y Luquete, P. 1982. Patterns of nitrogen ontogenesis of common carp. *Can. J. Zool.*, 1095-1105.itt
- Kinne, O. 1964. The effects of temperature and salinity on marine and brackish water animals. II Salinity and temperature-salinity combinations. *Oceanograf. Mar. Biol. Ann. Rev.* 2:281-339.
- Kitchell, J.F. 1983. Energetics. *In: Fish biomechanics*. P. Webb and D. Weihs (eds.). Praeger, N.Y: 312-338.
- Klekowski, R.Z. y Duncan, A. 1975. Physiological approach to ecological energetics. 15-64. *In: IBP. Methods for Ecological Energetics*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 367 pp.
- Knights, B. 1986. Energetics and fish farming. *In: Fish energetics – new perspectives*. P. Tytler and P. J. Calow (eds.), J. Hopkins Univ. Pr., ch. 12:309-349.
- Kurmaly, K., Yule, A.B. y Jones, D.A. 1989. Effects of body size and temperature on the metabolic rate of *Penaeus monodon*. *Marine Biology*, 103:25-30.
- Kutty, M. N., G. Murugopopathy, y Krisnan, T.S. 1971. Influence of salinity and temperature on the oxygen consumption in young juveniles of the Indian prawn *Penaeus indicus*. *Mar. Biol.*, 11: 125-131.
- Kuwabara, R., Akimoto, A. y Hirano, R. 1985. Studies on the oxygen consumption of *Penaeus monodon* Fabricius, *Suisan-Zoshoku (Aquicult.)*, 33:1-6.
- Le Grow, S.M. y Beamish, F.W.H. 1986. Influence of dietary protein and lipid in apparent heat increment of rainbow trout *Salmo gairdneri*. *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, 43:19-25.
- Lee, D.O'C. y Wickins, J.F. 1992. *Crustacean farming*. John Wiley & Sons, Inc. New York. 392 pp.
- Lei, C.H., Hsieh, L.H. y Chen, C.K., 1989. Effects of salinity on the oxygen consumption and ammonia-N excretion of young juvenile of the grass shrimp, *Penaeus monodon*. *Bull. Inst. Zool., Acad. Sin.* 28:245–256.

Lester, J.L. y Pante, J.R. 1991. Penaeid temperature and salinity responses. In Fast, A.W., Lester, L.J. (Eds.), Marine Shrimp Culture: Principles and Practices. Vol. 23, pp515-534.

Levine, D.M. y Slukin, S.D. 1979. Partitioning and utilization of energy during the larval development of the xanthid crab, *Rhithropanopeus harrissii* (Gould). J. exp. Mar. Biol. Ecol., 40:247-257.

Liao, Y. C. y Murai, T. 1986. Effects of dissolved oxygen, temperature and salinity on the oxygen consumption of the grass shrimp *Penaeus monodon*. p. 641-646. In J.L. Maclean, L.B. Dizon and L.V. Hosillos (eds.). The First Asian Fish. Forum. Asian Fish. Soc., Manila, Philippines.

Lofts, B. 1956. The effects of salinity changes on the respiratory rate of the prawn *Palaemonetes varians* (Leach). J. Exp. Biol., 33:730-736.

Logan, D.T. y Epifanio C.E. 1978. A laboratory energy balance for the larvae and juvenile of the american lobster *Homarus americanus*. Mar. Biol. 47:381-389.

Louw, G.N. 1993. Physiological animal ecology. Longman Scientific & Technical. England. 288 p.

Lucas, A. 1996. Bioenergetics of aquatic animals. Ed. Taylor & Francis. Great Britain. 169 pp.

MacFarland, W.N. y Pickens, P.E. 1965. The effect of season, temperature and salinity on standard and active oxygen consumption of the grass shrimp, *Plaeomonetes vulgaris* (Say). Canadian Journal of Zoology, 43:571-585.

Macias, R.E. 1973. Estudio sobre patrones de distribución de postlarvas de camarón del género *Penaeus* durante sus movimientos entre el mar y las lagunas costeras. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, 62 pp.

Madenjian, C. P. 1990a. Nighttime pond respiration rate: oxygen or temperature depend?. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 47(1): 180-183.

Madenjian, C. P. 1990b. patterns of oxygen production and consumption in intensively managed marine shrimp ponds. Aquacult. Fish. Manage., 21(4): 407-417.

Martinez, J. E. 1996. Condiciones para el crecimiento del camarón blanco *Penaeus setiferus*: modelo para su cultivo. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias. UNAM. 95 pp.

Martinez, E., Aguilar, M., Trejo, L., Hernandez, I., Diaz-Iglesia, E., Soto, LA., Sanchez, A., y Rosas, C. 1998. Lethal Low Dissolved Oxygen Concentrations for

Postlarvae and Early Juvenile *Penaeus setiferus* at Different Salinities and pH. *Journal of the J. World Aquacult. Soc.*, 29(2):221-229.

Martínez-Palacios, C. A., L. G. Ross y L. Jimenez-Valenzuela, 1996. The effects of temperature and body weight on the oxygen consumption of *Penaeus vannamei*, Boone, 1931. *J. Aqua. Trop.*, 11: 59-65.

Marshall, S.M., 1973. Respiration y feeding in copepods. *Adv. Mar. Biol.* 11, 57-120.

Mayer, J. y Thomas, D.W., 1967. Regulation of food intake y obesity. *Science* 156, 328-337.

Mayzaud, P. y Conover, R.J., 1988. O:N atomic ratio as a tool to describe zooplankton metabolism. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 45, 289-302.

Medleand, T.E. y Beamish, F.W.H. 1985. The influence of diet and fish density on apparent heat increment in rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Aquaculture*, 47: 1-10.

Menz, A. y Bowers, A.B. 1980. Bionomic of *Penaeus vananmei* Boone and *Penaeus stylirostris* Stimpson in a Lagoon on the mexican pacific coast. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 10:685-697.

Montenegro, H. y G. Moreira, 1992. Temperature and salinity effects on respiratory metabolism of selected embryonic stages of *Macrobrachium olfersii* (Wiegmann) (Decapoda: Palaemonidae). 1. European Crustacean Conf. Paris (France), 31 Aug-5 sep.

Montgomery, D.C. 1984. Design and analysis of experiments. Second Edition. John Wiley & Sons. New York 538 p.

Mooths, C.A. y Epifanio, C.E. 1974. An energy budget for *Mennipe mercenaria* larvae fed *Artemia nauplii*. *Biol. Bull.* 146:44-55.

Motoh, H. 1981. Studies on the fisheries biology of the giant tiger prawn *Penaeus monodon* in the Philippines. Tech. Rep. No. 7 SEAFDEC Aquaculture Dept., Iloilo, Philippines. 128 pp.

Muir B.S. y Niimi, A.J. 1972. Oxygen consumption of the euryhaline fish aholehole (*Kuhlia sandvicensis*) with reference to salinity, swimming and food consumption. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 29:67-77.

Needham, A.E., 1957. Factors affecting nitrogen excretion in *Carcinides maenas* (Pennant). *Physiologia. Comparata Oecologia* 4, 209-239.

Nelson, S. G., D. A. Armstrong, A. W. Knight y H. W. Li, 1977. The effects of temperature and salinity on the metabolic rate of juvenile *Macrobrachium rosenbergii* (Crustacea: Palaemonidae). *Comp. Biochem. Physiol.*, 56A: 533-537.

Nelson, S.C. y Knight, A.W. 1980. Ecological energetics and its application to the evaluation of diets for aquatic species with special regard to the giant Malaysian prawn *Macrobrachium rosenbergii*. *Proceedings World Mariculture Society*, 19:779-783.

Nelson, S.G., Li, H.W. y Knight, A.W. 1977. Calorie, carbon and nitrogen metabolism of juvenile *Macrobrachium rosenbergii* (De Man)(Crustace, Palaemonidae), with regard to trophic position. *Comparative Biochemistry and Physiology* 58A:319-327.

Nelson, S.G., Li, H.W. y Knight, A.W. 1977. Calorie, carbon and nitrogen metabolism of juvenile *Macrobrachium rosenbergii* (De Man)(Crustace, Palaemonidae), with regard to trophic position. *Comparative Biochemistry and Physiology* 58A:319-327.

New, M.B. 1980. A bibliography of shrimp and prawn nutrition. *Aquaculture*, 21:101-128.

Niimi, A.J. y Beamish, F.W.H. 1974. Bioenergetics and growth of largemouth bass (*Micropterus salmoides*) in relation to body weight and temperature. *Can. J. Zool.*, 52:447-456.

Nuno, F. 1996. Relation between specific dynamic action (SDA) and growth rate in two penaeid species *Penaeus vannamei* and *Penaeus indicus*. M.Sc. Thesis. School of Ocean Sciences. University of Wales. Bangor. 23 pp.

Ocampo, L., Villarreal, H., Vargas, M., Portillo, G. y Magallon, F. 2000. Effect of dissolved oxygen y temperature on growth, survival y body composition of juvenile *Farfantepenaeus californiensis* (Holmes). *Aquaculture Research* 31(2), 167-171.

Ortega, A. y Nuñez, A. 1975. Migración de post larvas de camarón *Penaeus* spp entre Mazatlán Sinaloa y San Blas, Nayarit México. *Memorias del V Congreso Nacional de Oceanografía*. Guaymas, Sonora. Octubre 1974.

Parr (Parr Instrument Company). 1994. Operating instructions for the 1341 oxygen bomb calorimeter. 8 pp.

Pedrazzoli R. A, León-Hing A. K., Montoya N. V., Molina C. P. y Camba, E. C. 1997. Efecto dietético de concentraciones variables de proteína, lípidos y la relación proteína/energía en dietas para juveniles de *Penaeus vannamei*. *Memorias del IV Congreso Ecuatoriano de Acuicultura*, 22 a 27 de octubre de 1997. Guayaquil, Ecuador.

Pierce, R.J. y Wissing, T.E. 1974. Energy cost of food utilization in the bluegill (*Lepomis macrochirus*). *Trans. Am. Fish. Soc.*, 103:38-45.

Piyatiratitivorakul, S. 1989. The life history and bioenergetics relations in the grass shrimp, *Palaemonetes pugio* Holthuis. Diss.: Ph.D. South Carolina Univ., Columbia (USA). Apr 1989, vol. 49, no. 10, 349 pp

Precht, H. 1958. Concepts of the temperature adaptation of unchanging reaction systems of cold-blooded animals. In : Prosser, C. L. (ed.) *Physiological adaptation*. American Physiological, Soc., Washington, D.C. p 50-78.

Quetin, L.B., Ross, R.M. y Uchio, K. 1980. Metabolic characteristics of midwater zooplankton: Ammonia excretion, O:N ratios and the effect of starvation. *Marine Biology*, 59:201-209.

Rao, K.P. 1958. Oxygen consumption as a function of size and salinity in *Metapenaeus monoceros* Fab from marine and brackish-water environments. *J. Exp. Biol.*, 35:307-313.

Regnault, M. 1979. Ammonia excretion of sand shrimp *Crangon crangon* (L) during the moult cycle. *Journal Comparative Physiology* 133:199-204.

Regnault, M. 1981. Respiration and ammonia excretion of the shrimp *Crangon crangon* L.: metabolic response to prolonged starvation. *J. Comp. Physiol.*, 141:549-555.

Regnault, M., 1987. Nitrogen excretion in marine y fresh-water Crustacea.-*Biology Reviews* 62, 1-24.

Richman, S. 1958. The transformation energy by *Daphnia pulex*. *Ecol. Monogr.*, 28:273-291.

Ricker, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish population. *Bull Fisheries Res. Board Can.* 191, 382 pp.

Rodriguez-De la Cruz, M.C. 1988. Manual técnico para la operación de granjas camaroneras. Secretaria de Pesca. México. 153 pp.

Rodríguez, C.A. 1998. Crecimiento y campo de crecimiento de la langosta de quelas rojas *Cherax quadricarinatus* (Crustacea: Parastacidae) en condiciones de laboratorio. Tesis de Maestría en Biología Experimental. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. México, D.F. 69 pp.

Rombough, 1988. Respiratory gas exchanges, aerobic metabolism, and effects of hypoxia during early life. In: *Fish Physiology* . W.S. Hoar and D. J. Randall (eds.), vol. 11^a, Ch.2:59-161.

Rosas, C., Sanchez, A., Díaz-Iglesias, E., Soto, L. A. y Bolongaro-Crevenna, A. 1992. Daily variations of oxygen consumption and glucose hemolymph level related to morphophysiological and ecological adaptations of crustacea. *Comp. Biochem. Physiol.* 101A(2):323-328.

Rosas, C., Fernandez, I., Brito, R. y Diaz-Iglesias, E. 1993a. The effect of eyestalk ablation on the energy balance of the pink shrimp, *Penaeus notialis*. *Comp. Biochem. Physiol.* 104A(1):183-187.

Rosas, C., Vanegas, C., Tabares, I. y Ramirez, J. 1993b. Energy balance of *Callinectes rathbunae* Contreras 1930 in floating cages in a tropical coastal lagoon. --*Journal of the World Aquaculture Society*. 24: 71-79

Rosas, C., Sanchez, A., Diaz, E., Soto, L.A., Gaxiola, G., Brito, R., Baes, M. y Pedroza, R. 1995. Oxygen consumption and ammonia excretion of *Penaeus setiferus*, *P. schmitti*, *P. duorarum* and *P. notialis* postlarvae fed purified test diets: effect of protein level on substrate metabolism. *Aquat. Living Resour.* 8:161-169.

Rosas, C., Sanchez, A., Diaz, E., Soto, L., Gaxiola, G. y Brito R. 1996. Effect of dietary protein level on apparent heat increment and post-prandial nitrogen excretion of *Penaeus setiferus*, *P. schmitti*, *P. duorarum*, and *P. notialis* postlarvae. *Journal of the World Aquaculture Society*, 27(1):92-102.

Rosas, C., Martínez, E., Gaxiola, G., Brito, R., Díaz-Iglesia, E. y Soto, L.A., 1998. Effect of dissolved oxygen on the energy balance and survival of *Penaeus setiferus* juveniles. *Mar. Ecol.: Prog. Ser.* 174, 67-75.

Rosas, C., Ocampo, L., Gaxiola, G., Sanchez, A. y Soto, L.A., 1999. Effect of salinity on survival, growth and oxygen consumption of postlarvae PL10-PL21 of *Penaeus setiferus*. *J. Crustacean Biol.* 19, 67-75.

Rosas, C., Cuzon, G., Gaxiola, G., Le Priol, Y., Pascual, C., Rossignol, J., Contreras, F., Sanchez, A. y VanWormhoudt, A. 2001. Metabolism and growth of juveniles of *Litopenaeus vannamei*: effect of salinity and dietary carbohydrates levels. --*J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 259: 1-22

Rosas, C., Cuzon, G., Gaxiola, G., Pascual, C., Taboada, G., Arena, L. y Van Wormhoudt, A. 2002a. An energetic and conceptual model of the physiological role of dietary carbohydrates and salinity on *Litopenaeus vannamei* juveniles. *Journal experimental Marine Biology and Ecology* 268 (1): 47-67

Sánchez, A., Pascual, C., Sanchez, A., Vargas-Albores, F., LeMoullac, G. y Rosas, C. 2002. Acclimation of adult males of *Litopenaeus setiferus* exposed at 27°C and 31°C: Bioenergetic balance. *Modern Approach to the study of crustacea*. Kluwer Academic.

Rosenberry, R. 1993. World shrimp farming 1993. *Aquaculture Digest*, December 1993, 52 pp.

Ross, B. y L. G. Ross. 1983. The respiratory performance of *Oreochromis niloticus* under adverse environmental conditions. In: *Proceed. Int. Symp. on Tilapia in Aquac. Israel*, pp. 134-143.

Ross, L.G. y McKinney, R.W. 1987. Respiratory cycles in *Oreochromis niloticus* measured using a six channel microcomputer operated respirometer. *Comp. Biochem. Physiol.* 89A: 637-643.

Ross, L.G. McKinney, R.W., Cardwell, S.K., Fullarton, S.G., Roberts, S.E.J. y Ross, B. 1992. The effects of dietary protein content, lipid content and ration level on oxygen consumption and specific dynamic action in *Oreochromis niloticus* L. *Comp. Biochem. Physiol.* 103A: (3), 573-578.

Rozin, P. y Mayer, J., 1961. Regulation of food intake in the goldfish. *Am. J. Physiol.* 188, 477-484.

Sasaki, G.C., Capuzzo, J.M. y Biesiot, P. 1986. Nutritional and bioenergetic consideration in the development of the american lobster *Homarus americanus*. *Can. J. Fish. Aquatic. Sci.* 43: 2311-2319.

Saunders, R.L. 1963. Respiration of the Atlantic cod. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 20: 272-386.

Scelzo, M. A. y Zuñiga, O. 1987. Consumo de oxígeno en el camarón *Penaeus brasiliensis* Latreille (Decapoda: Penaeidae) en relación a salinidad y temperatura. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle.*, 47(127-128):201-21.

Schlieper, C. 1952. Über die temperatur-Stoffwechselrelation einiger eurythermer Wassertiere. *Verh. Dtsch. Zool. Ges., Suppl.* 16, 5:267-272.

Schmidt-Nielsen, K. 1993. Fisiología animal. Adaptación y medio ambiente. Ediciones Omega, S.A. Barcelona, España. 498 p.

Sedgwick, R. W. 1979. Influence of dietary protein and energy on growth, food consumption and food conversion efficiency in *P. merguensis* de Man. *Aquaculture*, 16: 7 - 30.

Sheen, S. S. y D'Abramo. R.L. 1991. Response of juvenile fresh water prawn *Macrobrachium Rosenbergii*, to different levels of cod liver oil/corn oil mixture in a semi-purified diet. *Aquaculture*, 93: 121-134.

Sheen, S. S. y Chen, S.J. 1992. The optimal dietary lipid requirement level of the tiger prawn *P. Monodon*. Paper presented at the 23 rd. Annual Conference of the World Aquaculture Society, Orlando, Florida , May 21-25.

Sivaloganathan, B. 1990. Specific dynamic action in juvenile *Penaeus monodon* (Fabricius): An approach to evaluate diet quality. M. Sc. Thesis. School of Ocean Science. University of Wales, Bangor.

Smith, R.R., Rumsey, G.L. y Scott, M.L. 1978. Heat increment associated with dietary protein, fat, carbohydrate and complete diets in salmonids: comparative energetic efficiency. *J. Nutr.*, 108:1025-1032.

Solorzano, L. 1969. Detrmination of ammonia in natural waters by the phenolhypochlorite method. *Limnol. Oceanogr.* 14, 799-801.

Soto, L. R. 1973. Resultados del primero y segundo viajes de muestreos de camarones en la costa de Sinaloa. Temporada 1973. Serie Informativa INP/SI:18. Instituto Nacional de Pesca, México.

Steffens, W. 1981. Protein utilization by rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and carp (*Cyprinus carpio*): A brief review. *Aquaculture*, 23:337.

Steffens, W. 1987. Principios fundamentales de la alimentación de los peces. Editorial Acribia, S.A. Zaragoza, España. 275 pp.

Stephenson, M. J. y Knight, A.W. 1980. The effect of temperature and salinity on oxygen consumption of post-larvae of *Macrobrachium rosebergii* (De Man) (Crustacea: Palaemonidae). *Comp. Biochem. Physiol.*, 67A: 699-703.

Taboada, G., Gaxiola, G. Garcia, T. Pedroza, R. Sanchez, A. Soto, L.A. y Rosas, C. 1998. Oxygen consumption and ammonia-N excretion related to protein requirements for growth of white shrimp, *Penaeus setiferus* (L.), juveniles. *Aquacult. Res.*, 29(8):823-833.

Tandler, A. y Beamish, F.W.H. 1981. Apparent specific dynamic action (SDA), fish weight and level of caloric intake in largemouth bass *Micropterus salmoides* Lacepede. *Aquaculture*, 23:231-242.

Taniguchi, A., 1975. Production ecology of zooplankton.- *In*: S. Motoda, ed. Marine Plankton. Pp. 117-235. Tokai University Press, Tokyo, Japan.

Ting, Y.Y. 1970. Study on the oxygen consumption of grass shrimp, *Penaeus monodon* and sand shrimp, *Metapenaeus monoceros*. *Bull. Taiwan Fish. Res. Inst.*, 16:111-118.

Vahl, O. y Davenport, J. 1979. Apparent specific dynamic action of food in the fish *Blennius pholis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1:109-113.

Vanegas, C. 1992. Efecto de la salinidad y la temperatura sobre el balance energético de juveniles de camarón café *Penaeus aztecus* Ives (Crustace:Decápoda). Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM. 85 pp.

Venkataramaiah, A., Lakshmi, G.J. y Gunter, G.1974. Studies on the effects of salinity and temperature on the commercial shrimp, *Penaeus aztecus*, Ives with special regard to survival limits, growth, oxygen consumption and ionic regulation. Contract report H-74-2. Gulf Coast Research Laboratory, Ocean Spring, MS, USA, pp134.

Vernberg, F.J. y Piyatiratitivorakul, S. 1998. Effects of salinity and temperature on the bioenergetics of adult stages of the grass shrimp (*Palaemonetes pugio* Holthuis) from the North Inlet Estuary, South Carolina. *Estuaries*, 21(1):176-193.

Velleman, P.F. y Hoaglin, D. C. 1981. Applications, Basics and Computing of Exploratory Data Analysis. Duxbury Press, Boston, Massachusetts. 354 p.

Villareal, H. y Rivera, A. 1993. Effects of temperature and salinity on the oxygen consumption of laboratory produced *Penaeus vannamei* postlarvae. *Aquaculture '92. Growing Toward The 21st Century*, pp. 224-225.

Villareal, H. y Rivera, A. 1994. Effects of temperature and salinity on the oxygen consumption of laboratory produced *Penaeus vannamei* postlarvae. *Comp. Biochem. Physiol.*

Villareal, H., J. Naranjo, P. Hinojosa, 1993. Effects of temperature and salinity on the oxygen consumption of laboratory produced *Penaeus californiensis* postlarvae. *Aquaculture '92. Growing Toward The 21st Century*, p.225.

Welsh, B.L. 1975. The role of grass shrimp *Palaemonetes pugio* in a tidal marsh ecosystem. *Ecology* 56:513-530.

Wheaton, F.W. 1977. *Aquaculture engineering*. Wiley, New York, NY, 708 pp.

Weatherley, A. H. 1972. *Growth and ecology of fish populations*. Academic Press, London (UK), 1972, 293 pp.

Wickins, J.F. 1976. Prawn biology and culture. *Oceanograf. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 14:435-507.

Winberg, G.G. 1956. Rate of metabolism and food requirements of fishes. *Belorussian State Univ. Minsk. Fish Res. Board. Can. Transl. Ser. No. 194, 1960.* pp. 1-253.

Wyban, J., Walsh, W.A. y Godin, D.M. 1995. Temperature effects on growth, feeding, rate and feed conversion of the Pacific white shrimp. *Aquaculture*, 138:267-279.

Yagi, H., H. J. Ceccaldi y Gaudy, 1990. Combined influence of temperature and salinity on oxygen consumption of the larvae of the pinkshrimp *Palaemon serratus* (Pennant) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). *Aquaculture*, 86(1): 77-92.

Young, A.M. y Hazlett III, T.L. 1978. The effect of salinity and temperature on the larval development of *Clibanarius vittatus* (Bose) (Crustacea: Decapoda:Diogenidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 34:131-141.

Zapata, L.M. 1992. Specific dynamic and ammonia excretion in the prawn *Penaeus vannamei* Boone. M.Sc. Thesis. University College of North Wales. 45 p.

Zein-Eldin, Z. P. y Griffith, G.W. 1966. The effect of temperature upon the growth of laboratory-held postlarval *Penaeus aztecus*. *Biol. Bull.* 131:186-196.

Zein-Eldin, Z.P. y Aldrich, D.V. 1965. Growth and survival of postlarval *Penaeus aztecus* under controlled conditions of temperature and salinity. *Biol. Bull.*, 129:199-216.

Zeuthen, E. 1953. Oxygen uptake as related to body size in organisms. *Quart. Rev. Biology*, 28:1-12.

Zuñiga, R. O. 1983. Distribución de la energía en juveniles de *Penaeus brasiliensis* alimentados con dietas diferentes. --*Ciencia y Técnica del Mar, CONA.* 7: 27-45

VII. ANEXOS

ANEXO 1

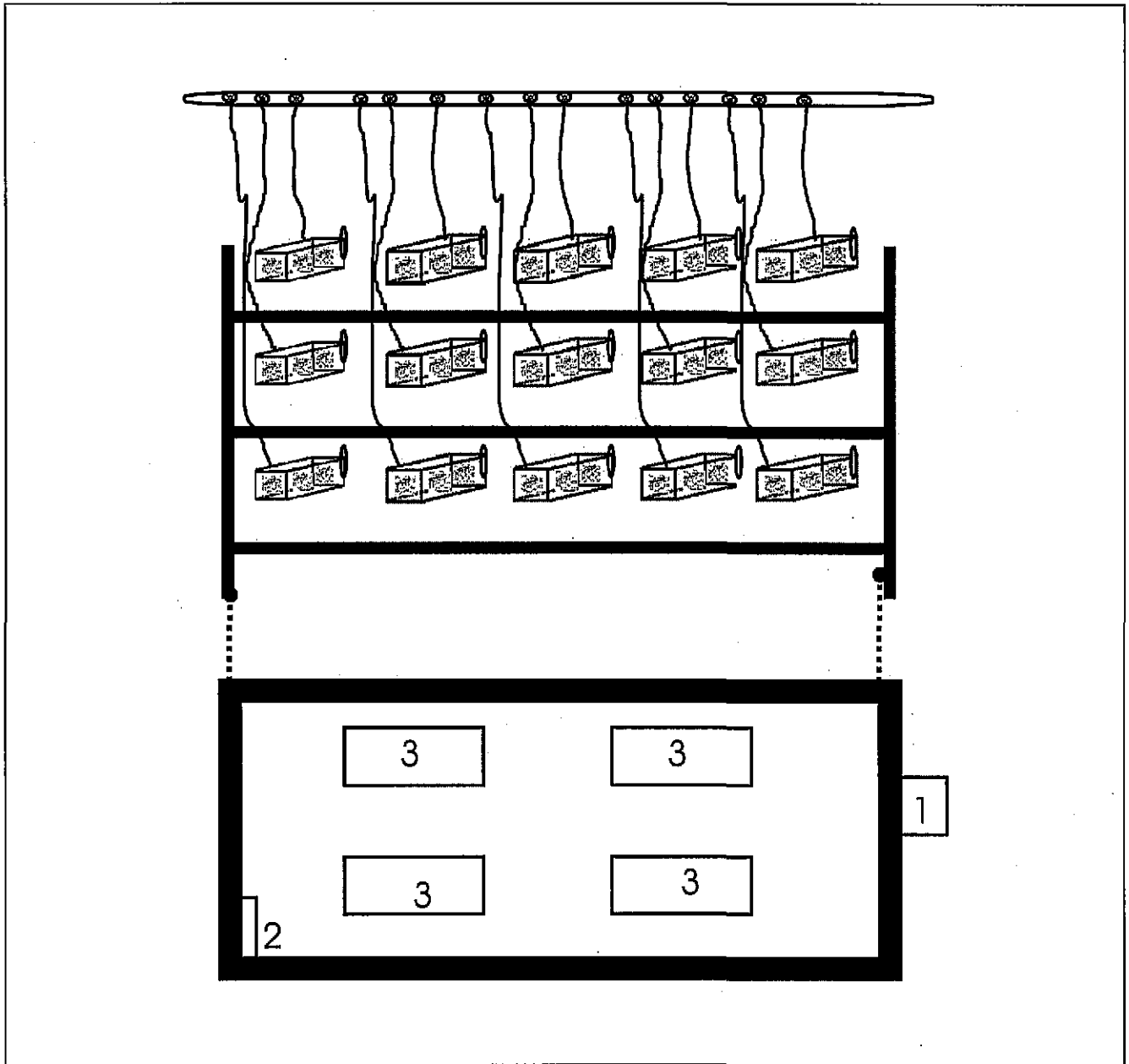


Figura 1. Sistema experimental para el estudio del crecimiento y supervivencia de postlarvas y juveniles del camarón blanco *L. vannamei*. 1. Aire acondicionado. 2. Puerta de acceso y 3. Estantes con tanques experimentales.

ANEXO 2

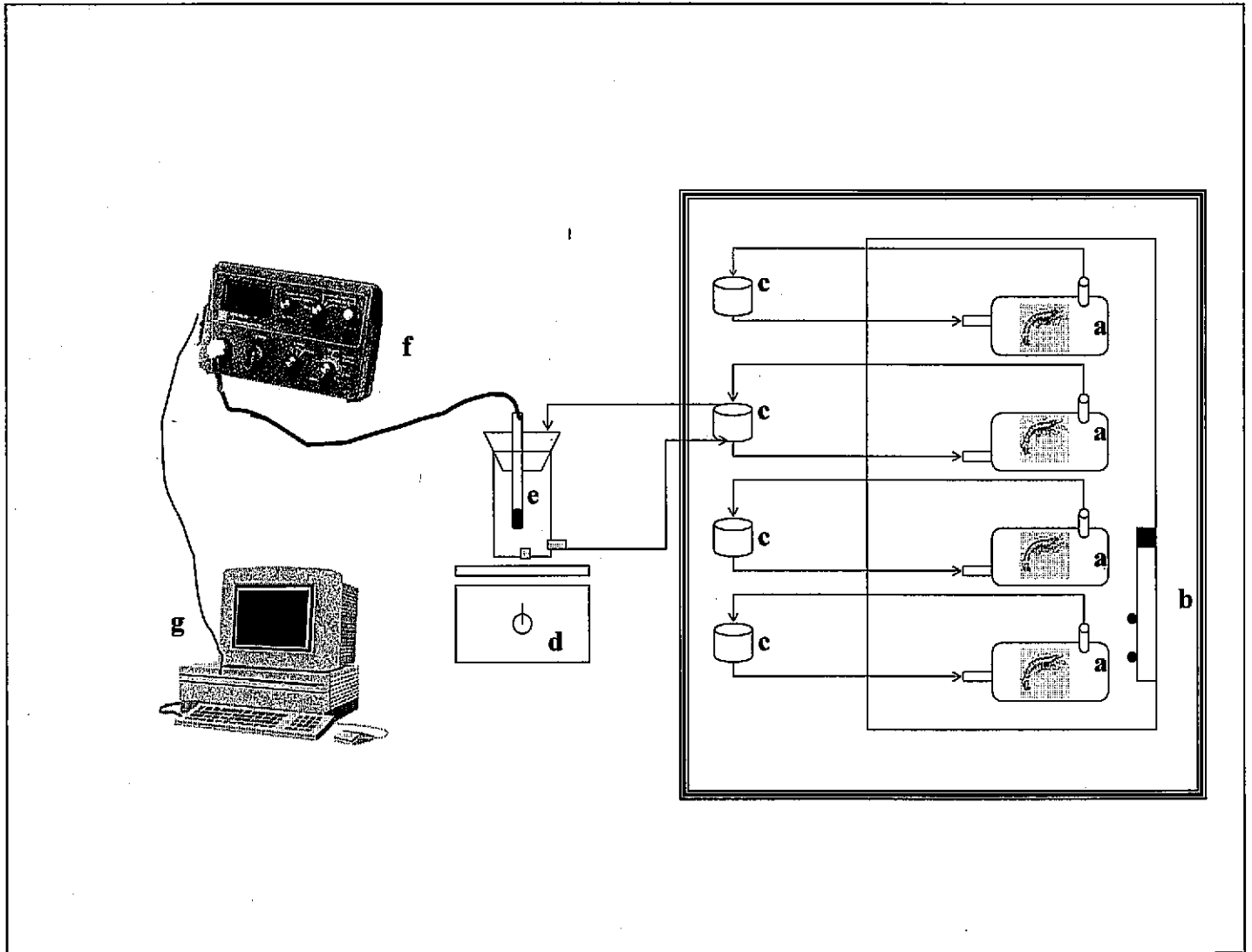


Figura 2. Respirómetro de flujo continuo semi-cerrado (Ross y Ross, ; modificado por Ponce-Palafox *et al.* (1999) para determinar consumo de oxígeno de postlarvas, juveniles y adultos de *L. vannamei*. a). cámara respirométrica; b). termostato; c). bombas de agua; d). agitador magnético; e). cámara de medición; f). oxímetro y g). microcomputadora.

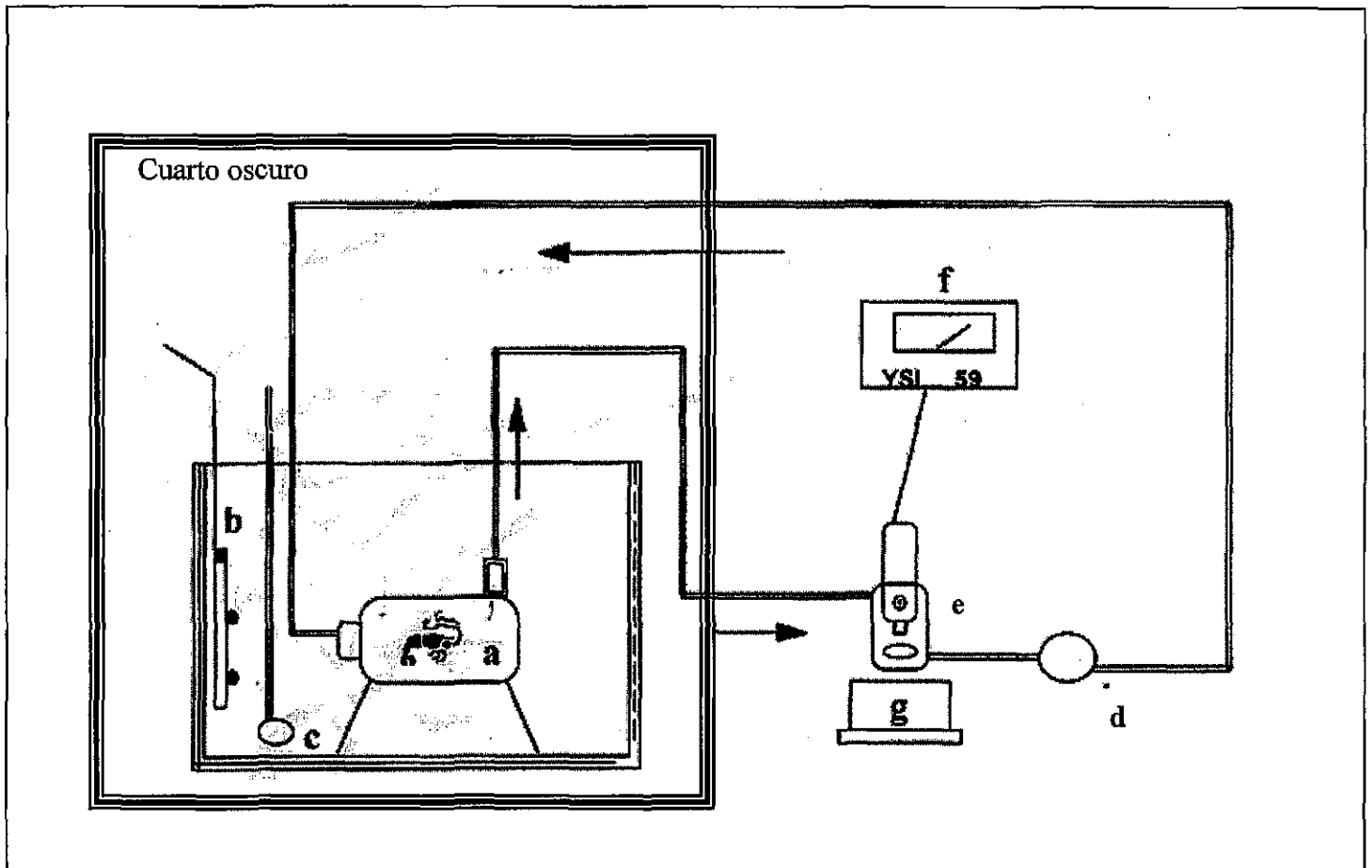


Figura 3. Vista lateral del respirómetro de flujo continuo semi-cerrado (Ross y Ross, ; modificado por Ponce-Palafox *et al.* (1999) para determinar consumo de oxígeno de postlarvas, juveniles y adultos de *L. vannamei*. a). cámara respirométrica; b). termostato; c). difusor; d). bombas de agua; e). cámara de medición; f). oxímetro y g). agitador magnético.

ANEXO 3

Efecto del tiempo de recuperación en las cámaras sobre el consumo de oxígeno de los camarones.

Se determinó el consumo específico de oxígeno a temperatura de 28°C y a salinidades de 23‰, 30‰ y 35‰, para cada experimento se utilizó un promedio de 8 organismos, con un intervalo de peso de 0.35 g a 40 g, las mediciones que fueron positivas para el estudio fueron 5 para postlarvas, 7 para juveniles y 3 para adultos.

Los camarones se pesaron en una balanza granataria digital OHAUS GT4800, eliminó el exceso de agua con papel absorbente antes de ser pesados; y posteriormente se introdujeron a las cámaras de prueba, por un periodo de cinco horas, tiempo que se considero suficiente para su recuperación del estrés; una vez estable y a saturación el oxígeno en las cámaras, se cerró el circuito del sistema respirométrico y se realizaron las mediciones por un lapso de 7 a 10 minutos, en total oscuridad; transcurrido este tiempo se abrió el circuito, y posteriormente se retiro a los organismos.

Resultados

Los resultados del consumo de oxígeno por el camarón bajo condiciones de manipulación se pueden describir en 4 etapas de acuerdo a las Figuras 8, 9 y 10.

- a. Consumo máximo de oxígeno.
- b. Compensación inicial.
- c. Recuperación gradual.
- d. Estabilización.

El efecto de la manipulación sobre el QO_2E de las postlarvas se presenta en la Figura 4 y se encontró que el consumo específico de oxígeno máximo promedio en las postlarvas inmediatamente después de la manipulación fue de $6.27 \text{ mgO}_2/\text{g/h}$, cantidad 3.5 veces mas alta que el oxígeno que consume en la etapa de estabilización ($1.81 \text{ mgO}_2 /\text{g/h}$). La segunda etapa o compensación inicial duro una hora, en el que el QO_2E disminuyó rápidamente hasta encontrarse a 1.4 veces de las condiciones de estabilización. Posteriormente la recuperación gradual se presento de las 2 a las 5 horas y el QO_2E se mantuvo alrededor de un 15% más alto que la última etapa. La estabilización se presentó hasta las 6 horas.

En el caso de los juveniles (Fig. 5) se encontró que el consumo específico de oxígeno máximo promedio fue de $0.65 \text{ mgO}_2/\text{g/h}$ cantidad 2.9 veces más alta que el oxígeno que consumió en condiciones de estabilización ($0.23 \text{ mgO}_2 /\text{g/h}$). La compensación inicial se registro a la primer hora después de la manipulación y

el QO_2E disminuyó rápidamente y se registro a 1.5 veces de las condiciones de estabilización. La etapa de recuperación gradual fue de 2 a 4 horas después de la compensación y el QO_2E se mantuvo alrededor de un 30% más alto que las condiciones estables. La estabilización se registró a partir de las 5 horas.

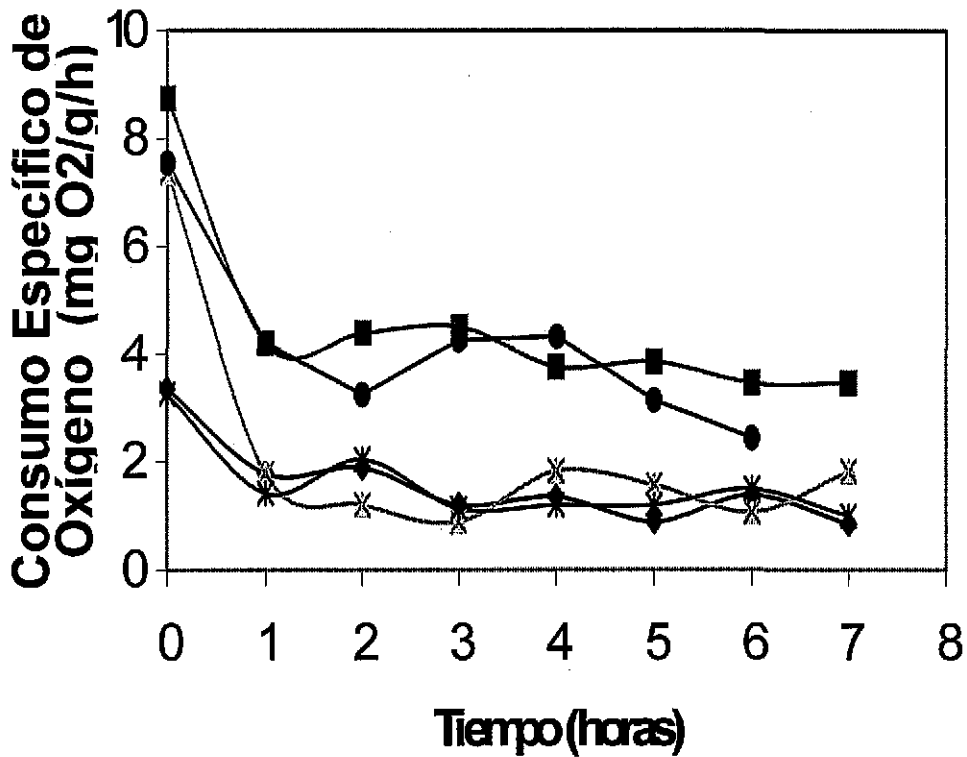


Figura. 4. Consumo de oxígeno de postlarvas de camarones (0.350 a 0.550 g) de *Litopenaeus vannamei*.

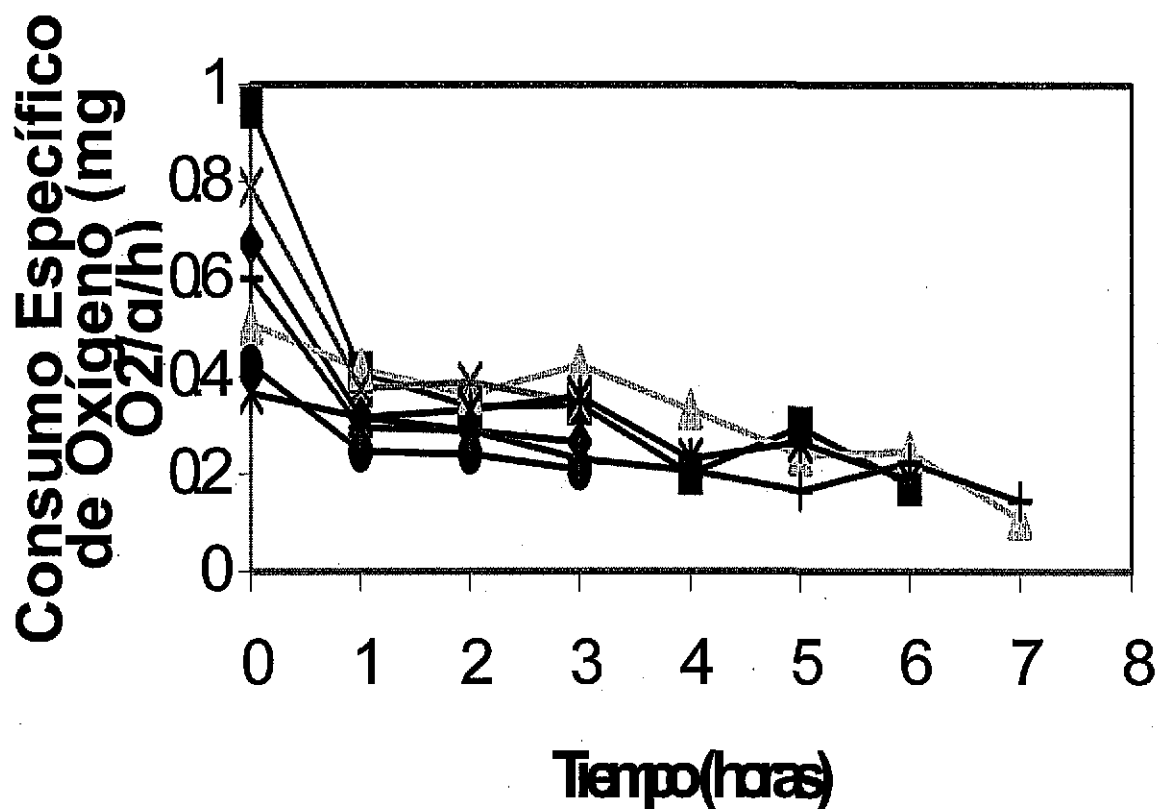


Figura. 5. Consumo específico de oxígeno de juveniles (5 a 8 g) de *Litopenaeus vannamei*.

En los adultos (Fig. 6) se encontró que el consumo específico de oxígeno máximo promedio fue de 0.14 mgO₂/g/h, cantidad 1.6 veces más alta que el oxígeno que consume en la etapa de estabilización (0.085 mgO₂/g/h). A la primer hora después de la manipulación se encontró la etapa de compensación inicial donde el QO₂E disminuyó rápidamente y se registro a 1.3 veces de las condiciones de estabilización. Posteriormente la etapa de recuperación gradual solo duro 2 horas y el QO₂E, se mantuvo alrededor de

un 5% más alto de las condiciones de estabilización. La etapa de final se registro a partir de las 3 horas después de la manipulación.

El consumo específico de oxígeno máximo se presento inversamente proporcional con el tamaño y con un orden de magnitud mayor entre esta etapa y la estabilización en las postlarvas, lo cual se debe a que estos organismos presentan un metabolismo mayor que los adultos. Además las postlarvas están adaptadas a un ambiente más dinámico que los adultos en cuanto a variaciones en salinidad, temperatura y oxígeno.

La etapa de compensación inicial duro una hora en postlarvas y juveniles independiente de la magnitud del consumo de oxígeno. En los adultos fue más larga y duro dos horas. Esto se pudo deber a que los adultos están adaptados a condiciones más estables y su respuesta es más lenta. Así como su metabolismo es menor que las postlarvas y juveniles, lo que ocasiona que el periodo entre el consumo específico de oxígeno máximo y la estabilización sean más cortos.

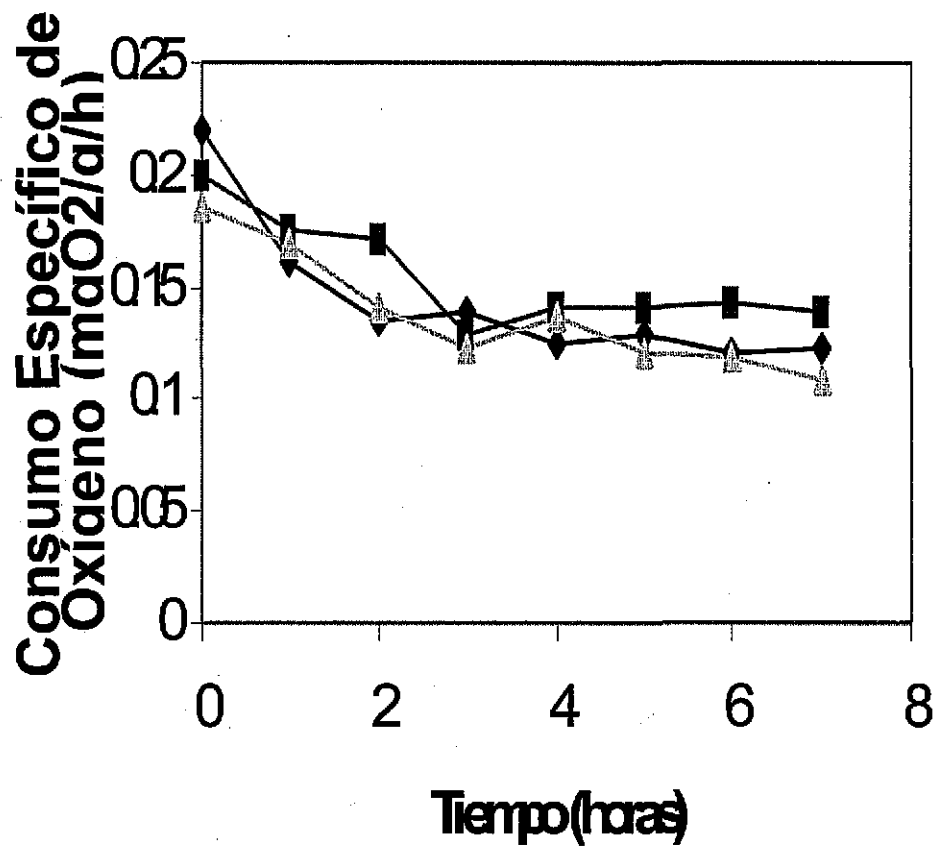


Figura. 6. Consumo específico de oxígeno de camarones adultos (30 a 40 g) de *Litopenaeus vannamei*.

ANEXO 4

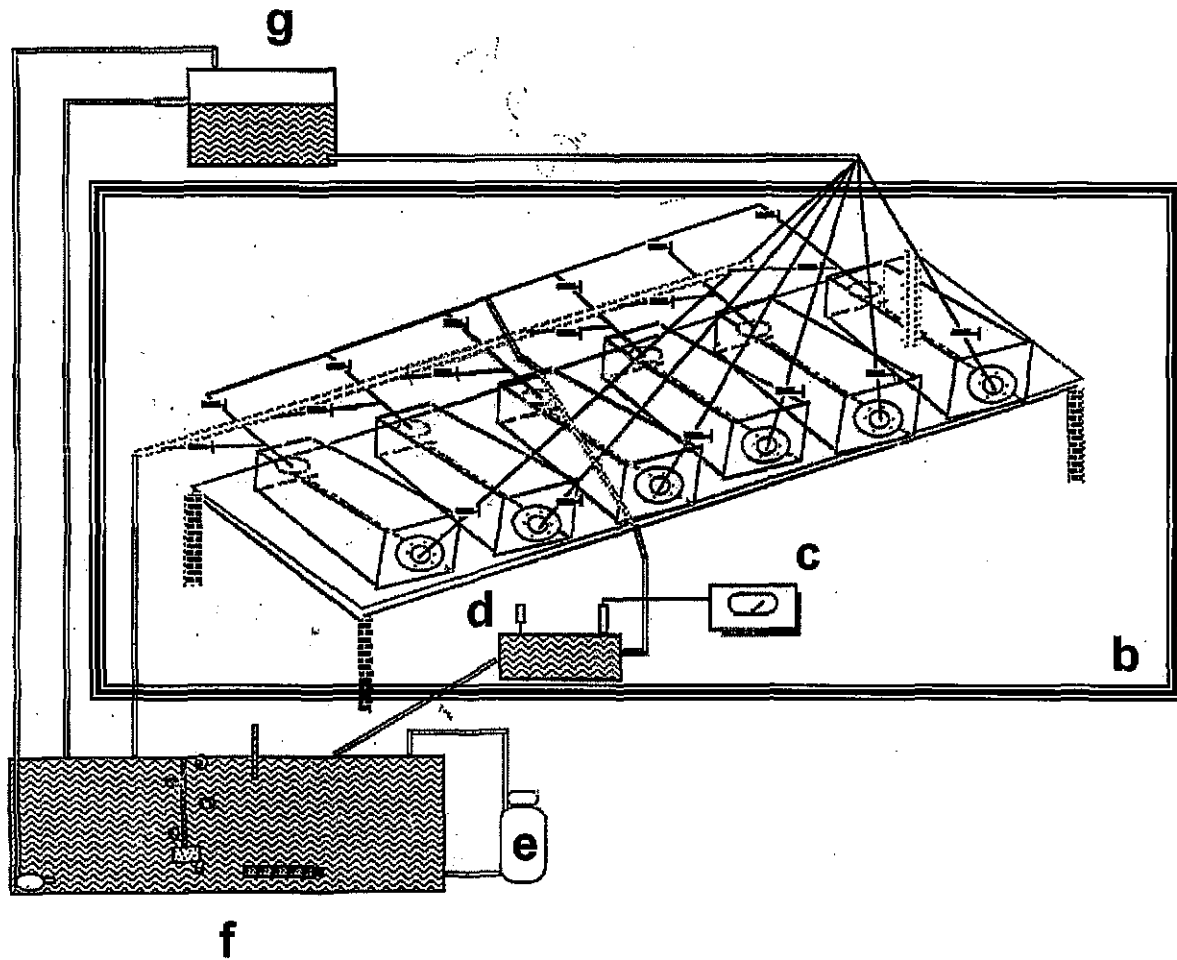


Fig. 7. Sistema de cámaras metabólicas utilizado para el estudio del Incremento del Calor Aparente, excreción de nitrógeno, comportamiento alimentario y flujo energético de camarones. a). cámaras metabólicas; b). área cubierta (cuarto oscuro); c). oxímetro; d) válvula para toma de muestras de amonio; e) filtro múltiple; f) tanque base; g) tanque distribuidor.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

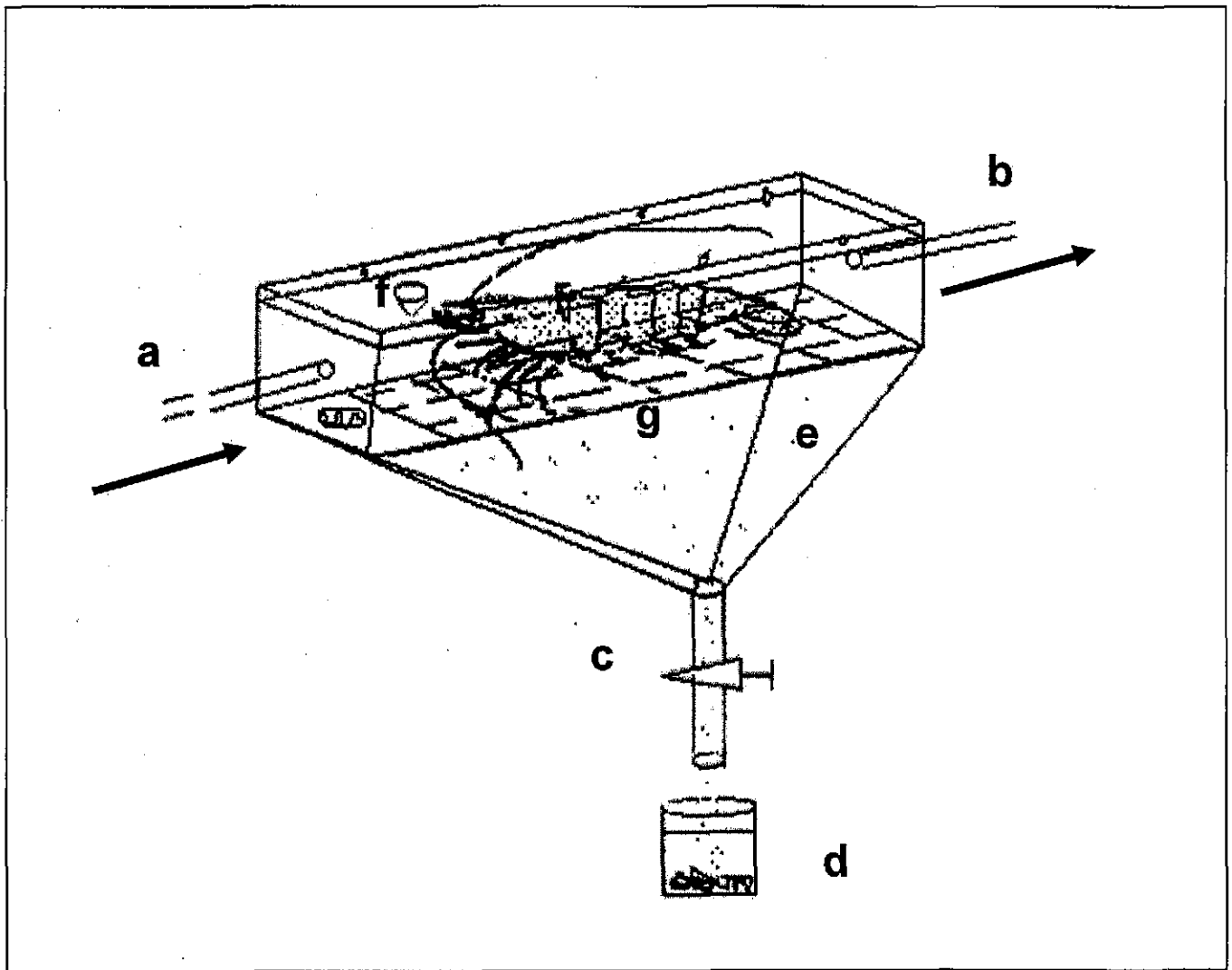


Figura 8. Cámara metabólica para el estudio energético del camarón *L. vannamei*.
a) entrada de agua; b) salida de agua; c) válvula para dren de cámara; d) colecta de heces; e) pared inclinada para sedimentación de heces y alimento; f) tapón y orificio para suministro de alimento; g) base para camarón.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN