



Universidad Nacional Autónoma de México



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. CARACTERIZACIÓN Y DESCRIPCIÓN POR MEDIO DE IMÁGENES Y ACTIVIDAD ENZIMÁTICA DE LOS ESTADIOS DE MUDA DE CAMARONES PENÉIDOS (*Litopenaeus setiferus, Farfantepenaeus brasiliensis, Litopenaeus vannamei*) DE IMPORTANCIA COMERCIAL EN MÉXICO

# DEDICATORIA

Este Trabajo esta dedicado a mis padres Fernando Enrique González Zárate y Sandra Magdalena Mercado Álvarez por ser siempre un apoyo incondicional que me dio la fuerza y dedicación para llevar a cabo mi formación profesional.

A mi hermana Alexandra Gonzalez Mercado por ser siempre la mejor aliada y compañera de vida.

A mi compañeros de la facultad de medicina veterinaria y zootecnia por haber compartido una de las mejores etapas de mi vida.

A mis amigos de la UMDI- Sisal, por hacer de mi estancia ahí una experiencia inolvidable.

## AGRADECIMIENTOS

A Dios por guiar cada paso de mi camino hasta ahora, a quien le debo en lo que me he convertido hasta el día de hoy.

A la Universidad Nacional Autónoma de México por brindar la estructura académica y todos los recursos necesarios para la elaboración de este trabajo.

A la Facultad de Medicina veterinaria y Zootecnia, por brindarme todos los conocimientos necesarios para llevar a cabo mi formación como medico veterinario Zootecnista.

A la Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación-Sisal por facilitar las instalaciones para la elaboración de este trabajo de investigación.

A mi asesor de tesis el Doctor Juan Carlos Maldonado Flores por darme la oportunidad de realizar este trabajo y por su gran ayuda y dirección durante cada etapa de esta investigación.

Al profesor Eduardo Pacheco, por su gran ayuda y cooperación con las pruebas estadísticas que se realizaron en esta investigación.

A Sergio Daniel Cruz, Martin Arenas, Xurxo Barral y César Ponce, por su ayuda en la elaboración y diseño de las jaulas individuales.

A la IBQ. Yenni Natali Casanova Salazar por su apoyo y ayuda en la elaboración de las pruebas enzimáticas de este trabajo de investigación.

A el Mvz. Miguel Ángel Cuevas Díaz por su guía y ayuda durante el trámite de la titulación.

A todos y cada uno de los integrantes del jurado Q.A. Águeda García Pérez, MVZ Angel García Hernández, BIOL. Larisa Adriana Chávez Soriano, MVZ Luis Andrés Castro Fuentes y Q.A. Juan Carlos Ramírez Orejel por darse el tiempo de leer mi trabajo y brindar sus pertinentes correcciones.

# CONTENIDO

0 RESUMEN:	1
1 INTRODUCCIÓN:	2
1.1 La acuicultura:	2
1.2 La camaronicultura:	3
1.2.1 Litopenaeus setiferus:	3
Figura 1.1.	4
1.2.2 Farfantepenaeus brasiliensis:	4
Figura 1.2.	5
1.2.3 Litopenaeus vannamei:	5
Figura 1.3.	6
1.3 El exoesqueleto:	7
1.4 El ciclo de muda:	8
1.5 Digestión en los crustáceos:	11
1.5.1 Enzimas digestivas:	12
1.5.2 Relación entre el ciclo de muda y la actividad enzimática de	13
tripsina y quimotripsina:	
1.6 Justificación:	15
2 OBJETIVOS:	16
2. 1 Objetivo General:	16
2.2 Objetivos Particulares:	16
3 MATERIAL Y MÉTODOS:	17
Figura 3.1.	17
Figura 3.2.	17
3.1 Organismos experimentales:	17
Figura 3.3.	18
3.2 Condiciones experimentales:	18
Figura 3.4.	18
Figura 3.5.	18

3.3 Matanza y procesamiento de los organismos:	19
Figura 3.6.	20
Figura 3.7.	20
3.4 Fotografías:	20
3.5 Análisis enzimáticos:	21
Figura 3.8.	22
Figura 3.9.	22
3.5 Análisis estadístico:	22
4 RESULTADOS	23
4.1 Imágenes fotográficas:	23
Figura 4.0.	23
4.1.1 Camarón blanco del Golfo Litopenaeus setiferus	24
4.1.1.1 Estadio A (Postmuda temprana):	24
Figura 4.1.	24
Figura 4.2.	24
Figura 4.3.	25
Figura 4.4.	25
Figura 4.5.	26
Figura 4.6.	26
4.1.1.2 Estadio B1 (Postmuda tardía):	27
Figura 4.7.	27
Figura 4.8.	27
Figura 4.9.	28
Figura 4.10.	28
Figura 4.11.	29
Figura 4.12.	29
4.1.1.3 Estadio B2 (Postmuda tardía):	30
Figura 4.13.	30
Figura 4.14.	30
Figura 4.15.	31
Figura 4.16.	31

Figura 4.17.	32
Figura 4.18.	32
4.1.1.4 Estadio C (Intermuda):	33
Figura 4.19.	33
Figura 4.20.	33
Figura 4.21.	34
Figura 4.22.	34
4.1.1.5 Estadio D0 (Inicio de la premuda):	35
Figura 4.23.	35
Figura 4.24.	35
Figura 4.25.	36
Figura 4.26.	36
4.1.1.6 Estadio D1´ (Premuda temprana):	37
Figura 4.27.	37
Figura 4.28.	37
Figura 4.29.	38
Figura 4.30.	38
4.1.1.7 Estadio D1´´ (Premuda temprana):	39
Figura 4.31.	39
Figura 4.32.	39
Figura 4.33.	40
Figura 4.34.	40
Figura 4.35.	41
Figura 4.36.	41
4.1.1.8 Estadio D1 🏹 (Premuda temprana):	42
Figura 4.37.	42
Figura 4.38.	42
Figura 4.39.	43
4.1.1.9 Estadio D2 (Premuda tardía):	44
Figura 4.40.	44
4.1.1.10 Exuvia:	45

Figura 4.41.	45
Figura 4.42.	45
4.1.2 Camarón rojo del Caribe Farfantepenaeus brasiliensis	46
4.1.2.1 Estadio A (Postmuda temprana):	46
Figura 4.43.	46
Figura 4.44.	46
Figura 4.45.	47
4.1.2.2 Estadio B1 (Postmuda tardía):	48
Figura 4.46.	48
Figura 4.47.	48
Figura 4.48.	49
Figura 4.49.	49
4.1.2.3 Estadio B2 (Postmuda tardía) :	50
Figura 4.50.	50
Figura 4.51.	50
Figura 4.52.	51
Figura 4.53.	51
4.1.2.4 Estadio C (Intermuda):	52
Figura 4.54.	52
Figura 4.55.	52
Figura 4.56.	53
Figura 4.57.	53
Figura 4.58.	54
4.1.2.5 Estadio D0 (Inicio de la premuda):	54
Figura 4.59.	55
Figura 4.60.	55
Figura 4.61.	56
Figura 4.62.	56
Figura 4.63.	57
4.1.2.6 Estadio D1´ (Premuda temprana):	58
Figura 4.64.	58

Figura 4.65.	58
Figura 4.66.	59
Figura 4.67.	59
4.1.1.7 Estadio D1´´ (Premuda temprana):	60
Figura 4.68.	60
Figura 4.69.	60
Figura 4.70.	61
4.1.2.8 Estadio D1 🏹 (Premuda temprana):	62
Figura 4.71.	62
Figura 4.72.	62
Figura 4.73.	63
Figura 4.74.	63
4.1.2.9 Estadio D2 (Premuda tardía):	64
Figura 4.75.	64
Figura 4.76.	64
4.1.3 Camarón blanco del Pacífico Litopenaeus vannamei	65
4.1.3.1 Estadio A (Postmuda temprana):	65
Figura 4.77.	65
Figura 4.78.	65
Figura 4.79.	66
4.1.3.2 Estadio B1 (Postmuda tardía):	67
Figura 4.80.	67
Figura 4.81.	67
Figura 4.82.	68
Figura 4.83.	68
Figura 4.84.	69
Figura 4.85.	69
4.1.3.3 Estadio B2 (Postmuda tardía):	70
Figura 4.86.	70
Figura 4.87.	70
Figura 4.88.	71

Figura 4.89.	71
4.1.3.4 Estadio C (Intermuda):	72
Figura 4.90.	72
Figura 4.91.	72
Figura 4.92.	73
Figura 4.93.	73
4.1.3.5 Estadio D0 (Inicio de la premuda):	74
Figura 4.94.	74
Figura 4.95.	74
Figura 4.96.	75
Figura 4.97.	75
4.1.3.6 Estadio D1´ (Premuda temprana):	75
Figura 4.98.	76
Figura 4.99.	76
Figura 4.100.	77
Figura 4.101.	77
Figura 4.102.	78
4.1.3.7 Estadio D1´´ (Premuda temprana):	79
Figura 4.103.	79
Figura 4.104.	79
Figura 4.105.	80
4.1.3.8 Estadio D1 ´´´ (Premuda temprana):	81
Figura 4.106.	81
Figura 4.107.	81
Figura 4.108.	82
Figura 4.109.	82
4.1.3.9 Estadio D2 (Premuda tardía):	83
Figura 4.110.	83
Figura 4.111.	83
Figura 4.112.	84
4.2 Estudio Enzimático:	85

4.2.1 Proteína soluble total	85
Cuadro 4.1.	85
4.2.2 Actividad enzimática de tripsina	86
Cuadro 4.2.	86
4.2.2 Actividad enzimática de quimotripsina	87
Cuadro 4.2.	87
5 DISCUSIÓN:	88
6 CONCLUSIONES:	95
7 REFERENCIAS:	96

#### 0 RESUMEN:

GONZÁLEZ MERCADO FERNANDO ALBERTO. Caracterización y descripción por medio de imágenes y actividad enzimática de los estadios de muda de camarones peneidos *Litopenaeus setiferus, Farfantepenaeus brasiliensis* y *Litopenaeus vannamei* de importancia comercial en México. Asesorado por Juan Carlos Maldonado Flores.

El ciclo de muda es sin lugar a duda, uno de los procesos fisiológicos más importantes en la vida de los camarones peneidos. Este tiene una gran influencia sobre la fisiología digestiva y los hábitos alimenticios de todos los crustáceos, por lo que es de vital importancia conocer los diferentes estadios que lo componen para poder determinar el momento óptimo para alimentar, realizar cosecha o para realizar pruebas enzimáticas en el caso de una investigación científica.

El objetivo del presente estudio fue obtener imágenes fotográficas de alta resolución (12 MP) de cada uno de los estadios de muda para las especies Litopenaeus setiferus, Farfantepenaeus brasiliensis y Litopenaeus vannamei y comparar la actividad enzimática de la tripsina, quimotripsina y proteína soluble total del hepatopáncreas entre especies, para obtener un documento que permita identificar los diferentes estadios de muda. Se utilizaron 30 ejemplares de cada especie con un peso promedio de 11±4 g, los cuales fueron mantenidos en jaulas individuales dentro de contenedores experimentales de 100 L durante los tres meses que duró el estudio. Al término se obtuvieron 112 fotografías con una resolución de 12 MP de los estadios de muda A, B1, B2, C, D0, D1', D1'', D1'''y D2 de las tres especies de camarón y se describen las características más destacadas de cada fotografía. Se registraron los valores de proteína soluble del hepatopáncreas, actividad enzimática específica de tripsina y quimotripsina para cada uno de los estadios de muda de cada especie de camarón. El análisis estadístico de los datos determinó diferencias (P<0.05) entre las especies F. brasiliensis y L. vannamei para la actividad enzimática de la tripsina durante el estadio C, en la quimiotripsina durante el estadio C y D1 y entre las especies L. setiferus con F. brasiliensis en la proteína soluble durante el estadio D1.

## 1 INTRODUCCIÓN:

#### 1.1 La acuicultura:

La acuicultura es una actividad productiva que se define como el conjunto de técnicas y actividades encaminadas a aprovechar los recursos acuáticos, marinos o pluviales mediante el cultivo de diferentes especies animales y vegetales que utilizan el agua como medio para sobrevivir. Es una actividad muy antigua que ha sido practicada por más de 2000 años de forma artesanal.<sup>1-4</sup>

Es una actividad altamente productiva y se ha incrementado de manera exponencial en los últimos años.<sup>5</sup>

Hoy en día la región asiática cuenta con el mayor desarrollo acuícola, siendo China el país que más ha logrado este crecimiento. Los organismos criados en dicho país representan más del 60 % de la producción acuícola mundial.<sup>4, 5</sup>

Con excepción de China, el resto de los países han duplicado la proporción de pescado proveniente de actividades acuícolas para consumo humano en un periodo de 10 años.<sup>5</sup>

El consumo aparente de organismos acuáticos *per cápita* a nivel mundial ha aumentado con el pasar de los años. Durante los años 60, el promedio de consumo mundial era de tan solo 9.9 kg. Posteriormente, en la década de los 90 éste ascendió a 14.4 kg y para el año de 2016 se registró un promedio mundial de 20.3 kg.<sup>5</sup>

En 2016 la producción acuícola produjo 80 millones de toneladas, de las cuales 6.9 millones de t corresponden al cultivo de crustáceos equivalentes a 36,200 millones de USD.<sup>5</sup>

En México, la acuicultura es considerada como una de las actividades con mayor potencial, ya que aporta beneficios económicos y sociales, además proporciona a la población mexicana una alternativa alimentaria con un elevado valor nutricional a un costo accesible para hacer frente al incremento demográfico que crece día con día.<sup>6</sup>

## **1.2 La camaronicultura**

La camaronicultura es una rama de la acuicultura que se centra en el cultivo de diferentes especies de camarón pertenecientes a la familia *Penaeidae*.<sup>7</sup>

El camarón es un producto acuícola de alto valor económico en el mercado, su cultivo ocupa un lugar importante en la acuicultura mexicana, en especial en la región noroeste del Pacífico, donde se produce más del 80% del camarón de cultivo nacional.<sup>8, 9</sup>

Existen alrededor de 60 especies de camarones marinos en el mundo, de éstas, 50 han sido utilizadas con el propósito de establecer un cultivo en diferentes países. En México, la especie de camarón más cultivada es el blanco del Pacífico *Litopenaeus vannamei,* sin embargo, existen especies que podrían considerarse aptas para el cultivo.<sup>10</sup>

En la región de la península de Yucatán existen dos especies de camarón que pueden ser opciones de cultivo: El camarón blanco del Golfo *Litopenaeus setiferus* y el camarón rojo del Caribe *Farfantepenaeus brasiliensis*. Estas dos especies de alto valor ecológico, tienen un problema de sobre-explotación en la región del sureste mexicano, por lo que es de gran importancia llevar a cabo estudios sobre estas especies.<sup>10</sup>

#### 1.2.1 Litopenaeus setiferus

Se le conoce como camarón blanco del Golfo, pertenece al género *Litopenaeus*, lo que quiere decir que las hembras presentan un télico abierto sin receptáculo espermático, esta especie se puede identificar en su estado adulto por el *rostrum* que presenta 9 espinas dorsales y 2 ventrales; Además carece de la carena gastrofrontal, sin embargo, presenta la carena hepática y la adrostral que no rebasa el límite del caparazón. Se distribuye a lo largo de todo el Golfo de México

desde las costas de Nueva York hasta las costas de Campeche y la península de Yucatán, habitan a una profundidad de entre 2 y 90 m, con hábitos costeros. Normalmente, los adultos se encuentran en el mar donde se lleva a cabo la reproducción, no obstante las crías y los juveniles se encuentran refugiados en zonas estuarinas con una menor concentración de sal. La reproducción en esta especie ha sido posible desde hace muchos años, sin embargo, a nivel comercial el cultivo de dicha especie no ha sido muy exitoso, ya que su tasa de crecimiento es menor en comparación con la de otras especies. Experimentalmente se han logrado obtener hasta 2 t/ ha.<sup>11</sup>



Figura 1.1. Camarón blanco del Golfo Litopenaeus setiferus.

## 1.2.2 Farfantepenaeus brasiliensis

A esta especie se le conoce como: camarón rojo del Caribe, camarón rosado con manchas, camarón rosa, camarón rojo manchado, camarón marrón de manchas rosas y se puede reconocer a esta especie debido a que posee como características morfológicas distintivas, la presencia de un *rostrum* provisto de 8 a 9 dientes en la parte dorsal y 2 dientes en la parte ventral; la carina adrostral es muy larga y se extiende hasta el borde superior del caparazón, la carina posrostral es muy prominente y mide lo que el surco adrostral, con un surco mediano profundo. La carina gastrofrontal se encuentra presente, el surco dorsolateral se encuentra perfectamente bien definido en el último segmento del abdomen. En los machos, el petasma presenta proyecciones distomarginales de gran longitud, mientras que las hembras presentan un télico cerrado con placas laterales.

Normalmente estos camarones presentan una coloración rosa o roja marrón provisto con varias manchas de una coloración más clara. Las tallas de estos camarones son de aproximadamente 250 mm para las hembras y 191 mm para los machos. Éste camarón tiene una distribución bastante amplia, que se extiende desde Carolina del Norte (E.U.A.), abarcando todo el Golfo de México hasta llegar a Río Grande del Sur en Brasil. Esta especie habita las zonas costeras en profundidades que van de los 45 a los 65 m, rara vez adentrándose en aguas más profundas; tienen una preferencia por zonas de substrato lodoso que utilizan para esconderse y su mayor actividad es durante la noche. Es uno de los principales recursos pesqueros del Caribe mexicano, sin embargo, el cultivo de esta especie aún está en etapa experimental sin datos suficientes en cuanto a tasas de crecimiento y parámetros ambientales, lo único que se conoce es que su crecimiento es más lento con relación a las demás especies.<sup>12-15</sup>



Figura 1.2. Camarón rojo del Caribe Farfantepenaeus brasiliensis.

#### 1.2.3 Litopenaeus vannamei

El camarón blanco del Pacífico es sin duda la especie más cultivada en el hemisferio occidental, ya que alcanza una talla comercial de 20 g en un tiempo de 4 a 6 meses. Ésta especie se puede reconocer por su rostro que presenta de 8 a 9 dientes dorsales, además tiene una ranura y carina adrostral corta que terminan a nivel del diente epigástrico. Actualmente tiene una distribución muy amplia debido a que ha sido introducido artificialmente en muchas partes del mundo, sin

embargo, su distribución geográfica natural abarca desde Sonora (Golfo de California), hasta las costas de Perú en Sudamérica. Habita profundidades de 1 hasta 72 m y su temperatura óptima va de los 25° a los 30°C. Al igual que la mayoría de los camarones esta especie pasa su vida adulta en el mar; las crías y los juveniles se encuentran en aguas salobres. La reproducción y el cultivo de esta especie se encuentra bastante tecnificada, manejando hasta 75,000 organismos por ha en los sistemas tradicionales, no obstante, esta especie ha demostrado aceptar densidades aún mayores en los sistemas de cultivo hiperintensivos, así como también puede soportar diferentes gradientes de salinidad, pudiendo ser incluso cultivados en agua dulce.<sup>11</sup>



Figura 1.3. Camarón blanco del Pacífico Litopenaeus vannamei.

En la actualidad, en México se producen alrededor de 225,000 t de camarón, de las cuales aproximadamente 117,000 son por cultivo semi-intensivo o intensivo, lo que generó en 2016 una cantidad de aproximadamente 8,617 millones de pesos, y es el elevado costo de los insumos (alimento y energía eléctrica) la principal amenaza para esta actividad.<sup>6, 8, 9, 16</sup>

A pesar de ser una importante producción, ésta se ve afectada por la aparición de enfermedades masivas, la competencia con el camarón de origen asiático, el elevado costo de los insumos (alimento y a energía eléctrica). <sup>17-19</sup>

Las producciones camaronícolas intensivas utilizan una alimentación basada en un pienso comercial para camarón con un porcentaje que varía del 30 al 50 % de proteína, según sea la etapa productiva. El costo de dicho alimento puede representar más del 60 % del costo de producción y se ofrece con base en las tablas de alimentación recomendadas por el fabricante de alimentos, proporcionando el 3% de la biomasa total del estanque, sin embargo, estas tablas son obsoletas y favorecen al desperdicio de alimento. También no consideran el consumo real de los organismos e ignoran el estado fisiológico del camarón que se ve afectado durante el ciclo de muda; sin contemplar el comportamiento de los camarones para consumir pequeñas cantidades de alimento varias veces al día.<sup>20-</sup>

## 1.3 El exoesqueleto:

Los crustáceos pertenecen al filo de los artrópodos, son el grupo de animales más abundantes del planeta, representan alrededor de tres cuartas partes de todas las especies conocidas. Tienen como principal característica, un exoesqueleto quitinoso articulado que les brinda protección y movilidad. A esta envoltura exterior se le denomina cutícula y se encuentra constituida por 2 capas.<sup>23, 24</sup>

- La epicutícula se encuentra compuesta principalmente de proteínas, lípidos y sales de calcio y está conformada por 2 capas, una membrana delgada externa y una capa gruesa interna. En la superficie de esta se encuentran poros y microvellocidades.<sup>25</sup>
- La procutícula se encuentra compuesta principalmente de quitina, proteínas y sales de calcio y se divide en capas preecdisiales y postecdisiales, las cuales son secretadas antes o después de la ecdisis.<sup>25</sup>

El exoesqueleto, les confiere una protección física gracias a su dureza, sin embargo, es esta propiedad un factor limitante en el proceso del crecimiento, y es por eso que durante toda la vida del crustáceo, este deberá de renovar su exoesqueleto por completo cada vez que este incremente su tamaño.<sup>26</sup>

La muda, ecdisis o exuvia es un proceso fisiológico natural mediante el cual, los artrópodos se desprenden del exoesqueleto viejo, para poder crecer. Durante el proceso de exuviación, los camarones son sometidos a estrés y se ha observado que durante ciertos estadios (A,D2 y E) los individuos disminuyen y hasta suspenden la alimentación, y si a esto se le suma la sincronización de la población causada por los ciclos lunares se traduce en momentos en los que todo el alimento suministrado es desperdiciado y eleva las concentraciones de amoniaco no ionizado (NH<sub>3</sub>) en el agua.<sup>27, 28</sup>

## 1.4 El ciclo de muda:

El ciclo de muda está constituido por las siguientes etapas o fases:<sup>29</sup>

Estadio A (postmuda temprana): Es la etapa posterior a la ecdisis, tiene una duración de 3 a 4 h y durante esta fase la cutícula nueva se encuentra de un color más claro, presenta una textura suave y elástica, e inicia el proceso de calcificación del nuevo exoesqueleto.<sup>29-34</sup> Por otro lado, durante esta fase, el animal suspende la alimentación.<sup>25</sup>

Estadio B (postmuda tardía): Durante esta etapa continúa el proceso de calcificación mediante la secreción de sales minerales de calcio y el rearreglo de la matriz orgánica del exoesqueleto. Al precipitarse el calcio, se comienzan a endurecer las diferentes capas de la nueva cutícula, incrementando así la rigidez del nuevo caparazón. Esta fase se subdivide en: <sup>26, 34</sup>

- B1: Tiene una duración de 24 h, donde los branquiostegitos se encuentran semi-rígidos y tienden a doblarse bajo una presión fuerte sin llegar a romperse. Se puede observar al microscopio el inicio de la retracción de la matriz setal y la ausencia de los conos setales.<sup>29-34</sup>
- B2: Tiene una duración de 24 h, donde el exoesqueleto se encuentra más endurecido y se rompe ante una fuerte presión y se puede observar la formación de los conos setales.<sup>29-34</sup>

Estadio C (intermuda): Es la etapa del ciclo que dura más tiempo, aproximadamente de entre 72 a 96 h. En esta fase se obtiene la máxima dureza del exoesqueleto, se remplaza el fluido por tejidos y el animal presenta mayor apetito y se acumulan reservas nutricionales en el hepatopáncreas.<sup>26, 29-34</sup>

Estadio D (premuda): Las glándulas epidérmicas secretan enzimas que digieren la cutícula vieja, lo que permite la reabsorción de las sales minerales y también parte de la matriz orgánica del exoesqueleto del crustáceo. Los camarones utilizan las reservas del hepatopáncreas para la formación de un nuevo exoesqueleto debajo de la cutícula vieja. Esta etapa se subdivide en: <sup>29-33</sup>

- D0 (inicio de la premuda): Comienza la separación de la cutícula de la epidermis, lo que hace evidente un espacio entre ambos tejidos, a este proceso se le denomina apólisis, con una duración promedio de 72 h.<sup>29-34</sup>
- D1 (premuda temprana): El espacio formado entre la cutícula y la epidermis del urópodo incrementa de tamaño, además comienza la formación de las nuevas setas. Este periodo se subdivide en tres: <sup>29-34</sup>
- D1´ (duración 48 h): Comienza la formación de nuevas espinas, así como la retracción inicial de la fibra nerviosa de la espina vieja. Las nuevas setas se extienden parcialmente debajo de las del exoesqueleto viejo, sus bases comienzan a formar una invaginación circular debajo de la superficie de la epidermis.<sup>29-34</sup>
- D1<sup>(()</sup>(duración 48 h): Comienza la secreción de las nuevas espinas y las nuevas setas se extienden por completo debajo del exoesqueleto viejo, las bases de las nuevas setas se encuentran invaginadas a una cuarta parte de la longitud de las setas dentro de la epidermis.<sup>29-34</sup>
- D1<sup>(()</sup> (duración 24 h): Se hacen visibles los detalles morfológicos de las nuevas espinas y las bases de las nuevas setas se encuentran invaginadas a la mitad de la longitud de las setas dentro de la epidermis.<sup>29-34</sup>
- D2 (premuda tardía): El espacio entre la cutícula y la epidermis crece aún más, se separa fácilmente la nueva cutícula del viejo exoesqueleto, termina la formación de las nuevas setas, con una duración de 24 h.<sup>29-34</sup>

Estadio E (Ecdisis o muda): esta es la etapa más corta del ciclo, puede durar unos cuantos minutos. Se lleva a cabo la ruptura en la unión entre el cefalotórax y el abdomen. El crustáceo abandona su viejo caparazón. Inmediatamente después de la exuviación el animal absorbe una gran cantidad de agua a través de las branquias, creando una expansión del tejido, lo cual genera un repentino incremento en el tamaño del animal.<sup>25, 26, 29-34</sup>

El proceso de muda puede ser afectado por diversos factores externos, por una parte las condiciones adversas del ambiente, así como una alimentación inadecuada pueden llevar al organismo a disminuir el crecimiento y como consecuencia reducir la frecuencia de mudas.

Existe evidencia que muestra que los ciclos lunares, así como los cambios de agua dentro de las explotaciones pueden influir en sincronizar los estadios de muda de los camarones dentro del estanque, siendo la luna nueva la fase en donde la mayor parte de los organismos realiza la ecdisis.<sup>28, 35</sup>

La reproducción guarda una estrecha relación con el ciclo de muda en especial con las especies de camarón con télico cerrado. En estas especies el periodo de muda se alterna con el periodo de reproducción y la cópula tiene lugar entre hembras recién mudadas (A, E) y machos en fase de intermuda (C).<sup>25</sup>

El ciclo de muda se encuentra regulado por 2 órganos endócrinos. El órgano X que produce 3 hormonas distintas. Una de ellas es la responsable de inhibir los procesos fisiológicos de la preecdisis durante el periodo de intermuda (hormona inhibidora de la muda), otra es la encargada de acelerar la preecdisis y una tercera regula el volumen de agua que se incorpora durante la ecdisis. El órgano Y secreta ecdisona la cual es liberada a la hemolinfa para transformarse en su forma activa hidrolizada 20-hidroxiecdisona, conocida coloquialmente como la hormona de la muda. Esta además de ser la responsable de desencadenar el proceso de muda, tiene efectos directos sobre la reproducción y el desarrollo larvario.<sup>25</sup>

#### 1.5 Digestión en los crustáceos

En los camarones peneidos el sistema digestivo se compone de un tubo digestivo dividido en estomodeo, mesenteron y proctodeo que está recubierto por una capa de quitina que se pierde cada vez que el animal realiza la ecdisis. Lo anterior, impide la ingesta del alimento cada vez que este proceso se lleva a cabo, y da como resultado una disminución en la actividad enzimática digestiva después de la exuviación, y un aumento durante los periodos de reserva nutricional y crecimiento (estadio C), lo que se ve reflejado en el consumo de alimento de los organismos.<sup>36-38</sup>

La digestión de las proteínas en los camarones es un proceso complejo; una vez consumido el alimento, este llega al estómago, donde se lleva a cabo una predigestión, a diferencia de los vertebrados, no existe una acidificación estomacal. El estómago se encuentra dividido en 2 partes: la parte cardiaca en donde se acumula el alimento consumido y en la parte pilórica que esta provista de piezas calcáreas, sedas , espinas y pliegues por donde pasa el alimento para llevar a cabo una molienda mecánica que permite que el alimento alcance el tamaño de partícula suficiente para poder ingresar a la glándula digestiva. Posteriormente, la digestión se concluye en el interior de los túbulos del hepatopáncreas donde son degradadas por diversas enzimas proteolíticas secretadas por las células "B" del hepatopáncreas y finalmente son absorbidas por un filtro y se dirigen hacia el intestino para ser desechadas en forma de heces.<sup>36-39</sup>

El hepatopáncreas (glándula digestiva o la glándula del intestino medio) es sin lugar a duda el órgano más importante en la digestión de los crustáceos, su principal función es la de secretar enzimas digestivas que llevan a cabo la degradación química del alimento. Además, es en el interior de su red de túbulos ciegos en donde se lleva a cabo la principal absorción de nutrientes resultantes de la digestión. También funge como un almacén de reservas nutricionales como proteínas, sales minerales y glucógeno que cobran gran importancia durante los periodos de ayuno. <sup>36-39</sup> El glucógeno comienza a acumularse dentro de las células hepatopancreaticas cuando el animal se encuentra en balance energético positivo. La glucosa entra a las células del hepatopáncreas y por medio de la enzima glucoquinasa se transforma en glucosa-6-P impidiendo así que esta abandone el interior de la célula. Posteriormente la enzima fosfoglucomutasa transforma la glucosa-6-P en glucosa-1- P. Esta se activa mediante la enzima UDP-glucosa pirofosforilasa y una molécula de UTP (uridina trifosfato) formando la UDP-glucosa, Esta última forma enlaces glucocídicos  $\alpha$ 1,4 mediante la acción de la enzima ramificadora del glucógeno para formar el polímero de cadenas ramificadas de glucosa conocido como glucógeno.<sup>40</sup>

## **1.5.1 Enzimas digestivas**

Para llevar a cabo la digestión, es necesario reducir el alimento a compuestos fáciles de ser absorbidos y asimilados por el organismo. Las enzimas digestivas juegan un papel muy importante, por que actúan sobre sustratos específicos donde llevan a cabo una modificación química que permite transformar estas sustancias en formas menos complejas, fáciles de ser absorbidas y asimiladas por el organismo. Las proteasas son aquellas enzimas encargadas de hidrolizar los enlaces peptídicos de las proteínas, se subdividen en 2 grandes grupos: las exopeptidasas que actúan sobre los enlaces terminales de las cadenas de polipéptidos y las endopeptidasas que actúan sobre enlaces internos hidrolizando las moléculas de proteína para formar cadenas más cortas de aminoácidos; algunos ejemplos de endopeptidasas son la tripsina, quimotripsina y pepsina.<sup>41, 42</sup>

Los crustáceos a diferencia de los vertebrados carecen de la enzima pepsina, además el pH óptimo para la mayor parte de las enzimas presentes es más elevado. Las enzimas más importantes para la digestión de proteínas en los camarones es la tripsina, la cual representa el 60% de la actividad proteolítica del hepatopáncreas a diferencia de la quimiotripsina que tiene una actividad muy baja en la mayoría de las especies estudiadas.<sup>36-38, 43</sup>

La tripsina es una endoproteasa que pertenece a la familia de las serin-proteasas, actúa sobre los enlaces peptídicos carboxilo (COOH) de los aminoácidos lisina o arginina. Su actividad y secreción puede variar por factores como el ayuno, la ingesta de alimento y ciertos estadios del ciclo de muda (A, D2 y E), su rango óptimo de pH va de 7-8, aunque en algunas especies de camarón se ha visto que actúa mejor bajo un pH de 8.3. En los camarones peneidos, esta enzima es sintetizada en grandes cantidades por el hepatopáncreas y representa aproximadamente un tercio de la proteína soluble del mismo, es más activa contra proteínas que no han sido desnaturalizadas y presenta una homología del 50% con la tripsina bovina. En algunas especies de camarones peneidos se han aislado hasta 6 isoenzimas diferentes con un peso molecular de 25 kDa. .<sup>27,36,38-43</sup>

La quimotripsina al igual que la tripsina es una endoproteasa que pertenece a las familia de las serin-proteasas, tiene acción sobre el enlace peptídico carboxilo de los aminoácidos aromáticos triptófano, tirosina, fenilalanina y metionina, con un pH optimo que va de 7-8. Esta enzima no presenta una actividad proteolítica tan importante como la tripsina e incluso hay ocasiones en las que se encuentra ausente en los camarones peneidos, sin embargo, se cree que la actividad de la quimotripsina ha sido subestimada debido a la utilización de un sustrato incorrecto, por lo que se estima que esta podría ser mayor.<sup>27,36-38,41,43</sup>

# 1.5.2 Relación entre el ciclo de muda y la actividad enzimática de tripsina y quimotripsina

En los crustáceos, la actividad enzimática puede ser influenciada por diversos factores, la disponibilidad de alimento y la cantidad de proteína contenida en este juega un papel muy importante. Cuando la dieta contiene un nivel bajo de proteína la actividad enzimática decrece considerablemente y por el contrario sube cuando este porcentaje se eleva hasta llegar a su punto máximo en un 45% de proteína. El fotoperiodo y las variaciones de temperatura también pueden llegar alterar la expresión de estas enzimas, sin embargo, son los diferentes estadios de muda los que hacen variar la actividad enzimática de las enzimas digestivas más drásticamente.<sup>27,28,38</sup>

En condiciones fisiológicas normales la actividad enzimática de los camarones peneidos no se mantiene constante. Por lo que es común que se produzcan variaciones de diferente intensidad durante los estadios del ciclo de muda.<sup>44</sup>

Las investigaciones realizadas respecto a el ciclo de muda y sus efectos sobre la actividad enzimática de los camarones peneidos son numerosas, sin embargo, la mayoría de ellas fueron realizadas en la especie de camarón blanco del Pacífico *Litopenaeus vannamei* por su importancia económica en varios países del mundo, por lo que puede considerarse como un estándar en el ciclo de muda.<sup>28,45-52</sup>

En otras especies de camarón y crustáceos, la gran mayoría de las investigaciones han llegado a conclusiones similares, y afirman que durante los estadios de muda A, D2 y E el camarón se encuentra incapacitado para comer. Debido a lo anterior, la actividad enzimática disminuye durante estas etapas, sin embargo, actualmente no existen estudios que describan el proceso de muda y su relación con la actividad enzimática en las especies de camarón blanco del Golfo *Litopenaeus setiferus* y rojo del Caribe *Farfantepenaeus brasiliensis*.<sup>53-67</sup>

## 1.6 Justificación.

El proceso de muda tiene un efecto en el crecimiento y la alimentación de los camarones, describir a detalle cada uno de los estadios y relacionarlo con las enzimas digestivas tripsina y quimotripsina es indispensable para optimizar el suministro de alimento en las especies de importancia comercial en México, así también es necesario obtener un estándar fotográfico para identificar el estadio de muda en las tres especies de camarón, por lo que la presente investigación describe los diferentes estadios del ciclo de muda las especies: camarón blanco del Golfo *Litopenaeus setiferus*, camarón rojo del Caribe *Farfantepenaeus brasiliensis*, y el camarón blanco del Pacífico *Litopenaeus vannamei*.

## 2 OBJETIVOS

## 2.1 Objetivo General:

Caracterizar y describir los estadios de muda de camarones peneidos de importancia comercial en México (*Litopenaeus setiferus, Farfantepenaeus brasiliensis, Litopenaeus vannamei*) por medio de imágenes y de la actividad enzimática de la tripsina y quimotripsina.

# 2.2 Objetivos Particulares:

- Caracterizar y describir los estadios de muda de camarones peneidos de importancia comercial en México (*Litopenaeus setiferus, Farfantepenaeus brasiliensis, Litopenaeus vannamei*) mediante imágenes fotográficas tomadas al microscopio para tener obtener un estándar fotográfico e identificar los estadios de muda de las tres especies de camarones peneidos mexicanos.
- Determinar la actividad enzimática de la tripsina y la quimotripsina durante los estadios de muda de camarones penéidos de importancia comercial en México (*Litopenaeus setiferus, Farfantepenaeus brasiliensis, Litopenaeus vannamei*) mediante el método Geiger y Fritz para determinar las diferencias entre los estadios y las especies.

## **3 MATERIAL Y MÉTODOS:**

El presente trabajo se realizó dentro de la Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación (UMDI) de la Facultad de Ciencias (FC) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) ubicada en el puerto de abrigo sin número Sisal, Hunucmá Yucatán( **Figura 3.1 y 3.2**).



Figura 3.1. Fotografía tomada en la UMDI- Sisal



Figura 3.2. Imagen satelital de Sisal

#### 3.1 Organismos experimentales

Para el estudio, se utilizaron 30 ejemplares de las especies *Litopenaeus setiferus, Farfantepenaeus brasiliensis y Litopenaeus vannamei,* con un peso promedio de 11±4 g, obtenidos del área de engorda de la UMDI, con excepción de los ejemplares de la especie *L. Setiferus* los cuales fueron colectados del medio silvestre de la laguna de Términus y sus zonas aledañas en el estado de Campeche. Una vez capturados, los organismos fueron trasladados en contenedores de plástico opaco con una capacidad de 100 L, a la UMDI. Una vez ahí, se llevó a cabo un proceso de aclimatación de los animales durante tres días a las condiciones de salinidad y temperatura que se manejan en el área experimental (**Figura 3.3**). Durante este periodo fue suplementada la alimentación de los camarones con calamar fresco para evitar pérdidas por canibalismo.



Figura 3.3. Camarones L. setiferus durante el proceso de aclimatación.

## **3.2 Condiciones experimentales**

Los individuos fueron alojados en jaulas individuales de 20X20X20cm dentro de cuatro contenedores de 100 L con un flujo continuo de 12 L/h para garantizar un recambio diario del 300% de agua marina a una salinidad de 35 g/L equipados con un sistema de aireación por cada contenedor y calentadores con termostato de 40 W para mantener una temperatura de 28°C (**Figura 3.4** y **3.5**). El fotoperiodo fue programado con 12 h luz: 12 h oscuridad con lámparas de luz blanca fluorescente de 60 W a una altura de 1 m de los contenedores, iniciando a las 09:00 h. Los contenedores se recubrieron con malla con una luz de 1 cm<sup>2</sup> para evitar el escape de los camarones.



Figura 3.4. Diseño de jaulas individuales.



Figura 3.5. Diseño de contenedores experimentales.

La alimentación de los organismos experimentales fue llevada a cabo con un alimento comercial balanceado de la marca Hills® con 35% de proteína cruda que fue suministrado diariamente con base en el 20% de la biomasa dividida en dos raciones (09:00 y 21:00 h).

La limpieza de los contenedores se realizó diariamente a las 20:00 h y consistió en el aspirado del fondo de los estanques a través de sifón.

Se llevó un registro diario de mudas en el cual se anotó la presencia de exuvias, así como los comportamientos o signos sugerentes de una próxima ecdisis (ayuno, cambio de coloración, disminución de la actividad, movimientos bruscos repentinos).

Una vez que el individuo haya realizado la ecdisis se consideró la duración de los estadios de muda de *Litopenaeus vannamei* para obtener tres ejemplares por cada estadio de muda.

#### 3.3 Matanza y procesamiento de los organismos

Una vez seleccionado el ejemplar, se midió con una regla graduada en centímetros, desde la punta del telson hasta la punta del rostrum y se pesó en una balanza analítica calibrada en miligramos (Ohaus Pioneer®). Posteriormente, se sumergió en agua marina a una temperatura de 3ºC por 15 min como método de matanza (**Figura 3.6** y **3.7**).



Figura 3.6. Determinación de la longitud del individuo



Figura 3.7. Determinación del peso del individuo

Después de la muerte del organismo se procedió a separar con pinzas de disección y de una sola intención, el caparazón que cubre el cefalotórax para exponer el hepatopáncreas. Posteriormente, este órgano se separó con pinzas sin dientes de ratón del intestino y el molino gástrico para pesarlo en una balanza analítica calibrada en 0.1 mg (Ohaus Pioneer ®); inmediatamente se colocó en un tubo Eppendorf previamente perforado para sumergirlo en un tanque de nitrógeno líquido a -195.8°C durante 5 min para almacenarlo dentro de bolsas plásticas resellables en un congelador industrial a una temperatura de -80°C.

## 3.4 Fotografías

Los urópodos del ejemplar se cortaron desde la base y se colocaron en un tubo de ensayo con agua marina filtrada a una temperatura de 4°C, para luego acomodarlos en un portaobjetos de vidrio con 4 gotas de agua del tubo a través de una pipeta Pasteur. Después se observaron a 40X en un microscopio óptico (CRXII ®) con cámara de 12 MP para fotografiar tres secciones de cada urópodo (parte distal, parte media y parte proximal), inmediatamente cada sección se fotografió a 100X. En el caso de la especie *L. setiferus* se utilizó un microscopio Nikon MSZ 1500 bajo los aumentos de 60X y 112.5X.

#### 3.5 Análisis enzimáticos

Para determinar la actividad enzimática de la tripsina y quimotripsina, los hepatopáncreas se homogenizaron en 500 mL de agua libre de pirógenos y se centrifugaron a 13,200 rpm a 4°C durante 20 min.

La actividad enzimática de la tripsina se determinó utilizando BAPNA (benzoilarginina- paranitro-anilida) (Sigma B7632) 100 mM como sustrato. Como amortiguador se utilizó una solución TRIS 0.1 M, pH 8. La tasa de hidrólisis del sustrato se midió por medio del incremento en la absorbancia en un espectrofotómetro Spectronic modelo 21D a 405 nm durante dos minutos, obteniéndose la diferencia en absorbancia entre el primer minuto y el segundo utilizando un coeficiente de extinción  $\varepsilon_{405}$ = 1.02 L/mol/cm (Método Geiger, 1988). Una unidad se definió como la actividad correspondiente a 1 mM de p-nitroanilina liberado en un minuto. La actividad de la quimotripsina se midió por el mismo método pero utilizando como sustrato el compuesto succinil-alalina-2-prolina-fenil-p-nitro-anilida (SAPPNA) (**Figura 3.8**).

Para la determinación de la proteína soluble del hepatopáncreas, se utilizó el método (Bradford, 1976) mediante el juego de reactivos Bio-Rad-500-0006. La concentración de proteína soluble se determinó a través de la acción de una solución ácida de color por medio de un cambio de coloración (azul de Coomassie), el cual se liga a los aminoácidos primariamente básicos y aromáticos, especialmente la arginina. Las muestras se leyeron después de 10 min con un filtro de 595 nm, después se colocaron 10 uL de una dilución 100X del extracto crudo de hepatopáncreas en un pozo de las microplacas por triplicado para cada muestra y posteriormente se añadieron 200 uL de la solución reactiva del juego de reactivos, se dejó incubar por 10 min y se leyó en un lector de la marca Biorad modelo 550 a 595 nm (**Figura 3.9**).







Figura 3.9. Determinación de la proteína soluble del hepatopáncreas.

## 3.5 Análisis estadístico:

El análisis estadístico de los datos se realizó en el programa R versión 3.4.0. Se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para determinar si existían diferencias significativas entre tratamientos y se empleó la prueba de comparación multiple de Bonferroni para determinar los grupos homogéneos. Para todas las pruebas, el valor de significacncia se estableció en P<0.05.

## 4 RESULTADOS:

## 4.1 Imágenes fotográficas:

Una vez, concluido el estudio, se obtuvieron alrededor de 2,500 imágenes fotográficas. De estas, se seleccionaron las fotografías que presentaban las características más representativas de cada estadio de muda y las de mejor nitidez. Cada imagen presenta una barra horizontal equivalente a un cm en la esquina inferior derecha. Las imágenes se encuentran señaladas por flechas de distintos colores: El color verde se destinó para los detalles de pigmentación de la epidermis, el rojo para las setas, el azul marino para los nodos setales, el amarillo para los conos setales, el color naranja para los surcos setales vestigiales, el color rosa para los detalles de la superficie epidérmica, el color negro para la cutícula, el color azul celeste para las setas en formación, y el color morado para el espacio entre la cutícula y la epidermis. En el siguiente esquema se ejemplifican las estructuras de los urópodos vistas al microscopio.



**Figura 4.0.** Estructuras del urópodo visto al microscopio 100X. 1) epidermis, 2) seta, 3) bárbulas, 4) nodo setal, 5) cono setal, 6) base setal, 7) nueva base setal, 8) cúspide secundaria, 9) seta nueva, 10) espacio entre la cutícula y la epidermis (Fernando Alberto González Mercado).

# 4.1.1 Camarón blanco del Golfo Litopenaeus setiferus

## 4.1.1.1 Estadio A (Postmuda temprana) :

En la **Figura 4.1** se puede observar una coloración marrón rojiza con una distribución irregular del pigmento, con zonas claras y oscuras.



Figura 4.1. L. setiferus estadio A parte distal del urópodo 60X.

Los nodos setales no se alcanzan a percibir ni en la **Figura 4.2** que presenta mayor aumento. La división entre la seta y la base setal es casi imperceptible en ambas fotografías. La cutícula no es apreciable a simple vista lo que le brinda una apariencia de fragilidad y desprotección al tejido. Al incrementar el aumento a 112.5X, se puede observar que las setas se encuentran repletas de una matriz setal de coloración anaranjada, la cual comienza a retraerse.



Figura 4.2. L. setiferus estadio A parte distal del urópodo 115.2X.
En la **Figura 4.3** y **4.4** se pueden observar los nodos setales recién formados, marcados de forma muy tenue a cada lado de las bases setales. Este aspecto se puede apreciar con mayor detalle en la **Figura 4.4**.



Figura 4.3. L. setiferus estadio A parte media del urópodo 60X.

El color de la epidermis es distinto en ambas fotografías, siendo de un color amarillo grisáceo con zonas oscuras en forma de estrella en la **Figura 4.3** y de color marrón rojizo intenso en la **Figura 4.4.** En ambas figuras es posible observar los remanentes del surco en donde se formaron las setas durante la premuda (D).

En la **Figura 4.4** se puede observar con mayor detalle la falta de división entre la seta y la base setal, además de la presencia de pequeñas vellosidades a lo largo de todas las setas conocidas como bárbulas, así también la matriz setal de color anaranjado dentro de cada una de las setas.



Figura 4.4. L. setiferus estadio A parte media del urópodo 112.5X.

En el área proximal del urópodo se observa tanto en la **Figura 4.5** como en la **Figura 4.6** una coloración azul grisácea con zonas de color marrón amarillento en forma de estrella donde se encuentra concentrado el pigmento en la epidermis (eumelanina).



Figura 4.5. L. setiferus estadio A parte proximal urópodo 60X.

Las setas son muy delgadas en comparación con las que se observan en la **Figura 4.3** y **4.4** además, la matriz setal no se logra percibir, ya que las setas presentan una coloración translucida. Los nodos setales son claramente visibles en ambos lados de la base setal tanto en la **Figura 4.5** como en la **Figura 4.6**, así como también comienza a notarse la división entre la seta y la base setal. En la **Figura 4.6** se logran observar con mejor detalle la presencia de bárbulas en cada una de las setas.



Figura 4.6. L. setiferus estadio A parte proximal del urópodo 112.5X.

#### 4.1.1.2 Estadio B1 (Postmuda tardía):

En la **Figura 4.7** y **4.8** se puede observar una coloración rojiza con zonas claras y oscuras donde se concentra el pigmento. Los nodos setales son visibles a cada lado de las bases setales.



Figura 4.7. L. setiferus estadio B1 parte distal del urópodo 60X.

La división entre la seta y la base setal se vuelve notoria así como también se puede observar en la **Figura 4.7** la retracción de la matriz setal de un color anaranjado brillante a la mitad de la longitud de las setas. Las bárbulas se logran distinguir con algo de dificultad en la **Figura 4.8**.



Figura 4.8. L. setiferus estadio B1 parte distal del urópodo 112.5X.

En la **Figura 4.9** se puede observar una epidermis de color marrón anaranjado con zonas de mayor pigmentación en forma de estrella. La división entre la seta y su base es evidente, así como también la presencia de los nodos setales.



Figura 4.9. L. setiferus estadio B1 parte media del urópodo 60X.

En la **Figura 4.10** se puede observar con mayor claridad el detalle de la división entre la seta y la base setal. Los nodos setales también se pueden observar aunque no desarrollados del todo, así también se puede observar que en algunas setas comienza a desarrollarse el cono setal. La epidermis es de un color amarillo grisáceo con zonas estrelladas de mayor pigmentación.



Figura 4.10. L. setiferus estadio B1 parte media del urópodo 112.5X.

En la parte proximal del urópodo se puede observar en la **Figura 4.11** y **4.12**, un mayor grado de desarrollo de los nodos setales, los cuales presentan una coloración gris oscuro que contrasta con el tejido epidérmico, así como también la concentración de la matriz setal hacia la base de la seta y el inicio de la formación de los conos setales, detalle que se puede percibir en la **Figura 4.12**.



Figura 4.11. L. setiferus estadio B1 parte proximal del urópodo 60X.

El tejido epidermico de ambas fotografias es de una coloracion amarillo grisaceo con máculas pigmentadas en forma de estrella.



Figura 4.12. L. setiferus estadio B1 parte proximal del urópodo 112.5X.

### 4.1.1.3 Estadio B2 (Postmuda tardía):

En la **Figura 4.13** se puede observar que hacia el centro es de un tono más pálido con máculas en forma de estrella.



Figura 4.13. L. setiferus estadio B2 parte distal del urópodo 60X.

En la **Figura 4.13** y **4.14** se puede apreciar la parte distal del urópodo, en donde se observa la formación de los conos setales en el extremo de las bases de las setas. Los nodos setales se notan más desarrollados que en el estadio anterior y el color de la epidermis en ambas figuras es de un rojo intenso hacia la periferia.



Figura 4.14. L. setiferus estadio B2 parte distal del urópodo 112.5X.

En la **Figura 4.15** se aprecia la parte media del urópodo en donde los conos setales se vuelven bastante evidentes en la unión entre la base setal y la seta. Así mismo se puede observar como la cutícula se vuelve un tanto más gruesa en comparación con los dos estadios anteriores.



Figura 4.15. L. setiferus estadio B2 parte media del urópodo 60X.

La epidermis es de una coloración amarillo grisáceo con máculas estrelladas de mayor pigmentación. En la **Figura 4.16** se observa con mayor detalle la aparición de los conos setales en el extremo de las bases de la seta, también se pueden observar con mayor nitidez las bárbulas que rodean la seta.



Figura 4.16. L. setiferus estadio B2 parte media del urópodo 112.5X.

En el área de proximal del urópodo representada por la **Figura 4.17** y **4.18**, se observan características similares a las de la parte media que son los conos setales presentes, así como el desarrollo casi total de los nodos setales. En ambas fotografías, la epidermis muestra una coloración similar de un amarillo grisáceo con máculas estrelladas en donde se concentra el pigmento.



Figura 4.17. L. setiferus estadio B2 parte proximal del urópodo 60X.

En la **Figura 4.18** se observan las bárbulas a lo largo de toda la periferia de las setas así como también se pueden ver los nodos y conos setales con mayor detalle.



Figura 4.18. L. setiferus estadio B2 parte proximal del urópodo 112.5X.

## 4.1.1.4 Estadio C (Intermuda):

En la **Figura 4.19** y **4.20** se puede observar el área media del urópodo en donde destaca la presencia de una cutícula completamente formada además de unos nodos setales totalmente desarrollados. La cutícula y la epidermis se encuentran unidas y esta presenta una coloración grisácea con máculas pigmentadas en forma de estrella.



Figura 4.19. L. setiferus estadio C parte media del urópodo 60X.

En la **Figura 4.20** se puede observar como las setas han retraído totalmente la matriz setal hacia el área donde se formó el cono setal, además se puede apreciar mejor la cutícula que es de una coloración más grisácea en comparación con la epidermis.



Figura 4.20. L. setiferus estadio C parte media del urópodo 112.5X.

En el área proximal del urópodo, se puede apreciar en la **Figura 4.21** características similares a las fotografías anteriores con los nodos setales completamente desarrollados así como una cutícula de mayor grosor.



Figura 4.21. L. setiferus estadio C parte proximal del urópodo 60X.

En la **Figura 4.22** se puede observar con mayor detalle la presencia de los conos setales, así como la falta de matriz setal dentro de las setas. La coloración en ambas fotografías es igual a las de la parte media del urópodo.



Figura 4.22. L. setiferus estadio C parte proximal del urópodo 112.5X.

### 4.1.1.5 Estadio D0 (Inicio de la premuda):

En la **Figura 4.23** se puede observar a la perfección una separación entre la cutícula y la epidermis del urópodo, a este fenómeno se le conoce como apólisis.



Figura 4.23. L. setiferus estadio D0 parte media del urópodo 60X.

Este detalle se puede apreciar mucho mejor en la **Figura 4.24**, donde se puede distinguir una coloración más clara en el área de las bases setales en comparación con el amarillo grisáceo de la epidermis. Además de presentar ese rasgo característico, también se observa la presencia de los conos y nodos setales perfectamente desarrollados.



Figura 4.24. L. setiferus estadio D0 parte media del urópodo 112.5X.

En la **Figura 4.25** se muestra la parte proximal del urópodo y se puede notar como las bases setales tienen una coloración más clara debido a la apólisis y retracción del tejido epidermal. La coloración de la epidermis es un gris amarillento con máculas oscuras en forma de estrella.



Figura 4.25. L. setiferus estadio D0 parte proximal del urópodo 60X.

En la **Figura 4.26** se observa que el grado de apólisis se incrementa considerablemente además de que comienza a invaginarse la epidermis dando como resultado una apariencia de ondulaciones alrededor de la superficie epidérmica, marcando así el final de la etapa D0.



Figura 4.26. L. setiferus estadio D0 parte proximal del urópodo 112.5X.

### 4.1.1.6 Estadio D1<sup>-</sup> (Premuda temprana):

En la **Figura 4.27** se puede observar la parte distal del urópodo con la epidermis de una coloración marrón rojiza, la cual se encuentra separada de la cutícula y presenta en su periferia múltiples invaginaciones dando como resultado una superficie con forma ondulada.



Figura 4.27. L. setiferus estadio D1' parte distal del urópodo 60X.

Este detalle se hace más evidente en la Figura 4.28 en donde incluso se puede apreciar que estas ondulaciones presentan un contorno translucido perfectamente delineado el cual no se observa bajo un aumento de 60X.



Figura 4.28. L. setiferus estadio D1´ parte distal del urópodo 112.5X.

En la **Figura 4.29** se observa como en algunas zonas se presenta un mayor grado de invaginación de la epidermis, mientras que en otras zonas el tejido se encuentra más plano. El espacio que existe entre la epidermis y la cutícula vieja es mayor que en el estadio anterior. La coloración de la epidermis es algo irregular con zonas de mayor y menor pigmentación.



Figura 4.29. L. setiferus estadio D1' parte media del urópodo 60X.

En la **Figura 4.30** se puede observar con mayor claridad el detalle de las invaginaciones en la superficie ondulada del tejido epidermal.



Figura 4.30. L. setiferus estadio D1' parte proximal del urópodo 112.5X.

### 4.1.1.7 Estadio D1<sup>"</sup> (Premuda temprana):

En la **Figura 4.31** y **4.32** se observa que en el área de distal del urópodo las ondulaciones han tomado una forma más definida e incluso comienzan a parecerse a las bases setales. Otro detalle importante que se puede apreciar es la formación de las nuevas setas las cuales se encuentran invaginadas dentro de la epidermis.



Figura 4.31. L. setiferus estadio D1<sup>''</sup> parte distal del urópodo 60X.

En la **Figura 4.32** se puede observar incluso como sobresalen indicios de la seta nueva a través de las nuevas bases setales. La coloración es igual a estadios anteriores, sin embargo puede apreciarse un ligero toque amarillento en los extremos de las nuevas bases setales.



Figura 4.32. L. setiferus estadio D1<sup>''</sup> parte distal del urópodo 112.5X.

En la **Figura 4.33** se puede observar la formación temprana de las nuevas bases setales, así como la invaginación dentro de la epidermis para la formación de las nuevas setas, detalle que se aprecia al observar el contraste de coloración entre el rojo marrón intenso de las nuevas setas, en comparación con el gris amarillento de la epidermis.



Figura 4.33. L. setiferus estadio D1 ' parte media del urópodo 60X.

En la **Figura 4.34** se aprecian con mejor detalle los surcos donde se forman las nuevas setas, además se puede notar como en las nuevas bases setales comienzan a formarse dos cúspides a cada lado de la base, lo que marca el fin del estadio D1<sup>--</sup>.



Figura 4.34. L. setiferus estadio D1''parte media del urópodo 112.5X.

En el área proximal del urópodo se puede apreciar en la **Figura 4.35** y **4.36** que la formación de las bases setales no es tan marcado como en el caso de la **Figura 4.33** y **4.34**.



Figura 4.35. L. setiferus estadio D1<sup>''</sup> parte proximal del urópodo 60X.

La coloración en ambas figuras se mantiene de un tono gris amarillento con máculas oscuras en forma de estrella, sin embargo, es posible apreciar la formación de las nuevas setas dentro de la epidermis en especial en la **Figura 4.36.** En ambas figuras, es posible observar que las setas se encuentran maltratadas, en especial en la **Figura 4.36**.



Figura 4.36. L. setiferus estadio D1<sup>''</sup> parte proximal del urópodo 112.5X.

### 4.1.1.8 Estadio D1<sup>('')</sup> (Premuda temprana):

En la **Figura 4.37** y **4.38** se muestra el área media del urópodo en donde se puede notar que la coloración de la epidermis es mucho más oscura y las máculas en forma de estrella son más abundantes.



Figura 4.37. L. setiferus estadio D1<sup>11</sup> parte media del urópodo 60X.

En cuanto a la superficie de la epidermis se puede ver que se han formado dos cúspides a cada lado de las nuevas bases setales, dándole la apariencia de molares, este detalle se puede apreciar mejor en la **Figura 4.38**, por otra parte, se pueden percibir las nuevas setas formándose dentro de la epidermis, así como también los extremos sobresalientes de estas mismas en el espacio entre la cutícula vieja y la epidermis.



Figura 4.38. L. setiferus estadio D1<sup>11</sup> parte media del urópodo 112.5X.

En la **Figura 4.39** se puede observar en el área proximal del urópodo la formación de cúspides secundarias a lado de cada base setal, sin embargo, estas no se ven tan evidentes como en la **Figura 4.37** y **4.38**. La coloración es de un gris amarillento con máculas marrón claro (eumelanina) en forma de estrella. Las setas se encuentra muy maltratadas e incluso hay más de una rota por la mitad.



Figura 4.39. L. setiferus estadio D1<sup>11</sup> parte proximal del urópodo 112.5X.

## 4.1.1.9 Estadio D2 (Premuda tardía):

En la **Figura 4.40** se pueden observar las nuevas setas debajo de la cutícula vieja la cual se muestra un tanto frágil y con varias setas rotas. El espacio entre la cutícula vieja y el urópodo es muy amplio y da la apariencia de que dentro de ese exoesqueleto se encuentra un nuevo urópodo.



Figura 4.40. L. setiferus estadio D2 parte proximal del urópodo 112.5X.

### 4.1.1.10 Exuvia:

En la **Figura 4.41** y **4.42**, se puede apreciar el exoesqueleto viejo recién mudado. Se puede observar que este se encuentra completamente vacío presentando solamente remanentes de tejido epidérmico que no pudo desprenderse correctamente (Flecha verde amarillenta).



Figura 4.41. L. setiferus exuvia parte distal del urópodo 60X.

En general, la cutícula se nota un tanto frágil y varias setas se encuentran dañadas o rotas.



Figura 4.42. L. setiferus exuvia parte media del urópodo 60X.

# 4.1.2 Camarón rojo del Caribe Farfantepenaeus brasiliensis

## 4.1.2.1 Estadio A (Postmuda temprana) :

En la **Figura 4.43** se muestra la parte distal del urópodo, en donde se puede observar una coloración marrón purpura irregular en la epidermis. Las setas y sus bases presentan una coloración anaranjada intensa. La separación entre la seta y la base no es evidente y los nodos setales se encuentran poco desarrollados.



Figura 4.43. F. brasiliensis estadio A parte distal del urópodo 40X.

En la **Figura 4.44** se observa que los nodos setales no se han desarrollado aún. Las setas y sus bases presentan un color naranja y la división entre estas no es clara. Se puede observar que la matriz setal comienza a retraerse hasta la mitad de la seta. La epidermis presenta una coloración marrón purpura con zonas claras y máculas oscuras en forma de estrella.



Figura 4.44. F. brasiliensis estadio A parte distal del urópodo 100X.

En la **Figura 4.45** se puede apreciar más el detalle de las bárbulas que recubren la periferia setal. La unión entre la seta y su base no se encuentra dividida y los nodos setales no se logran distinguir. Las setas presentan un color rosa mientras que sus bases son de color ámbar. La epidermis presenta un color gris claro con máculas en forma de estrella con colores que van del negro a el rojo purpura.



Figura 4.45. F. brasiliensis estadio A parte media del urópodo 100X.

## 4.1.2.2 Estadio B1 (Postmuda tardía) :

En la **Figura 4.46** se observa la parte distal del urópodo. Las setas presentan un color ámbar al igual que sus bases, presentando una clara división entre ellas. La matriz setal se encuentra retraída hasta la mitad de la seta y se muestra de un color anaranjado. Los nodos setales son difíciles de distinguir y se muestran alargados. La epidermis es de un color gris purpura con zonas ámbar.



Figura 4.46. F. brasiliensis estadio B1 parte distal del urópodo 40X.

En la **Figura 4.47** se puede apreciar la división entre la seta y su base, estas presentan una coloración ámbar más clara. Los nodos setales son difíciles de distinguir ya que la periferia de la epidermis es de un color marrón.



Figura 4.47. F. brasiliensis estadio B1 parte media del urópodo 40X.

En la **Figura 4.48** se perciben mejor los nodos setales así como el detalle de las bárbulas. En algunas bases se comienza a notar la formación de los conos setales. Ambas imágenes presentan una coloración gris clara con múltiples máculas en forma de estrella de coloración marrón (eumelanina).



Figura 4.48. F. brasiliensis estadio B1 parte media del urópodo 100X.

En la **Figura 4.49** se observan con total claridad la presencia de los nodos setales, así como la formación temprana de los conos setales la coloración de la epidermis, es de un gris amarillento con múltiples máculas con forma de estrella.



Figura 4.49. F. brasiliensis estadio B1 parte proximal del urópodo 40X.

### 4.1.2.3 Estadio B2 (Postmuda tardía) :

En la **Figura 4.50**, se observa que los conos setales aparecen en el extremo distal de la seta. Estos presentan una coloración rojiza oscura. Las setas muestran una coloración anaranjada intensa y el detalle de las bárbulas se aprecia con claridad. Por otra parte, se pueden detectar con facilidad los nodos setales de un color ocre a cada lado de la base setal. La epidermis es de un color marrón grisáceo que contrasta con el color ámbar de las bases setales.



Figura 4.50. F. brasiliensis estadio B2 parte distal del urópodo 100X.

En la **Figura 4.51** se pueden observar los conos setales de una coloración ámbar pálida, además se puede notar la retracción casi completa de la matriz setal los nodos setales se muestran alargados y de una coloración similar a la de los conos setales.



En la **Figura 4.52** se observa la formación temprana de los conos setales junto a la base de las setas, estos presentan una coloración grisácea que contrasta con el ámbar pálido de las setas. Los nodos setales se encuentran presentes, con un tono amarillo grisáceo similar al que presenta la base setal, ocasionando que su identificación sea más complicada.



Figura 4.52. F. brasiliensis estadio B2 parte media del urópodo 100X.

En la **Figura 4.53** se aprecia la formación temprana de los conos setales, así como la retracción de la matriz setal en la mayoría de las setas. Los nodos setales son evidentes y presentan un color gris que contrasta con el color ámbar pálido de la epidermis del urópodo.



Figura 4.53. F. brasiliensis estadio B2 parte proximal del urópodo 40X.

### 4.1.2.4 Estadio C (Intermuda):

En la **Figura 4.54**, se muestra la parte distal de un urópodo que presenta una cutícula perfectamente desarrollada de un color ámbar que contrasta con el color rojizo de la epidermis. Los nodos setales se distinguen perfectamente a pesar de tener un color similar al que presenta la cutícula. Se pueden apreciar vagamente los conos setales y las bárbulas de las setas se distinguen a la perfección.



Figura 4.54. F. brasiliensis estadio C parte distal del urópodo 100X.

En la **Figura 4.55**, se observan mejor los conos setales. Estos presentan una coloración ámbar lo que los hace resaltar con el color rojo de las setas. La cutícula se observa desarrollada de un color ámbar, sin embargo, los nodos setales no se distinguen fácilmente ya que presentan una coloración ámbar muy similar al resto de las bases setales.



Figura 4.55. F. brasiliensis estadio C parte media del urópodo 40X.

En la **Figura 4.56**, se puede apreciar perfectamente el detalle de los conos setales, también se puede ver que las setas se encuentran huecas y que toda esa matriz setal ha migrado hacia los conos setales. Los nodos setales se pueden distinguir mejor ya que presentan un tono más luminoso que el resto de la cutícula.



Figura 4.56. F. brasiliensis estadio C parte media del urópodo 100X.

En la **Figura 4.57** se muestra la parte proximal del urópodo y a simple vista se puede observar el tejido epidérmico perfectamente embebido en la cutícula. Los conos setales se ven de una coloración translucida y los nodos setales de un gris verdoso con el centro de color ámbar.



Figura 4.57. F. brasiliensis estadio C parte proximal del urópodo 40X.

En la **Figura 4.58**, se puede observar un acercamiento, donde se aprecian los detalles antes mencionados, sin embargo, en la parte inferior de la foto se puede notar como la apólisis y del tejido epidérmico comienza a llevarse a cabo, lo que nos indica que el animal está entrando en la siguiente etapa del ciclo.



Figura 4.58. F. brasiliensis estadio C parte proximal del urópodo 100X.

## 4.1.2.5 Estadio D0 (Inicio de la premuda):

En la **Figura 4.59** se puede observar en la parte distal del urópodo un espacio evidente entre la cutícula y la epidermis. Esta última se muestra de una coloración irregular de rojo intenso, marrón rojizo y blanco. La superficie epidérmica se encuentra ligeramente sinuosa sin llegar a presentar las ondulaciones del estadio D1'.



Figura 4.59. F. brasiliensis estadio D0 parte distal del urópodo 40X.

En la **Figura 4.60** se muestra un acercamiento, en el cual se puede vislumbrar el espacio, así como los detalles de la cutícula. Esta última tiene un color ámbar que dificulta la visualización de los nodos setales, los cuales tienen una forma alargada. Así también, se logran distinguir las bárbulas y los conos setales.



Figura 4.60. F. brasiliensis estadio D0 parte distal del urópodo 100X.

En la **Figura 4.61**, se observa claramente como el tejido epidérmico se separa de la cutícula, formando un espacio pequeño que da la apariencia de ser una línea clara que contrasta con el color café de la epidermis y el gris de la cutícula. Los detalles como los nodos y conos setales se distinguen a la perfección, así como también se puede ver el interior vacío de las setas.



Figura 4.61. F. brasiliensis estadio D0 parte media del urópodo 40X.

En la **Figura 4.62** se puede apreciar más esta separación, la cual nos muestra una epidermis desprendida completamente de la cutícula, además de presentar una superficie relativamente lisa.



Figura 4.62. F. brasiliensis estadio D0 parte media del urópodo 100X

En la parte proximal del urópodo se puede observar en la **Figura 4.63** una apólisis que no ha sido del todo completada, ya que el espacio entre la cutícula y la epidermis se muestra en un tono más amarillento en comparación con la **Figura 4.62**.



Figura 4.63. F. brasiliensis estadio D0 parte proximal del urópodo 40X.

## 4.1.2.6 Estadio D1<sup>-</sup> (Premuda temprana):

En la **Figura 4.64** se puede apreciar como la epidermis se invagina formando ondulaciones alrededor de la epidermis, la cual se muestra de un color rojo obscuro. El espacio entre esta y la cutícula es evidente. La cutícula se presenta una coloración ámbar y los detalles como los nodos y conos setales se distinguen con facilidad.



Figura 4.64. F. brasiliensis estadio D1' parte distal del urópodo 100X.

En la **Figura 4.65** se observa la superficie de la epidermis con menor grado de invaginación comparado con la **Figura 4.64**. La coloración de la epidermis es de un color terracota intenso en la superficie y un color gris amarillento con máculas en forma de estrella hacia el centro.



Figura 4.65. F. brasiliensis estadio D1' parte media del urópodo 40X.

En la **Figura 4.66** se muestra un acercamiento en donde se pueden ver las estructuras cuticulares con gran detalle. Los nodos setales se observan un tanto alargados y de una coloración ámbar más intensa a la del resto de la cutícula. Las setas se observan huecas y contrastan en coloración con los conos setales los cuales poseen un color más oscuro. La epidermis se muestra de un color terracota intenso y se pueden observar más las ondulaciones en la superficie.



Figura 4.66. F. brasiliensis estadio D1' parte media del urópodo 100X.

En la **Figura 4.67** se observa con dificultad las ondulaciones en la superficie de la epidermis. Los nodos setales se muestran de color gris plomo y poseen una forma muy redonda. Los conos setales se observan al igual que el interior hueco de las setas. El espacio entre la epidermis y la cutícula es evidente y ahí se observa con dificultad un contorno translucido que delinea las ondulaciones de la epidermis.



Figura 4.67. F. brasiliensis estadio D1' parte proximal del urópodo 100X.

### 4.1.1.7 Estadio D1<sup>"</sup> (Premuda temprana):

En la **Figura 4.68** se puede observar cómo se empiezan a formar las nuevas setas en el interior de la epidermis del urópodo. Las puntas de estas sobresalen hacia el espacio entre la cutícula y la epidermis. Las ondulaciones toman una forma más definida, similares a las nuevas bases setales.



Figura 4.68. F. brasiliensis estadio D1<sup>11</sup> parte distal del urópodo 100X.

En la **Figura 4.69**, se observa como las ondulaciones han tomado una forma más definida, con una coloración ámbar intensa. La epidermis es de un color marrón rojizo hacia la periferia y blanco amarillento con máculas negras hacia el centro. Es evidente la formación de las nuevas setas en el interior de la epidermis. El espacio entre la cutícula y la superficie epidérmica es claramente visible e incluso se notan las puntas de las nuevas setas que sobresalen de la epidermis.



Figura 4.69. F. brasiliensis estadio D1" parte media del urópodo 40X.
En la **Figura 4.70** se observa con detalle la superficie de la epidermis, las ondulaciones formadas comienzan a adquirir un gran parecido con las bases setales de la cutícula e incluso algunas de las estas comienzan a mostrar cúspides a los lados, lo que indica que está pasando al siguiente estadio del desarrollo.



Figura 4.70. F. brasiliensis estadio D1" parte media del urópodo 100X.

#### 4.1.2.8 Estadio D1<sup>('')</sup> (Premuda temprana):

En la **Figura 4.71**, se observa la formación de cúspides secundarias a cada lado de las nuevas bases setales. Es evidente la presencia de la nuevas setas formadas dentro del tejido epidérmico. Así como también se observan las puntas de las setas que sobresalen de la superficie epidérmica.



Figura 4.71. F. brasiliensis estadio D1 // parte distal del urópodo 100X.

En la **Figura 4.72**, se observa a lo largo de la superficie epidérmica, las nuevas bases setales, estas le dan una apariencia de molares debido a la formación de cúspides secundarias durante esta fase. Los surcos donde se forman las nuevas setas son visibles, así como también las puntas de las nuevas setas en el espacio entre la cutícula y la epidermis. La coloración es de un gris amarillento que cambia a un tono más rojizo hacia la periferia del tejido epidérmico.



Figura 4.72. F. brasiliensis estadio D1 '' parte media del urópodo 40X.

En la **Figura 4.73**, se aprecia mejor el detalle de las cúspides secundarias que le dan a la superficie epidérmica la apariencia de molares, así como también los surcos en donde se forman las nuevas setas. incluso es posible observar el desarrollo de las nuevas bárbulas que recubren todo el perímetro de las setas. El espacio entre la cutícula y la epidermis es bastante notorio y en él se observan las puntas de las nuevas setas.



Figura 4.73. F. brasiliensis estadio D1" parte media del urópodo 100X.

En la **Figura 4.74**, se observa como en el área proximal del urópodo también se lleva a cabo la formación de estos molares en la superficie de la epidermis, sin embargo, el espacio entre la cutícula y la epidermis se ve un poco reducido y no se alcanzan a distinguir las nuevas setas. La cutícula se observa algo frágil, opaca y con zonas melanizadas.



Figura 4.74. F. brasiliensis estadio D1 " parte proximal del urópodo 40X.

#### 4.1.2.9 Estadio D2 (Premuda tardía):

En la **Figura 4.75**, se observa como las setas se encuentran perfectamente formadas dentro del exoesqueleto viejo e incluso se puede notar como estas se encuentran dobladas y sobrepuestas unas con otras. La superficie epidérmica presenta una apariencia de molares, similar al estadio anterior. La coloración de la epidermis es rosa grisáceo con máculas en forma de estrella. El espacio entre la cutícula y la epidermis es evidente. La cutícula se nota frágil e incluso hay partes donde la coloración ámbar pasa a un gris translucido.



Figura 4.75. F. brasiliensis estadio D2 parte media urópodo 40X.

En la **Figura 4.76**, se observa un acercamiento en donde se pueden vislumbrar las setas nuevas dobladas dentro del exoesqueleto viejo que se muestra opaco impidiendo la visualización de otras estructuras.



Figura 4.76. F. brasiliensis estadio D2 parte media del urópodo 100X.

## 4.1.3 Camarón blanco del Pacífico Litopenaeus vannamei

### 4.1.3.1 Estadio A (Postmuda temprana):

En la **Figura 4.77** se observa una epidermis de coloración roja que tiene la apariencia de carecer de cutícula. Las setas se encuentran llenas de una matriz setal de color rosa intenso, la separación entre estas y su base no es evidente. Los nodos setales se observan poco desarrollados y contrastan por su coloración gris del resto de la epidermis.



Figura 4.77. L. vannamei estadio A parte distal del urópodo 100X.

En la **Figura 4.78** se pueden ver con dificultad los vestigios de los surcos, en donde se formaron las setas, estos son de un color rojizo que contrasta con el gris con máculas negras en forma de estrella. Las setas se encuentran repletas de matriz setal y no presentan una división clara con sus bases.



Figura 4.78. L. vannamei estadio A parte media del urópodo 40X.

En la **Figura 4.79**, se pueden apreciar los nodos setales poco desarrollados de un color gris opaco a cada lado de las bases setales. La coloración de la epidermis es de un gris pálido con máculas marrón rojizo. Las setas se observan repletas de matriz setal color rosa pálido, además de que se pueden apreciar las bárbulas recubriendo toda la seta. Se alcanzan percibir de manera muy tenue los vestigios de la formación de las setas dentro de la epidermis.



Figura 4.79. L. vannamei estadio A parte media del urópodo 100X.

### 4.1.3.2 Estadio B1 (Postmuda tardía):

En la **Figura 4.80** se observa una epidermis de color rojo intenso en la periferia y blanco grisáceo con manchas en forma de estrella en el centro. En la parte roja se ven los vestigios de la formación de las setas. Los nodos setales se pueden percibir a simple vista, así como también la separación entre la seta y su base.



Figura 4.80. L. vannamei estadio B1 parte distal del urópodo 40X.

En la **Figura 4.81** se puede apreciar la división entre la seta y su base. Se puede observar claramente una dualidad de colores en las setas, lo que indica que comienza la retracción de la matriz setal, que llega hasta la mitad de las setas. Los nodos setales se pueden apreciar subdesarrollados, de un color marrón y de una forma ovoide.



Figura 4.81. L. vannamei estadio B1 parte distal del urópodo 100X.

En la **Figura 4.82** se puede apreciar en la epidermis una coloración amarilla grisácea con máculas negras en forma de estrella. Aún se pueden percibir en esta los surcos en donde se formaron las setas. Los nodos setales se observan un poco más desarrollados. La retracción de la matriz setal no se aprecia con facilidad. En algunas setas es posible observar la división clara entre la base setal y la seta, sin embargo en otras este detalle no es observable.



Figura 4.82. L. vannamei estadio B1 parte media del urópodo 100X.

En la **Figura 4.83**, se puede apreciar muy claramente los detalles de las bárbulas que recubren las setas. Estas se pueden ver llenas de matriz setal de un color rosa pálido que contrasta con el amarillo grisáceo del resto de la epidermis. Los nodos setales se observan bien definidos, pequeños y de un color gris, la separación entre la seta y su base se puede notar con dificultad.



Figura 4.83. L. vannamei estadio B1 parte media del urópodo 100X.

En la **Figura 4.84**, se puede observar una coloración gris con máculas rojas y negras. La retracción de la matriz setal es visible en algunas setas así como también se observan indicios de la formación temprana de los conos setales.



Figura 4.84. L. vannamei estadio B1 parte proximal del urópodo 40X.

En la **Figura 4.85** se puede observar a detalle la retracción casi total de la matriz setal en algunas setas. También se puede observar que en algunas setas comienza la formación temprana de los conos setales. La división entre la seta y la base setal es notoria.



Figura 4.85. L. vannamei estadio B1 parte proximal del urópodo 100X.

### 4.1.3.3 Estadio B2 (Postmuda tardía):

En la **Figura 4.86**, se puede observar la presencia de conos setales en la unión de cada una de las setas con su base setal. Los nodos setales se ven de un color gris amarillento que contrasta con la coloración roja de la epidermis. Las bases setales presentan una coloración más clara en comparación al resto de la epidermis.



Figura 4.86. L. vannamei estadio B2 parte distal del urópodo 100X.

En la **Figura 4.87** se pueden observar conos setales en proceso de desarrollo en la unión entre las setas y las bases setales. Los nodos setales se observan a cada lado de las bases setales. Aún se pueden vislumbrar de una coloración rojiza las zonas donde se formaron las setas en el interior de la epidermis.



Figura 4.87. L. vannamei estadio B2 parte media del urópodo 40X.

En la **Figura 4.88** se pueden apreciar los conos setales formados y las setas con la mayor parte de la matriz setal retraída. Los nodos setales se encuentran formados a la perfección y presentan una coloración gris plomo que contrasta con el amarillo grisáceo con máculas rojas de la epidermis. Las bárbulas se pueden apreciar con nitidez a lo largo de todo el perímetro de la seta.



Figura 4.88. L. vannamei estadio B2 parte media del urópodo 100X.

En la **Figura 4.89**, se observan los conos setales formados parcialmente, así como la retracción incompleta de la matriz setal. La coloración de la epidermis es ámbar grisáceo con máculas rojas y negras en forma de estrella. Los nodos setales se observan de un color verde grisáceo y con una forma renal. Dando la apariencia de no estar desarrollados del todo.



Figura 4.89. L. vannamei estadio B2 parte proximal del urópodo 100X.

### 4.1.3.4 Estadio C (Intermuda):

En la **Figura 4.90** se observa la cutícula perfectamente formada de un color ámbar pálido que contrasta con el rojo marrón del tejido epidérmico. Este se encuentra parcialmente embebido en la cutícula, sin embargo, se puede notar como inicia el proceso de apólisis en la parte distal del urópodo, lo que indica que se encuentra en un estado de transición al estadio D0.



Figura 4.90. L. vannamei estadio C parte distal del urópodo 40X.

En la **Figura 4.91** se puede ver la cutícula perfectamente formada de un color gris azuloso. La epidermis se encuentra perfectamente unida a la cutícula y presenta en su periferia una coloración más intensa en relación al amarillo grisáceo del resto del tejido epidérmico. Los nodos setales se pueden distinguir a la perfección, ya que presentan una coloración más oscura del resto de la cutícula.



Figura 4.91. L. vannamei estadio C parte media del urópodo 40X.

En la **Figura 4.92**, se puede ver con claridad la cutícula perfectamente formada de un color amarillo grisáceo intenso con gris pálido, así como también los nodos setales a cada lado de las bases setales.



Figura 4.92. L. vannamei estadio C parte media del urópodo 100X.

En la **Figura 4.93** se alcanza a observar la retracción completa de la matriz y el interior hueco de las setas. En términos generales, la imagen se observa de una coloración gris pálida resaltando solamente los nodos setales que presentan un color más oscuro.



Figura 4.93. L. vannamei estadio C parte proximal del urópodo 100X.

### 4.1.3.5 Estadio D0 (Inicio de la premuda):

En la **Figura 4.94**, se puede observar una división entre la cutícula y la epidermis, dejando un espacio entre ambas capas. Las setas se observan frágiles y muchas de ellas se encuentran rotas. La cutícula se encuentra totalmente desarrollada y presenta una coloración amarillo grisáceo. La epidermis se muestra de color gris arena con pequeñas manchas rojas y negras, en la periferia de color rojo ladrillo.



Figura 4.94. L. vannamei estadio D0 parte distal del urópodo 40X.

En la **Figura 4.95** se puede observar la apólisis entre la cutícula y la epidermis, dando como resultado un espacio entre ambas capas. La epidermis muestra una coloración amarillo grisáceo con múltiples máculas rojas y negras en forma de estrella. La cutícula se encuentra desarrollada completamente y se observan los nodos y conos setales.



Figura 4.95. L. vannamei estadio D0 parte media del urópodo 40X.

En la **Figura 4.96**, se aprecia con mayor detalle la separación entre la cutícula y la epidermis, esta última presenta una superficie lisa y una coloración grisácea con máculas negras en forma de estrella. Los nodos setales se observan perfectamente desarrollados, así como también los conos setales. Las setas se encuentran vacías con toda su matriz setal retraída. El detalle de las bárbulas se puede apreciar con total claridad en todas las setas.



Figura 4.96. L. vannamei estadio D0 parte media del urópodo 100X.

En la **Figura 4.97**, es más evidente el espacio entre la cutícula y la epidermis. Se puede apreciar como la superficie epidérmica comienza a formar pequeñas ondulaciones irregulares, marcando así el final del estadio D0. La cutícula se observa de color gris con algunas zonas más oscuras. Los nodos y conos setales se encuentran completamente desarrollados.



Figura 4.97. L. vannamei estadio D0 parte proximal del urópodo 40X.

### 4.1.3.6 Estadio D1<sup>-</sup> (Premuda temprana):

En la **Figura 4.98** se observa la epidermis con una superficie irregular con la apariencia de ondulaciones. La coloración de ésta varía siendo más roja hacia distal y de un color grisáceo con múltiples máculas rojas y negras hacia proximal. Es posible observar en la parte distal de la epidermis, el inicio de la formación de las setas hacia el interior del tejido epidérmico. La cutícula se observa algo frágil con muchas de las setas rotas y de un color más oscuro.



Figura 4.98. L. vannamei estadio D1´ parte distal del urópodo 40X.

En la **Figura 4.99** se aprecia el detalle de la superficie epidérmica ondulada. Esta es de un color rosado con máculas rojas en forma de estrella con filamentos que se prolongan a lo largo de toda la epidermis, dándole una apariencia reticular. El espacio entre la epidermis y la cutícula es bastante evidente.



Figura 4.99. L. vannamei estadio D1' parte distal del urópodo 100X.

En la **Figura 4.100**, se observa con claridad el espacio entre la cutícula y la epidermis, esta última presenta una superficie ligeramente ondulada y una coloración grisácea con una tendencia más marrón hacia la periferia, donde incluso las máculas comienzan a difuminarse siendo más difícil su visualización. La cutícula se observa completamente desarrollada de un color grisáceo opaco.



Figura 4.100. L. vannamei estadio D1' parte media del urópodo 40X.

En la **Figura 4.101** se aprecia con más detalle la superficie ondulada, esta comienza a invaginarse creando los surcos en donde se llevará a cabo la formación de las nuevas setas. La coloración es grisácea con máculas negras en forma de estrella. La cutícula se encuentra completamente desprendida de la epidermis. Los detalles cuticulares se observan con bastante nitidez, siendo posible observar con detalle las bárbulas que rodean toda la periferia de las setas.



Figura 4.101. L. vannamei estadio D1' parte media del urópodo 100X.

En la **Figura 4.102**, se observan características similares a las vistas en el área media del urópodo. La superficie epidérmica se encuentra ondulada y el espacio entre la cutícula y la epidermis es evidente, aunque este es menor al observado en fotografías anteriores. La cutícula se observa frágil y opaca y la mayoría de las setas presenta sus puntas rotas.



Figura 4.102. L. vannamei estadio D1´ parte proximal del urópodo 40X.

#### 4.1.3.7 Estadio D1<sup>''</sup> (Premuda temprana):

En la **Figura 4.103**, se puede observar como las ondulaciones de la epidermis toman una forma más definida e incluso comienzan a parecerse a las bases setales. Se observa el inicio la formación de las nuevas setas dentro del tejido epidérmico. Estas se ven de un color rojizo intenso que contrasta con el color marrón grisáceo de la periferia de la epidermis. La cutícula se observa grisácea con las setas de color rojo intenso, estas últimas se observan rotas y frágiles.



Figura 4.103. L. vannamei estadio D1" parte media del urópodo 40X.

En la **Figura 4.104**, se observa un acercamiento en donde es posible apreciar con mayor detalle la formación de las nuevas setas en el interior de la epidermis. También, se puede observar como las puntas de las setas sobresalen en el espacio existente entre la cutícula y la epidermis.



Figura 4.104. L. vannamei estadio D1" parte media del urópodo 100X.

En la **Figura 4.105**, se observa como la superficie epidérmica comienza a parecerse a las nuevas bases setales. Comienzan a formarse las nuevas setas en el interior del tejido epidérmico. La cutícula se observa frágil de color grisáceo translúcido y se encuentra separada de la epidermis formando un evidente espacio separando ambos tejidos.



Figura 4.105. L. vannamei estadio D1" parte proximal del urópodo 100X.

#### 4.1.3.8 Estadio D1<sup>('')</sup> (Premuda temprana):

En la **Figura 4.106**, se observa en la superficie de la epidermis la formación de cúspides secundarias a cada lado de las ondulaciones principales, dándole apariencia de molares. La formación de las setas continúa y se puede ver como alcanzan una mayor penetración hacia el interior del tejido epidérmico. La coloración epidermal es gris con máculas negras en forma de estrella. El espacio entre la epidermis y la cutícula es evidente.



Figura 4.106. L. vannamei estadio D1" parte media del urópodo 40X.

En la **Figura 4.107**, se muestra un acercamiento en donde se pueden apreciar mejor las cúspides secundarias que le dan la forma molar a la superficie epidérmica. En los surcos donde se forman las nuevas setas es posible observar la formación de las bárbulas que recubren las setas.



Figura 4.107. L. vannamei estadio D1" parte media del urópodo 100X.

En la **Figura 4.108**, se observa como las nuevas setas comienzan a adquirir una coloración más rojiza. La superficie epidérmica es similar a la vista en la **Figura 4.105**, sin embargo, las cúspides secundarias no son tan evidentes.



Figura 4.108. L. vannamei estadio D1 " parte proximal del urópodo 40X.

En la **Figura 4.109**, se muestra una imagen similar a la **Figura 4.107** siendo únicamente distinta la forma de los nodos setales, ya que se observan más pequeños y redondos característica propia de la parte proximal del urópodo. Las setas se pueden observar completamente vacías y recubiertas por bárbulas.



Figura 4.109. L. vannamei estadio D1 ''' parte proximal del urópodo 100X.

### 4.1.3.9 Estadio D2 (Premuda tardía):

En la **Figura 4.110**, se observa un estado transicional entre D1<sup>111</sup> y D2. Se puede apreciar como las nuevas setas se encuentran completamente desarrolladas e incluso se alcanzan a ver las bárbulas dentro del surco setal. A cada lado de las nuevas bases setales se observan indicios de formacion de los nuevos nodos setales.



Figura 4.110. L. vannamei estadio D1" - D2 parte media del urópodo 100X.

En la **Figura 4.111**, se observan las setas completamente formadas de un color rojo intenso, muchas de estas se pueden ver evertidas debajo del viejo exoesqueleto. Tambien se puede apreciar la formación temprana de los nodos setales.



Figura 4.111. L. vannamei estadio D2 parte distal del urópodo 40X.

En la **Figura 4.112**, se tiene una imagen opaca, sin embargo, se puede ver como las setas se encuentran completamente desarrolladas y sobrepuestas entre si. La superficie de la epidermis presenta las nuevas bases setales desarrolladas a la perfeccion, dando la apariencia de que el animal esta próximo a la exuviación.



Figura 4.112. L. vannamei estadio D2 parte media del urópodo 100X.

## 4.2 Estudio Enzimático:

Cuadro 4.1: Resultados de proteína total del hepatopáncreas (mg/ml).					
Estadio	L. setiferus	F. brasiliensis	L. vannamei		
А	13.58 ± 5.68 <sup>a</sup>	14.04 <sup>a</sup>	13.84 ± 5.18 <sup>a</sup>		
B1	10.72 ± 4.85 <sup>a</sup>	15.92 ± 4.78 <sup>a</sup>	18.23 ± 4.44 <sup>a</sup>		
B2	10.48 ± 5.36 <sup>a</sup>	13.35 ± 9.73 <sup>a</sup>	20.34 ± 6.60 <sup> a</sup>		
С	16.13 ± 4.35 <sup>a</sup>	19.86 ± 4.87 <sup>a</sup>	15.46 ± 4.14 <sup>a</sup>		
D0	15.09 ± 3.52 <sup>a</sup>	19.85 ± 4.51 <sup>a</sup>	20.31 ± 5.48 <sup> a</sup>		
D1´	13.15 ± 1.62 <sup>b</sup>	21.16 ± 4.03 <sup>a</sup>	19.85 ± 5.42 <sup>ab</sup>		
D1″	15.34 ± 8.98 <sup>ª</sup>	7.89 <sup>a</sup>	17.73 ± 1.93 <sup>a</sup>		
D1‴	26.48 <sup>a</sup>	21.03 ± 2.98 <sup>a</sup>	22.63 ± 2.54 <sup>a</sup>		
D2	5.84 <sup>a</sup>	13.24 <sup>a</sup>	18.17 ± 1.23 <sup>a</sup>		

## 4.2.1 Proteína soluble total

\*. Renglones con literales iguales no presentan diferencias significativas entre tratamientos (p<0.05).

Los resultados de proteína soluble muestran que en la especie *L. setiferus* el valor más alto se obtuvo durante el estadio D1<sup>···</sup> y el más bajo con el estadio D2, en la especie *F. brasiliensis* el valor más alto durante el estadio D1<sup>·</sup> y el más bajo con el estadio D1<sup>··</sup> y en la especie *L. vannamei* el valor más alto durante el estadio D1<sup>··</sup> y el más bajo con el estadio A.

En los estadios A, B1, B2, C, D0, D1<sup>''</sup>, D1<sup>'''</sup> y D2 no se encontraron diferencias significativas entre las especies.

En el estadio D1´ se registró una diferencia significativa entre las especies *L. setiferus* y *F. brasiliensis* (P< 0.05), donde la mayor concentración de proteína soluble en mg/ml fue de la especie *F. brasiliensis.* 

Cuadro 4.2: Resultados de actividad enzimática de tripsina (mU/mg de						
proteína).						
Estadi	L. setiferus	F. brasiliensis	L. vannamei			
0						
A	15.21 ± 5.56 <sup>a</sup>	7.73 <sup>a</sup>	7.93 ± 3.71 <sup>a</sup>			
B1	15.55 ± 6.35 <sup>a</sup>	7.1 ± 2.71 <sup>a</sup>	13.29 ± 3.89 <sup>a</sup>			
B2	17.35 ± 6.54 <sup>a</sup>	$6.07 \pm 0.09^{a}$	12.36 ± 2.02 <sup>a</sup>			
С	$9.48 \pm 5.41^{ab}$	5.46 ± 1.35 <sup>b</sup>	14.11 ± 6.67 <sup>a</sup>			
D0	12.81 ± 3.48 <sup>a</sup>	9.4 ± 1.04 <sup>a</sup>	12.81 ± 2.90 <sup>a</sup>			
D1′	14.01 ± 4.88 <sup>a</sup>	11.41 ± 4.98 <sup>a</sup>	19.02 ± 14.13 <sup>a</sup>			
D1″	10.69 ± 4.49 <sup>a</sup>	4.27 <sup>a</sup>	12.25 ± 5.38 <sup>a</sup>			
D1	7.54 <sup>a</sup>	$7.53 \pm 0.92^{a}$	$11.29 \pm 3.43^{a}$			
D2	21.31 <sup>a</sup>	3.01 <sup>a</sup>	11.29 ± 3.79 <sup>a</sup>			

## 4.2.2 Actividad enzimática de tripsina

\*. Renglones con literales iguales no presentan diferencias significativas entre tratamientos (p<0.05).

Los resultados de actividad enzimática de tripsina muestran que en la especie *L. setiferus* se obtuvo el valor más alto durante el estadio D2 y el más bajo en el estadio C, en la especie *F. brasiliensis* el valor más alto durante el estadio D1´ y el más bajo en el estadio C y en la especie *L. vannamei* se obtuvo el valor más alto durante el estadio D1´ y el más bajo en el estadio D1´ y el más bajo en el estadio D1´ y el más bajo en el estadio A.

En los estadios A, B1, B2, D0, D1', D1'', D1''' y D2 no se encontraron diferencias significativas entre las especies.

En el estadio C se registró una diferencia significativa entre las especies *L. vannamei* y *F. brasiliensis* (P< 0.05), donde la mayor actividad enzimática de tripsina en mU/mg de proteína fue de la especie *L. vannamei*.

Cuadro 4.3: Resultados de actividad enzimática de quimotripsina (mU/mg de						
proteína).						
Estadio	L. setiferus	F. brasiliensis	L. vannamei			
A	100.31 ± 46.45 <sup>a</sup>	31.9 <sup>ª</sup>	87.34 ± 4.38 <sup>a</sup>			
B1	165.35 ± 142.02 <sup>a</sup>	33.15 ± 14.24 <sup>a</sup>	74.99 ± 22.92 <sup>a</sup>			
B2	127.74 ± 85.48 <sup>a</sup>	46.1 ± 22.35 <sup>a</sup>	80.75 ± 43.29 <sup>a</sup>			
С	84.16 ± 35.49 <sup>ab</sup>	$29.83 \pm 9.89^{b}$	119.68 ± 47.45 <sup>a</sup>			
D0	96.91 ± 32.32 <sup>a</sup>	39.00 ± 28.58 <sup>a</sup>	86.46 ± 35.04 <sup>a</sup>			
D1´	82.07 ± 14.65 <sup>ab</sup>	$33.35 \pm 8.95^{b}$	122.67 ± 27.66 <sup>a</sup>			
D1″	74.48 ± 12.27 <sup>a</sup>	33.93 <sup>a</sup>	56.47 ± 16.81 <sup>a</sup>			
D1	46.74 <sup>a</sup>	19.54 ± 3.72 <sup>a</sup>	76.77 ± 31.69 <sup>a</sup>			
D2	80.8 <sup>a</sup>	22.69 <sup>a</sup>	87.00 ± 44.35 <sup>a</sup>			

## 4.2.2 Actividad enzimática de quimotripsina

\*. Renglones con literales iguales no presentan diferencias significativas entre tratamientos (p<0.05).

Los resultados de actividad enzimática de quimotripsina muestran que en la especie *L. setiferus* se obtuvo el valor más alto durante el estadio B1 y el más bajo en el estadio D1<sup>(()</sup>, en la especie *F.brasiliensis* el valor más alto durante el estadio D0 y el más bajo en el estadio D1<sup>(()</sup> y en la especie *L. vannamei* se obtuvo el valor más alto durante el estadio D1<sup>(()</sup> y el más bajo en el estadio D1<sup>(()</sup>.

En los estadios A, B1, B2, D0, D1<sup>''</sup>, D1<sup>'''</sup> y D2 no se encontraron diferencias significativas entre las especies.

En el estadio C se registró una diferencia significativa entre *L. vannamei* y *F. brasiliensis* (P< 0.05), donde la mayor actividad enzimática de quimotripsina en mU/mg de proteína fue de la especie *L. vannamei*.

En el estadio D1´ se registró una diferencia significativa entre *L. vannamei* y *F. brasiliensis* (P< 0.05), donde la mayor actividad enzimática de quimotripsina en mU/mg de proteína fue de la especie *L. vannamei.* 

Es pertinente mencionar que en los casos en donde solo hubo un valor era imposible aplicar cualquier análisis.

# 5 DISCUSIÓN:

En el presente trabajo, en cuanto a las fotografías obtenidas, se pueden observar en cada uno de los distintos estadios (A, B1, B2, C, D0, D1', D1'', D1''', D2) las características descritas con anterioridad por Drach,<sup>34</sup> 1939 y otros autores.<sup>25,29,33,46</sup>

En el estadio A se observó que en todos los organismos seleccionados tenían características similares, carentes de cutícula y poco desarrolladas en todas las especies estudiadas, sin embargo, hubo pequeñas diferencias entre especies relacionadas con el desarrollo de ciertas estructuras. En las especies *L. setiferus* y *F. brasiliensis* los nodos setales no fueron visibles durante este estadio, sin embargo, no fue el caso para la especie *L. vannamei,* donde se encontraban presentes e incluso se observaron en uno de los organismos que se encontraba en la fase D2 como se observa en la **Figura 4.110**, lo que hace pensar que el desarrollo de las estructuras del urópodo es más veloz en esta especie.

En el estadio B1, se observó un mayor grado de desarrollo siendo lo más notable la presencia de los nodos setales recién formados, la división entre la seta y su base. Entre las especies estudiadas no se observaron grandes diferencias, sin embargo, la excepción fue *F. brasiliensis* donde fue difícil de observar la formación de los nodos setales debido a que estos presentaban una coloración ámbar que dificultaba su visualización al microscopio e incluso en estadios posteriores (B2 y C).

En el estadio B2, se pudo observar la formación de los conos setales entre la seta y la base setal, así como también la retracción total de la matriz setal. Entre especies la única diferencia observada fue la dificultad para visualizar los nodos setales en la especie *F. brasiliensis* mencionada con anterioridad.

En el estadio C se observó una cutícula (exoesqueleto) completamente desarrollada y adherida a la perfección al tejido epidérmico en las tres especies. Algo curioso que sucedió en todas las especies, principalmente en *F. brasiliensis* 

fue observar que en la parte distal de los urópodos, el proceso de apólisis había comenzado, cambio característico del estadio D0, sin embargo, el resto del tejido epidérmico del urópodo se encontraba perfectamente adherido a la cutícula lo que indicaba que el individuo estaba en el estadio C del ciclo de muda. Esto hace pensar que la muda es un proceso dinámico que ocurre a diferentes velocidades según la parte del cuerpo, siendo las partes distales las primeras en experimentar estos cambios.

Entre especies, la diferencia más notable es el color de la cutícula, esta es de un color grisáceo en las especies *L. setiferus* y *L. vannamei*, mientras que en la especie *F. brasiliensis* es de un color ámbar pálido.

En el estadio D0 se observó como característica principal en todas las especies, una separación dejando un espacio entre el tejido epidérmico y la cutícula. En su mayoría, la superficie del tejido epidérmico se mostraba liso, aunque en algunas ocasiones, se encontraban zonas dentro del mismo urópodo que tenían una apariencia ligeramente ondulada similar al subestadio D1, sin embargo, no se encontraba lo suficientemente desarrollado para entrar en la siguiente categoría.

En el estadio D1 fue dividido en los subestadios D1', D1'' y D1''' se pudo observar un desarrollo progresivo del tejido epidérmico y la formación de las nuevas setas dentro de la epidermis. Durante el subestadio D1', la superficie epidérmica se encuentra completamente despegada de la cutícula y se torna ondulada dándole un aspecto aserrado. También es evidente como comienza a pigmentarse la periferia de la epidermis. Posteriormente, en el subestadio D1'' comienza a apreciarse el inicio de la formación de las setas, estas tienen la apariencia de surcos que se invaginan hacia el interior del tejido. Esta característica es más evidente en las fotografías obtenidas en la especie *L. vannamei*, por último en el subestadio D1'''se puede ver como la superficie previamente ondulada adquiere cúspides secundarias a cada lado de la cúspide principal, lo que le da una apariencia de molares. Esta característica se puede apreciar más en las fotografías obtenidas de la especie *L. setiferus* y es casi imperceptible para *F. brasiliensis* durante esta etapa. Algo importante que sucedió en más de una ocasión fue el hecho de encontrar características de un subestadio en tres de los urópodos y características del siguiente subestadio en el urópodo contiguo, así también hubo casos en los que dentro del mismo urópodo se encontraban características de más de un subestadio, lo que indica que el proceso de muda no es estático y por lo tanto hay ocasiones en los que es difícil determinar el subestadio correcto. En el caso de esta investigación cuando se presentaban estos casos, se catalogaba al espécimen en el subestadio con el que compartía más características.

En el estadio D2 se obtuvieron fotografías con una calidad de imagen menor a las del resto de los estadios de muda, esto en gran medida a que el grado de apólisis y desgaste de la vieja cutícula dificulta la observación de las estructuras dentro de la cutícula. Así también, fue el estadio más difícil de obtener puesto que la mayoría de los organismos muestreados resultaban estar en el subestadio D1<sup>'''</sup> o terminaban mudando antes de lo esperado dando como resultado un organismo en el estadio de muda A. En la especie *L. vannamei* se obtuvo una fotografía en la que se pueden observar los nodos setales ligeramente desarrollados, este detalle es curioso, ya que por lo general estos se desarrollan posteriormente durante el estadio B1, por lo que no coincide con lo establecido en estudios anteriores.<sup>35,29,33,34,46</sup>

En las pruebas de proteína soluble y actividad enzimática específica de tripsina y quimotripsina que se realizaron, se puede observar que en general los niveles de proteína son similares en las tres especies, siendo *L. setiferus* la que presenta valores más bajos. En cuanto a las enzimas tripsina y quimotripsina, las especies *L. setiferus* y *L. vannamei* presentan en la totalidad de los casos, una actividad enzimática específica mucho mayor que *F. brasiliensis*, en especial con la enzima quimotripsina. A diferencia de lo que se tenía contemplado, la enzima tripsina en todas las ocasiones similar a lo que menciona Muhlia<sup>50</sup>, y Giménez.<sup>59</sup> Los resultados del estudio enzimático obtenidos para la especie *L. vannamei*, se ajustan a lo que se tenía esperado,<sup>28,62</sup> principalmente porque *L. vannamei* es una

especie adecuada al cautiverio, sin embargo, para las especie silvestres *L. setiferus* y *F. brasiliensis* muestran un comportamiento diferente, en especial con la actividad enzimática de la tripsina durante el estadio C, similar a lo mencionado por Giménez.<sup>57</sup> Esto pudo deberse principalmente al estrés durante la limpieza diaria y a los periodos de ayuno realizados por *L. setiferus*.

En el estudio estadístico que se realizó, se puede observar que aparentemente no existen diferencias estadísticas entre los estadios (totales) ni entre los estadios en cada especie, similar a lo obtenido en la investigación realizada por Fernández Giménez, <sup>57</sup> con la especie *Pleoticus muelleri*. Esto pudo deberse a un sin fin de factores, siendo el ayuno, el estrés y la disparidad en las tallas de los individuos los que probablemente pudieron influir de manera significativa en los resultados obtenidos durante el estudio.<sup>27,45,59</sup> A lo anterior, también se le debe sumar el hecho de que el número de organismos muestreados era reducido, siendo de tan solo tres individuos por estadio de muda, lo que incrementa el riesgo de obtener un sesgo en los resultados producto de algún factor que no haya podido ser controlado.

Aunque existen investigaciones previas que han trabajado con el mismo número de organismos,<sup>48,64</sup> es mucho más seguro realizar pruebas estadísticas con muestras de mayor tamaño, estas se acercan más a la realidad, permiten tener más datos y disminuir el riesgo de obtener un solo valor por estadio. Esto sucedió durante el experimento lo que hizo imposible poder aplicar cualquier análisis estadístico en algunas ocasiones, lo que terminó por influir directamente en los resultados obtenidos. Por estas razones, sería conveniente realizar investigaciones futuras enfocándose en una especie a la vez teniendo un mayor número de individuos como en otras investigaciones.<sup>27,28,48,50,57,61,63,64</sup>

El camarón blanco del Pacífico *L. vannamei* es una especie prácticamente domesticada que está perfectamente adecuada al alimento comercial, así como a la vida en cautiverio, a diferencia de las otras dos especies con las que se trabajó en esta investigación. Esto puede verse reflejado estadísticamente, ya que el análisis determinó que si se encuentran diferencias entre las especies de acuerdo

con sus estadios y enzimas, siendo la especie que más defiere *L. vannamei* que se encontró en todos los casos donde hubo diferencia, principalmente durante el estadio C, lo que cobra gran importancia ya que múltiples autores mencionan que es necesario homogenizar los grupos de estudio en el mismo estadio, siendo la intermuda (estadio C) el que parece ser la mejor opción porque representa un periodo de estabilidad fisiológica, principalmente cuando se está trabajando con enzimas digestivas.<sup>45,47,48,53,54,58,63</sup>

La muda es un proceso fisiológico fascinante que involucra múltiples factores tanto externos como internos. La alimentación, el ciclo circadiano y las condiciones ambientales juegan un papel muy importante en la expresión de este evento.<sup>27-28,35</sup>

Es por eso que diversos autores han realizado numerosas investigaciones acerca del tema, mostrando especial interés en la especie *L. vannamei*,<sup>28,45-52</sup> siendo contadas las investigaciones realizadas en otras especies,<sup>52-66</sup> esto se debe principalmente a que el *L. vannamei* se adapta con gran facilidad al cautiverio, e incluso se podría considerar que se encuentra en vías de domesticación.<sup>10-11</sup> No obstante es una realidad que existen muchas otras especies de camarones peneidos y algunas de ellas podrían ser excelentes alternativas de cultivo.<sup>10</sup>

Es una realidad, que actualmente el camarón blanco del Pacifico es la mejor opción si se quiere instalar una unidad de producción,<sup>10</sup> sin embargo, hay que tener en cuenta que muchas veces esta especie se cultiva en zonas donde no se distribuye naturalmente. Debido a lo anterior, en caso de suscitarse la liberación accidental al ambiente, esta especie podría competir con las especies nativas de camarón e incluso podría ser un vector o transmisor de enfermedades exóticas pudiendo afectar a las poblaciones endémicas silvestres de camarón, dañando irreparablemente las redes tróficas del ecosistema marino, lo que se traduce en un impacto negativo hacia las pesquerías de la zona. Por esta razón, es importante llevar a cabo investigaciones teniendo como sujeto de estudio a las especies nativas que muestren tener potencial para el cultivo en cautiverio.

Para el caso de este trabajo se estudiaron además del camarón blanco del pacifico *L. vannamei,* las especies *L. setiferus* y *F. brasiliensis*.

Las 3 especies de camarón presentan características morfológicas similares, siendo la especie *F. brasiliensis* la que sobresale por presentar una coloración rojiza pasando por tonos marrones y rosas en comparación con las otras 2 especies que son de un color grisáceo translucido, siendo *L. setiferus* de un tono más azulado.

Por otro lado, las 3 especies muestran diferencias en cuanto a su comportamiento y adaptación al cautiverio. El camarón blanco del Pacífico *L. vannamei*, al ser una especie que se encuentra en vías de domesticación se adapta perfecto al cautiverio, como era de esperarse estos individuos no presentaron problemas para aceptar el alimento comercial; además su temperamento fue tranquilo lo que facilitó las tareas diarias de limpieza, así como el manejo de los ejemplares, sin embargo, durante la prueba se presentó la disminución del flujo de agua que limitó el suministro que alimentaba los contenedores experimentales, causando la muerte de 3 organismos por la baja de oxígeno.

El camarón blanco del Golfo *L. setiferus* presentó un temperamento tranquilo y dócil y se adapto fácilmente a los manejos de limpieza y alimentación, así como a las condiciones de confinamiento, sin embargo, fue muy difícil que estos organismos se adaptaran al alimento comercial, lo que resultó en periodos de ayunos prolongados. Este problema se resolvió con la adición de calamar fresco a la dieta, lo que ayudó a estimular el apetito de los animales mientras se adaptaban al alimento comercial. No se reportaron mortalidades durante el periodo de prueba, sin embargo, hubo numerosas mortalidades antes de que iniciara la prueba durante el periodo de aclimatación a las condiciones de salinidad y temperatura de las instalaciones.

El camarón rojo del Caribe *F. brasiliensis* es una especie sumamente nerviosa y muy susceptible al estrés, durante la prueba, los organismos tendían a escalar las paredes de la jaula y a brincar muy enérgicamente, lo que dificulto bastante las tareas de limpieza y alimentación, ya que, ante cualquier interacción con el animal,

este sucumbía a una muerte por estrés. Esta especie se acondicionó con facilidad al alimento comercial, sin embargo, la mayor parte de la alimentación se llevó a cabo durante los periodos de obscuridad, lo que sugiere que este animal posee hábitos nocturnos a diferencia de las otras dos especies que se alimentaban durante todo el día. En muchas ocasiones se desperdiciaba el alimento y el contenedor se ensuciaba con mayor frecuencia.

Los periodos de muda entre individuos de la misma especie no eran regulares, teniendo así organismos que mudaban con mucha rapidez y otras que doblaban el periodo entre mudas con respecto a sus congéneres, lo que coincide con lo visto en la investigación de Cadena,1999.<sup>27</sup>

Durante la prueba hubo varias mortalidades, en especial durante las rutinas diarias de limpieza y durante las noches, cuando los organismos se fugaban de los contenedores, incluso con las tapas puestas.

Las jaulas cumplieron su cometido al permitir separar a los organismos de manera individual sin alterar la hidrodinámica y las características físico-químicas del agua, sin embargo, estas también complicaron un poco la actividad de limpieza diaria mediante el aspirado del fondo de los contenedores, ya que en muchas ocasiones esto terminaba estresando a los organismos en especial con la especie *F. brasiliensis* que en más de una ocasión sucumbió a la muerte por estrés. Otro problema derivado de las jaulas fue que las puntas de los urópodos se maltrataban con el roce de la malla, en especial durante los estadios D0 al D2, probablemente por la apólisis de la cutícula,<sup>29-33</sup> por lo que en muchas ocasiones el área distal no era viable para tomar fotografías.

## **6 CONCLUSIONES**

- Al termino de este trabajo fue posible caracterizar y describir todos los estadios del ciclo de muda para las tres especies estudiadas, mediante la obtención de 112 imágenes fotográficas de alta resolución, de la región distal, media y proximal de los urópodos. 42 fotografías corresponden a la especie *L. setiferus*, 34 fotografías corresponden a la especie *F. brasiliensis* y 36 fotografías a la especie *L. vannamei*.
- Cada una de las fotografías cuenta con una descripción detallada que explica las estructuras características y los cambios que ocurren durante cada uno estas fases. Esto permite determinar los atributos propios de cada uno de los estadios de muda, de modo que cada uno se distinga claramente del resto.
- Fue posible determinar los niveles de proteína soluble total del hepatopáncreas y la actividad enzimática específica de tripsina y quimotripsina para cada uno de los diferentes estadios para las tres especies de camarón.
- Se compararon estadísticamente los estadios B1, B2, C, D0 y D1 en donde se ve reflejada una clara diferencia entre la especie *L. vannamei* con respecto a F. brasiliensis.

# 7 REFERENCIAS:

1.- Castell, R. Diccionario enciclopédico Hachette. Vol. Tomo I. Barcelona: Ediciones Castell, 1981.

2.- Ang, G., ed. Gran diccionario del saber humano. Vol. 1. México, D.F.: Readers Digest, 1992.

3.- RAE. "Acuicultura." Dle.rae.es. 2014 [Internet]. [Citado 20 Septiembre de 2017]. http://dle.rae.es/?id=0ezYDi4.

4.- Martínez-Córdoba, L. R. Et al "Camaronicultura mexicana y mundial: ¿actividad sustentable o industria contaminante?" Revista Internacional de Contaminación Ambiental 25 [Internet] 2009. [Citado 15 de Septiembre de 2017.] Disponible en: http://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S0188-49992009000300006&script=sci\_artte xt&tlng=en.

5.- FAO. SOFIA 2018 (El estado mundial de la pesca y la acuicultura 2018). [Internet] [Citado 26 de noviembre de 2018]. Disponible en: http://www.fao.org/state-of-fisheries-aquaculture/es.

6.- Norzagaray Campos M, Muñoz Sevilla P, Sánchez Velasco L, Capurro Filograsso L, Llánes Cárdenas O. Acuacultura: estado actual y retos de la investigación en México. Revista AquaTIC [Internet]. 2012 [Citado 4 de enero de 2018];no 37:20-25. Disponible en:

http://www.revistaaquatic.com/aquatic/pdf/ 37\_4.pdf.

7.- ROJAS TORRES, M. Establecimiento, Diseño y Manejo de Granjas Camaroneras.. Tesis de Licenciatura (IAZ). Universidad Autónoma Agraria "Antonio Narro". [Internet] 2003. [Citado 20 de septiembre de 2017] Disponible en: http://repositorio.uaaan.mx:8080/xmlui/bitstream/handle/123456789/6150/T13891 %20ROJAS%20TORRES%2C%20MARLENE%20%20%20TESIS.pdf?sequence= 1.

8.- IBARRA GÁMEZ J. Historia de las Enfermedades en el Cultivo de Camarón en el Noreste de México [Internet]. 2018 [Citado 6 de enero de 2018]. Disponible en: http://www.cesaibc.org/sitio/archivos/6%20Principales%20enfermedades%20en%2 0cultivo%20de%20camaron\_1410151529.pdf.

9.- DEMOS S. La Jornada: Producción de camarón se recupera del síndrome de muerte temprana [Internet]. La Jornada. 2015 [Citado 5 de enero de 2018]. Disponible en: http://www.jornada.unam.mx/2015/08/10/sociedad/036n1soc.

10.- GBC Group, Biotech Consulting. "Camarón." Red de Genómica, Pesca y Acuacultura para la Innovación. [Internet] 2013. [Citado 20 de septiembre de 2017]. Disponible en: http://www.gbcbiotech.com/genomicaypesca/especies/ crustaceos/c amaron.html.
11.- Martínez Córdova, L R. Cultivo de camarones peneidos: principios y prácticas. México: AGT Edit., 1999. Pp 23, 27,29,33 146.

12.- Araneda, G., F. A. Ortíz De Ora. "Crecimiento en encierros del camarón rosa del Caribe Penaeus (*Farfantepenaeus*) *brasiliensis* (Latreille, 1817) en la Laguna de Chakmuchuk, Quintana Roo, México; Growth in small pens of the Caribbean pink shrimp *Penaeus* (*Farfantepenaeus*) *brasiliensis* (Latreille, 1817) on the Chakmuchuk Lagoon, Quintana Roo, Mexico." Aquatics Commons, 12865th ser., no. 2 [Internet] (1999): 574-87. [Citado 20 de septiembre de 2017]. Disponible en: http://aquaticcommons.org/12865/1/gcfi\_45-44.pdf.

13.- FAO. "Species Fact Sheets *Penaeus brasiliensis* (Latreille, 1817)." FAO Fisheries & Aquaculture - Aquatic species. [Internet] 2017. [Citado 20 de septiembre de 2017]. Disponible en: http://www.fao.org/fishery/species/3407/en.

14.- FAO, M. Tavares. "The living marine resources of the Western Central Atlantic. Volume 1: Introduc- tion, molluscs, crustaceans, hagfishes, sharks, batoid fishes, and chimaeras." Edited by K. E. Carpenter. FAO Species Identification Guide for Fishery Purposes and American Society of Ichthyol- ogists and Herpetologists Special Publication No 5, ISBN 92-5-104825-8, 1[Internet] (2002): 263-78. [Citado 20 de septiembre de 2017]. Disponible en: ftp://ftp.fao.org/docrep/fao/009/y4160e/y4160e18.pdf.

15.- Cervigón, F. Guía de campo de las especies comerciales marinas y de aguas salobres de la costa septentrional de Suramérica. Roma: FAO, [Internet] 1992. [Citado 20 de septiembre de 2017]. Disponible en: https://books.google.com.mx/books?id=hshQKhnBs7kC&pg=PR10IA2&lpg=PR10I A2&dq=penaeusbrasiliensis&source=bl&ots=jRlcwMTMmo&sig=clTuaEh4ejoauetq ptXdjvo1HI&hl=es419&sa=X&ved=0ahUKEwjQ27Xv6fzVAhWCeCYKHadKDY84C hDoAQgdMAE#v=onepage&q=penaeus%20brasiliensis&f=false.

16.- Publicaciones SIAP 2017 (Atlas Agroalimentario 2017) [Internet]. 2017 [Citado 9 enero 2018]. Disponible en:

http://nube.siap.gob.mx/gobmx\_publicaciones\_siap/pag/2017/AtlasAgroalimentario -2017.

17.- Norzagaray Campos, M., P. Muñoz Sevilla, L. Sánchez Velasco, and L. Apurro Filograsso. "Acuacultura: estado actual y retos de la investigación en México." Revista AquaTIC, ISSN 1578-4541, 37[Internet] (2012): 20-25 [Citado 20 de septiembre de 2017]. Disponible en: http://www.revistaaquatic.com/aquatic/pdf/37\_4.pdf.

18.- Ibarra Gámez, José Cuauhtémoc. Historia de las Enfermedades en el Cultivo de Camarón en el Noreste de México (VII Simposio Internacional De Sanidad E Inocuidad Acuícola). Ebook. Ensenada (Baja California): SENASICA. [Internet] 2015 [Citado 20 de septiembre de 2017]. Disponible en: http://www.cesaibc.org/sitio/archivos/6%20Principales%20enfermedades%20en%2 0cultivo%20de%20camaron\_141015152309.pdf.

19.- S.A. de C.V. DEMOS. "La Jornada: Producción De Camarón Se Recupera Del Síndrome De Muerte Temprana". La Jornada. [Internet] 2015. [Citado 20 de septiembre de 2017]. Disponible en: http://www.jornada.unam.mx/2015/08/10 /sociedad/036n1soc.

20.- Moncada P. L. Puntos de Control en la Fabricación de Alimentos Balanceados Para la Acuicultura. Universidad Autónoma de Nuevo León [Internet]. 2018 [Citado 8 enero 2018];Avances en Nutrición Acuícola III (VIII tecnología ):543-555. Disponible en:

http://www.uanl.mx/utilerias/ nutricion\_acuicola/III/archivos/8.pdf.

21.- Galicia A. Uso del cártamo en alimentos para acuicultura en México [Internet]. http://pcti.mx. 2016 [Citado 5 Octubre 2017]. Disponible en: http://pcti.mx/articulos/ item/uso-del-cartamo-en-alimentos-para-acuicultura-en-mexico.

22.- Martínez Córdova L, Martínez Porchas M. Pasado, Presente y Futuro de los Alimento y la Alimentación en la Acuacultura de Peces y Camarones. In: Martínez Córdova L, Martínez Porchas M, Cortés Jacinto E, ed. by. Alimentos y Estrategias De Alimentación Para Una Acuacultura Sustentable. 1st ed. México DF: AGT Editor; 2015. p. 3-10.

23.- Lovell T. Nutrition and feeding of fish. 3rd ed. [Place of publication not identified]: Springer; 2012.

24.- Bellmann H, Maier G, Castellá Fernández G. Arácnidos, crustáceos y miriápodos. 1st ed. Barcelona: Blume; 1994.

25.- Bautista C. Crustáceos (tecnologia de cultivo). 2nd ed. Madrid: Mundi-Prensa;) Wickins J, Lee D. Crustacean Farming. 1st ed. New York, NY: John Wiley & Sons; 1992.

26.-Araujo R. El ciclo lunar y retención de sulfitos con relación a la textura del exoesqueleto en *Litopenaeus vannamei*. [Internet] 2000. [Citado 20 de septiembre de 2017]. Disponible en:

http://bdigital.zamorano.edu/bitstream/11036/2713/1/CPA-2000-T008.pdf.

27.-Cadena E, Molina C. Relación entre el ciclo de muda y la actividad de las enzimas digestivas y su efecto en a tasa de alimentación y crecimiento del juvenil *Penaeus vannamei*. [Licenciatura]. Escuela Superior Politécnica del Litoral; [Internet] 1999. Disponible en:

https://www.dspace.espol.edu.ec/bitstream/123456789/1557/1/3086.pdf.

28.- Molina C, Cadena E, Orellana F. Alimentación de camarones en relación a la actividad enzimática como una respuesta natural al ritmo circadiano y ciclo de muda. Avances en Nutrición Acuícola V Memorias del V Simposium Internacional de Nutrición Acuícola [Internet]. 2000 [Citado 10 de enero de 2018];:358-380. Disponible en:

http://universidad.uanl.mx/utilerias/nutricion\_acuicola/V/archiv os/cmolina.pdf.

29.- Cuzón G, Bourgeois B. Determination des Stades D'intermue chez *Macrabrachium rosenbergii (caridae)* et *Penaeus meguiensis (peneidae)*. AQUACOP 1975 (sin publicar) Tahití. :1-10.

30.- Petriella A, Boschi E. Crecimiento en crustáceos decápodos: resultados de investigaciones realizadas en Argentina. Investigaciones marinas [Internet]. 1997;25 [Citado 10 de enero de 2018]. Disponible en: http://www.scielo.cl/pdf/imar /v25/art10.pdf.

31.- Palacios Fest M. La jaiba (Biologia y Manejo). 1st ed. México CdMx: AGT Editor; 2002. Pp 30-33.

32.- De Oliveira Cesar J, Zhao B, Malecha S, Ako H, Yang J. Morphological and biochemical changes in the muscle of the marine shrimp *Litopenaeus vannamei* during the molt cycle. Aquaculture [Internet]. 2006 [Citado 8 de Diciembre de 2017];261(2):688-694. Disponible en: https://www.researchgate.net/publication /222318899\_Morphological\_and\_biochemical\_changes\_in\_the\_muscle\_of\_the\_ma rine\_shrimp\_Litopenaeus\_vannamei\_during\_the\_molt\_cycle.

33.- Schafe H, FAO. E/14 The Determination of Some Stages of the Molting Cycle of *Penaeus duorarum*, bt Microscopic Examination of the Setae of the Endopodites of Pleopods [Internet]. Proceeding of the World Scientific Conference on the Biology and Culture of Shrimps and Prawns. 1968 [Citado Septiembre 2017]. Disponible en: http://www.fao.org/docrep/005/ac740t/AC740T21.htm.

34.- Bliss D, Abele L, Vernberg F, Vernberg W, Mantel L, Atwood H et al. The Biology of Crustacea: Volume 9: Integument, Pigments and Hormonal Processes. New York: Academic Press; 1982.

35.- Wickins J, Lee D. Crustacean Farming. 1st ed. New York, NY: John Wiley & Sons; 1992.

36.- Cruz Suárez L. Digestión en camarón y su relación con formulación y fabricación de alimentos balanceados. Avances en Nutrición Acuícola III (Memorias del Tercer Simposium Internacional de Nutrición Acuícola), [Internet]. 2005 [Citado 10 de enero de 2018];Vol. III.:205-275. 2017. Disponible en: http://eprints.uanl.mx/8350/1/4.pdf.

37.- S.A. Fisiología Digestiva de Crusáceos. Acuiculturacema's Blog (web log), [Internet] 2010. [Citado 20 de septiembre de 2017]. Disponible en: https://acuiculturacemawordpress.com.https://acuiculturacema.files.wordpress.com /2010/08/12-fisiologia-digestiva-de-crustaceos.pptx.

38.- Espinosa de los Monteros J, Labarta U. Nutrición en acuicultura. Vol. 1. Madrid: Comisión asesora de investigación científica y técnica; 1987.

39.- Ceccaldi H. Anatomy and physiology of digestive tract of Crustaceans Decapods reared in aquaculture. AQUACOP: Adcances in Tropical Aquaculture (Actes de colloques Ifremer, Tahiti, French Polynesia) [Internet]. 1989 [Citado de febrero2018];26(9):pp. 243-259.: Disponible en: http://archimer.ifremer.fr/doc/1989 /ac te-1486.pdf.

40. Acevedo J.C. Metabolismo de Los Carbohidratos [Internet]. Scribd. 2018 [Citado 29 de octubre de 2018]. Disponible en: https://es.scribd.com/doc/55956527/ Metabolismo -de-Los-Carbohidratos.

41.- Jennings J. Feeding, digestion and assimilation in animals. 2nd ed. London: Macmillan St Martn's Press; 1972.

42.- Lloyd L, McDonald B, Crampton E. Fundamentals of Nutrition. 2nd ed. San Francisco: W.H. Freeman and Company; 1978.

43.- Guillaume J, Kaushik s, Bergot P, Métailler R. Nutrition and Feeding of Fish and Crustaceans. Chichester (UK); 2001.

44.- Espinosa de los Monteros J, Labarta U, de la Higuera M. Nutrición en acuicultura II. [Madrid]: CAICYT; 1987.

45.- Sainz Hernández J, Cordova Murueta J. Activity of trypsin from *Litopenaeus vannamei.* Aquaculture [Internet]. 2009 [Citado 5 de Septiembre de 2017];290(3-4):190-195. Disponible en: http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S004 4848609001938.

46.- Corteel M, Dantas-Lima J, Wille M, Alday-Sanz V, Pensaert M, Sorgeloos P et al. Moult cycle of laboratory-raised *Penaeus* (*Litopenaeus*) *vannamei* and *P. monodon*. Aquaculture International [Internet]. 2011 [Citado 5 Septiembre de 2017];20(1):13-18. Disponible en: https://www.researchgate.net/publication/25108 4436\_Moult \_cycle\_of\_laboratory-raised\_Penaeus\_Litopenaeus\_vannamei\_and\_P\_monodon.

47.- Molina C, Escobar V, Gamboa- Delgado J, Cadena E, Orellana F. Estrategia de alimentación de acuerdo a la demanda fisiológica del juvenil *Litopenaeus vannamei*. [Internet]. 2016 [Citado 10 de enero de 2018]. Disponible en: https://www.researchgate.net/publication/267716411\_Estrategia\_de\_Alimentacion \_de\_Acuerdo\_a\_la\_Demanda\_Fisiologica\_del\_Juvenil\_Litopenaeus\_vannamei\_Bo one.

48.- Rivera Pérez C. Lipasas Digestivas del camarón blanco *Penaeus vannamei* [Licenciatura]. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C; [Internet] 2007. [Citado 20 de septiembre de 2017]. Disponible en: http://dspace.cibnor.mx:8080/bitstream/handle/123456789/176/rivera\_c.pdf?seque nce=1&isAllowed=y.

49.- Gao Y, Zhang X, Wei J, Sun X, Yuan J, Li F et al. Whole Transcriptome Analysis Provides Insights into Molecular Mechanisms for Molting in *Litopenaeus vannamei*. PLOS ONE [Internet]. 2015 [Citado 5 de enero de 2018];10(12):e0144350. Disponible en: http://journals.plos.org/plosone/article?id= 10.1371/journal. pone.0144350.

50.- Muhlia-Almazán A, García-Carreño F. Influence of molting and starvation on the synthesis of proteolytic enzymes in the midgut gland of the white shrimp *Penaeus vannamei*. Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology [Internet]. 2002 [Citado 3 de enero de 2018];133(3):383-394. Disponible en: http://www.sciencedirect.com/science/article /pii/S10964959 0200163X.

51.- Sánchez-Paz A, García-Carreño F, Muhlia-Almazán A, Hernández-Saavedra N, Yepiz-Plascencia G. Differential expression of trypsin mRNA in the white shrimp (*Penaeus vannamei*) midgut gland under starvation conditions. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology [Internet]. 2003 [Citado 4 de enero de 2018];292(1):117. Disponible en: http://www.sciencedirect.com/science/article/pii /S0022098103001424.

52.- Lemos D, Ezquerra J, Garcia-Carreño F. Protein digestion in penaeid shrimp: digestive proteinases, proteinase inhibitors and feed digestibility. Aquaculture [Internet]. 2000 [Citado 3 enero 2018];186(1-2):89-105. Disponible en: http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0044848699003713.

53.- Aragón-Axomulco H, Arena L, Maldonado C, Chiappa-Carrara X, Cárdenas R, Gaxiola G et al. Seasonal Variability in Trypsin and α-amylase Activities Caused by the Molting Cycle and Feeding Habits of Juvenile Pink Shrimp *Farfantepenaeus duorarum* (Burkenroad, 1939). Journal of Crustacean Biology [Internet]. 2012 [Citado 5 de Septiembre de 2017];32(1):89-99. Disponible en: http://www.sciencedirect.com /science/article/pii/S0044848609001938.

54.- Cardona E, Lorgeoux B, Geffroy C, Richard P, Saulnier D, Gueguen Y et al. Relative contribution of natural productivity and compound feed to tissue growth in blue shrimp (Litopenaeus stylirostris) reared in biofloc: Assessment by C and N stable isotope ratios and effect on key digestive enzymes. Aquaculture [Internet]. 2015 de de 2018];448:288-297: Disponible [Citado 3 enero en: https://www.researchgate.net/publication/278851062\_Relative\_contribution\_of\_nat ural productivity and compound feed to tissue growth in blue shrimp Litopen aeus stylirostris reared in biofloc Assessment by C and N stable isotope rati os\_and\_effect\_on\_key.

55.- García-Galano T, Carrillo-Farnés O. Nutrición del camarón blanco, *Litopenaeus schmitti* Burkenroad: 25 Años de Investigación Científica. Revista Investigaciones Marinas [Internet]. 2015 [Citado 10 de enero de 2018]. Disponible en: http://www.rim.uh.cu/index.php/RIM/article/view/274.

56.- Fernández Gimenez, A. (2013). Digestive Physiology of Three Species of Decapod Crustaceans of Argentina. *Journal of Shellfish Research*, [Internet] 32(3), pp.767-777. [Citado 3 de Junio de. 2018]. Disponible en: http://www.bioone.org /doi/full/10. 2983/035.032.0320

57.- Fernández Gimenez A, García-Carreño F, Navarrete del Toro M, Fenucci J. Digestive proteinases of red shrimp *Pleoticus muelleri* (Decapoda, Penaeoidea): partial characterization and relationship with molting. Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology [Internet]. 2001 [Citado 4 de enero de 2018];130(3):331-338. Disponible en: https://www.researchgate.net/ publication/11780067\_Digestive\_proteinases\_of\_red\_shrimp\_Pleoticus\_muelleri\_D ecapoda\_Penaeoidea.

58.- Perera E, Moyano F, Díaz M, Perdomo-Morales R, Montero-Alejo V, Rodriguez-Viera L et al. Changes in digestive enzymes through developmental and molt stages in the spiny lobster, *Panulirus argus.* Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology [Internet]. 2008 [Citado 2 January 2017];151(3):250-256. Disponible en: http://www.sciencedirect.com/ science/article/pii/S109649590800170X.

59.- Fernández Gimenez A, García-Carreño F, Navarrete del Toro M, Fenucci J. Digestive proteinases of *Artemesia longinaris* (*Decapoda*, *Penaeidae*) and relationship with molting. Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology [Internet]. 2002 [Citado 2 January 2017];132(3):593-598.: Disponible en: http://www.bioone.org/doi/abs/10.2983/035.032.0320.

60.- Sacristán H, Ansaldo M, Franco-Tadic L, Fernández Gimenez A, López Greco L. Long-Term Starvation and Posterior Feeding Effects on Biochemical and Physiological Responses of Midgut Gland of *Cherax quadricarinatus* Juveniles (*Parastacidae*). PLOS ONE [Internet]. 2016 [Citado 4 de enero de 2018];11(3):e0150854. Disponible en: https://www.researchgate.net/publication /299475231\_LongTerm\_Starvation\_and\_Posterior\_Feeding\_Effects\_on\_Biochemi cal\_and\_Physiological\_Responses\_of\_Midgut\_Gland\_of\_Cherax\_quadricarinatus\_Juveniles\_Parastacidae.

61.- Charron L, Geffard O, Chaumot A, Coulaud R, Jaffal A, Gaillet V et al. Influence of Molting and Starvation on Digestive Enzyme Activities and Energy Storage in *Gammarus fossarum*. PLoS ONE [Internet]. 2014 [Citado 4 de enero de 2018];9(4):e96393. Disponible en: https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles /PMC4005 779/.

62.- Chamchuen P, Pratoomchat B, Engkakul A, Kovitvadhi U, Rungruangsak-Torrissen K. Development of Enzymes andIn VitroDigestibility during Metamorphosis and Molting of Blue Swimming Crab (*Portunus pelagicus*). Journal of Marine Biology [Internet]. 2014 [Citado 5 February 2018];2014:1-12. Disponible en: https://www.researchgate.net/publication/267568096\_Development\_of\_Enzym es\_and\_In\_Vitro\_Digestibility\_during\_Metamorphosis\_and\_Molting\_of\_Blue\_Swim ming\_Crab\_Portunus\_pelagicus.

63.- Sugumar V, Vijayalakshmi G, Saranya K. Molt cycle related changes and effect of short term starvation on the biochemical constituents of the blue swimmer crab *Portunus pelagicus*. Saudi Journal of Biological Sciences [Internet]. 2013 [Citado 3 de enero de 2018];20(1):93-103.: Disponible en: https://www.researchgate.net/profile/Vasudevan\_Sugumar/publication/255987958\_Molt\_cycle\_related\_changes\_and\_effect\_of\_short\_term\_starvation\_on\_the\_bioche mical\_constituents\_of\_the\_blue\_swimmer\_crab\_Portunus\_pelagicus/links/551b96 240cf251c35b509df6.pdf?origin=publication\_detail.

64.- Fernández I, Oliva M, Carrillo O, Wormhoudt A. Digestive enzyme activities of *Penaeus notialis* during reproduction and moulting cycle. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology [Internet]. 1997 [Citado 3 de enero de 2018];118(4):1267-1271. Disponible en: http://www.academia.edu/8009353/Dig estive\_enzyme\_activities\_of\_Penaeus\_notialis\_during\_reproduction\_and\_moulting \_cycle.

65.- Casillas-Hernández R. La actividad de proteasa, amilasa y lipasa durante los estadios de muda del camarón azul *Litopenaeus stylirostris*. Rev Invest Mar [Internet]. 2002 [Citado 10 de enero de 2018];25 (no 3). Disponible en: http://www.academia.edu/8530415/LA\_ACTIVIDAD\_DE\_PROTEASA\_AMILASA\_Y\_LIPASA\_DURANTE\_LOS\_ESTADIOS\_DE\_MUDA\_DEL\_CAMARON\_AZUL\_Lit openaeus\_stylirostris.

66.- Carrillo-Farnés O, Forrellat-Barrios A, Vega-Villasante F, Guerrero-Galván S. A review of digestive enzyme activity in penaeid shrimps. Crustaceana [Internet]. 2007 [Citado 4 de enero de 2018];80(3):257-275. Disponible en: https://www.researchgate.net/profile/Fernando\_VegaVillasante/publication/259827 218\_A\_REVIEW\_OF\_DIGESTIVE\_ENZYME\_ACTIVITY\_IN\_PENAEID\_SHRIMPS /links/0deec52e0ac1029848000000.pdf?inViewer=true&disableCoverPage=true&o rigin=publication\_detail.

67.- Buarque D, Castro P, Santos F, Lemos D, Júnior L, Bezerra R. Digestive peptidases and proteinases in the midgut gland of the pink shrimp *Farfantepenaeus paulensis*(*Crustacea*, *Decapoda*, *Penaeidae*). Aquaculture Research [Internet]. 2009 [Citado 3 de enero de 2018];40(7):861-870. Disponible en: https://www.alice.cnpt ia.embrapa.br/bitstream/doc/869654/1/38028971.pdf