

Estrategia de Alimentación de Acuerdo a la Demanda Fisiológica del Juvenil *Litopenaeus vannamei* (Boone)

César Molina-Poveda¹, Vanessa Escobar², Julián Gamboa-Delgado³,
Eduardo Cadena⁴, Fermín Orellana y Paúl Piña⁵

¹Centro Nacional de Acuicultura e Investigaciones Marinas "Edgar Arellano M." (CENAIM), Campus Politécnico Prosperina, Vía perimetral Km. 30,5. Casilla 09-01-4519, Guayaquil, Ecuador.
Tel. (5934) 2916132/2916131, Fax. (5934) 2916120/2269492,
Email: cemolina@cenaim.espol.edu.ec

²Facultad de Medicina Veterinaria,
Instituto Tecnológico Agropecuario de Vinces, Vinces, Ecuador.

³Universidad del Mar, Puerto Ángel, Oaxaca, México. A.P. 47. CP 70902.

⁴Facultad de Ingeniería Marítima y Ciencias del Mar, Escuela Superior Politécnica del Litoral. Campus Politécnico Prosperina, Vía perimetral Km. 30,5. Guayaquil, Ecuador.

⁵Facultad de Agronomía, Veterinaria y Acuicultura, Universidad Técnica de Machala, Machala, Ecuador.

RESUMEN

En un cultivo semi-intensivo de camarones, las apropiadas prácticas de manejo del alimento para la etapa de engorde pueden minimizar los costos de producción, disminuir el impacto ambiental, incrementar la producción de camarones y maximizar los beneficios económicos. El consumo de alimento artificial por parte de los camarones cambia considerablemente como resultado de la intensidad de luz, calidad del agua y suelos del estanque, disponibilidad de alimento natural, hora del día, estadio de muda y tamaño del camarón. La alimentación en base a porcentajes de la biomasa estimada presente en el estanque no considera ninguno de los factores mencionados anteriormente excepto el peso del camarón. El presente trabajo resume los estudios realizados en *Litopenaeus vannamei* en Ecuador, relacionados al efecto que tiene el ritmo circadiano, el ciclo de muda y la talla del camarón en la actividad de las enzimas digestivas y como ellas inciden en el consumo y aprovechamiento del alimento.

INTRODUCCIÓN

La nutrición de camarones implica procesos químicos y fisiológicos que proveen nutrientes al animal para sus funciones normales, de mantenimiento y crecimiento. Una parte importante de estos procesos es la digestión, que involucra descomposición mecánica, solubilización y absorción de nutrientes, el cual depende de la anatomía y fisiología del sistema digestivo de cada especie (Ceccaldi, 1997).

En los crustáceos la digestión comienza en la cavidad cardiaca del estómago y se continúa en los túbulos del hepatopáncreas. Es a nivel de ésta glándula que la digestión se hace más activa, con la participación de enzimas producidas por células especializadas (Guillaume & Ceccaldi, 2001).

Nutrientes como proteínas, carbohidratos y lípidos son componentes esenciales de una dieta balanceada e inciden sobre aspectos como la palatabilidad del alimento, la digestibilidad (acceso de enzimas digestivas a sitios de hidrólisis en el alimento) y la absorción.

El avance en los conocimientos sobre el proceso de la digestión del camarón en los últimos años es indudable, sin embargo la aplicación de estos en pro de mejoras para la producción no ha tenido el mismo ritmo. El entendimiento de las reacciones involucradas en el sistema digestivo puede ser utilizado como una herramienta para la obtención de formulaciones nutricionalmente optimizadas, mejoras en la manufactura del balanceado, y reducción de efectos indeseables como la presencia de compuestos antifisiológicos en ingredientes, entre otros aspectos.

ENZIMAS DIGESTIVAS

La producción de enzimas digestivas en el hepatopáncreas de los crustáceos se encuentra controlada, en parte, por hormonas del pedúnculo ocular (Cecaldi, 1997). El hepatopáncreas a diferencia del intestino y estómago, presenta una mayor actividad enzimática, esto sugiere la importancia de éste órgano en la síntesis y secreción de enzimas digestivas (Guillaume & Ceccaldi, 2001).

En *Litopenaeus vannamei* (Boone) al igual que en otras especies de peneidos, se ha determinado la presencia de enzimas endógenas tales como, tripsina, quimotripsina, aminopeptidasa, lipasas, carbohidrasas, carbopeptidasa A y B (Chuang, Lee & Jenn 1985; Le Moullac *et al.*, 1997). La collagenasa quitinasa y celulasa, son enzimas también identificadas pero se cree que son de fuente exógena (Ceccaldi, 1997).

Factores que afectan la actividad enzimática

La expresión de las enzimas digestivas es afectada por una serie de factores limitantes (ver Molina, Cadena & Orellana, 2000) como son: parámetros físico-químicos del agua (pH,

oxígeno, salinidad y temperatura), edad y tamaño del camarón, cambios ontogenéticos, ayuno, ingredientes de la dieta, nivel y fuente proteica, nivel y tipo de aglutinantes, aditivos promotores de crecimiento, cantidad y frecuencia de alimentación, ritmos circadianos, ciclo de muda e incluso ha sido reportado que el agua de cultivo ejerce un efecto estimulante sobre la actividad enzimática digestiva (Moss, Divakaran & Kim, 2001). A partir esta diversidad de variables es importante optimizar la digestión y absorción de nutrientes en las dietas tomando en cuenta todos los factores antes mencionados para aprovechar al máximo la capacidad de las enzimas digestivas.

Basado en esta información se han desarrollado estudios para evaluar el efecto de algunos de estos factores sobre la actividad enzimática en diferentes especies de peneidos.

Ritmo circadiano

Ciertos fenómenos biológicos que ocurren rítmicamente alrededor de la misma hora son conocidos como ritmo circadiano, estos aparecen tanto en los organismos primitivos como en los más avanzados (De Coursey, 1983). En los crustáceos se han encontrado ritmicidades diarias en muchos aspectos, desde bioquímicos relacionados con la concentración de proteínas, aminoácidos libres, ácidos grasos, pigmentos y secreción de enzimas digestivas hasta rutinarios como la actividad alimenticia (Molina *et al.*, 2000). Los diversos estudios realizados sobre los ritmos biológicos en diferentes especies de animales indican que pueden ser modulados por fenómenos físicos, cíclicos anuales, lunares, diarios, de mareas, etc. (De Coursey, 1983).

Diversos estudios han demostrado que los mecanismos moleculares controlados por el reloj biológico responden a la luz y a la temperatura. La duración cotidiana del foto periodo juega un papel importante en el ciclo circadiano de la actividad enzimática, siendo así, como para el *Marsupenaeus japonicus* (Bate) y *Palaemon serratus* (Pennant) se llegó a evidenciar por Van Wormhoudt, Ceccaldi & Le Gal (1972) que el punto máximo de la actividad enzimática se produce en las horas de la mañana y el segundo en la tarde, 12 horas después del primero, sucediendo el primero 5 horas después de la transición oscuridad luz. Adicionalmente se ha demostrado que la actividad enzimática se incrementa de una a cuatro horas después de haber sido suministrado el alimento (Ceccaldi, 1987).

Van Wormhoudt, Ceccaldi & Martin (1980) en *P. serratus* encontró que en zoea 4 el ritmo tiene una tendencia bifásica en un período de alrededor de 12 horas, haciéndose éste más claro en las postlarvas y juveniles en la actividad de la α -amilasa, fosfatasa, proteasas, fosfodiesterasas, DNAsas y algunas RNAsas. Para las 4 primeras enzimas el estudio reveló que el primer pico máximo aparece 5 horas después del comienzo de la iluminación, entre las 12.00 y 14.00 h, siendo este el más pequeño y el segundo entre las 22.00 y 01.00 h, el más importante.

Díaz-Granda (1997) en experimentos relacionados al horario de alimentación en *Litopenaeus schmitti* (Burkenroad) bajo condiciones de cultivo semi-intensivo encontró que

los camarones alimentados en diferentes horarios presentaban distintos patrones de picos de actividad enzimática, sin embargo existieron horarios en los cuales los picos se mantenían independientemente del horario de alimentación. Este autor observó que en *L. schmitti* la actividad de la tripsina sigue el mismo patrón que la actividad de las proteasas totales durante el ciclo circadiano, registrándose un pico de actividad entre las 10.00 h y las 12.00 h.

La actividad de amilasa y maltasa en juveniles de *Farfantepenaeus paulensis* (Pérez Farfante) presentó un ciclo circadiano bifásico con mayores actividades a las 04.00 h y las 18.00 h (Sugai, Orenha & Lopez, 1998). En camarones juveniles *L. vannamei* también se encontró un comportamiento bifásico en horarios de 11.00 y 23.00 h, y en horas de la tarde-noche para el *Farfantepenaeus californiensis* (Holmes) con un pico de actividad predominante al atardecer (Nolasco, 1998). En cambio Molina *et al.* (2000) trabajando en condiciones de laboratorio, determinaron que el horario de alimentación (08.00-16.00 h, 10.00-18.00 h, 12.00-20.00 h y 14.00-22.00 h) afectó la magnitud y aparición de los picos enzimáticos en el *L. vannamei*. Los camarones alimentados a las 12.00-20.00 h produjeron la mayor actividad específica de proteasa, amilasa y lipasa, con un pico máximo a las 14.00 h y un segundo de menor intensidad a las 02.00 h. Este comportamiento bifásico, pero menor en actividad enzimática, fue también observado en el horario de 10.00 y 18.00 h, en tanto que los animales que fueron alimentados a las 14.00 y 22.00 h no presentaron picos enzimáticos definidos. Esta diferencia en respuestas de las enzimas digestivas indica el efecto que tienen las horas de alimentación sobre la aparición del pico enzimático tal como fue reportado por Díaz-Granda (1997), no obstante Molina *et al.* (2000) encontraron que en algunos horarios la mayor actividad se expresaba entre las 12.00 y 14.00 h. Las mayores actividades de proteasa y lipasa (calculadas como un promedio diario de 12 mediciones) se determinaron en los camarones alimentados en el horario de las 12.00 y 20.00 h. Estas fueron significativamente superiores a las obtenidas en los otros 3 horarios de alimentación (Fig. 1).

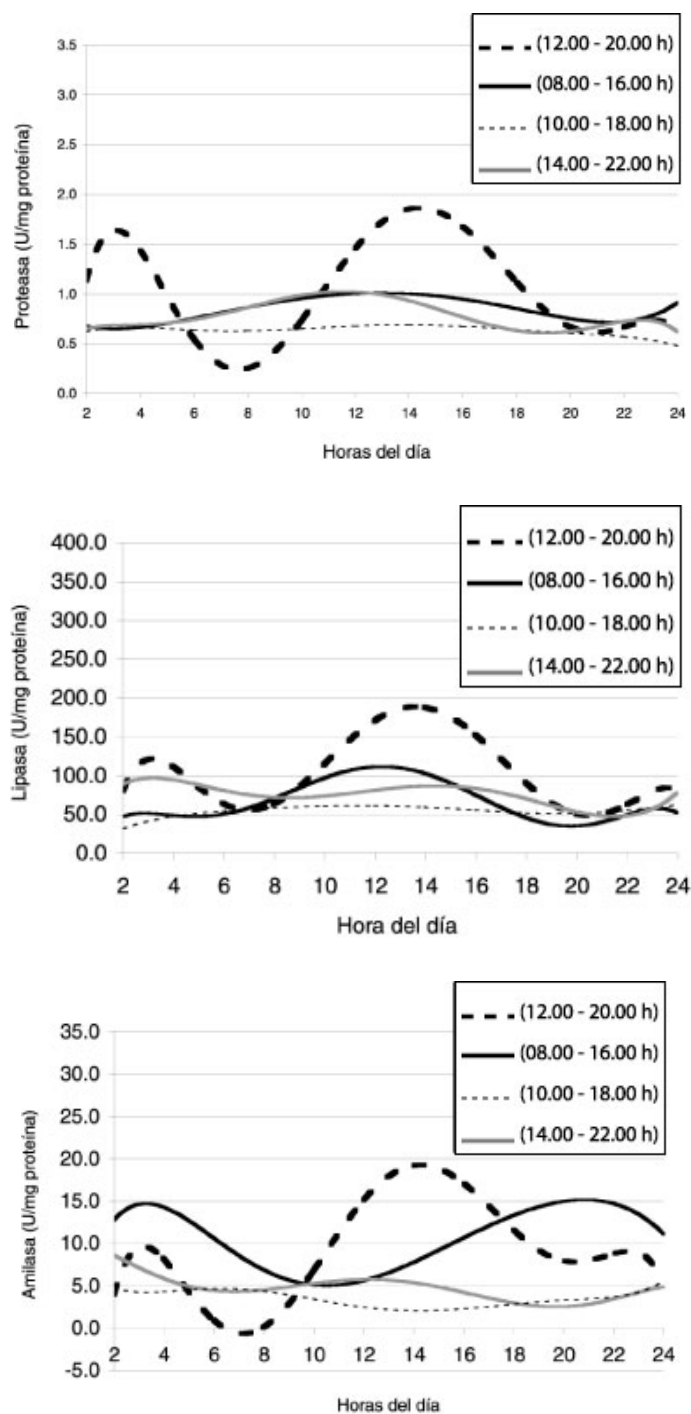


Figura 1. Ritmo circadiano de la amilasa, lipasa y proteasa en camarones juveniles *L. vannamei* alimentados en 4 horarios diferentes. Las líneas representan la regresión polinomial de 3 réplicas en cada hora del día.

Otro de los factores mencionados anteriormente y que influyen en la concentración de las enzimas es la muda.

Ciclo de muda

La muda es un proceso fisiológico mediante el cual los crustáceos de manera periódica cambian su exoesqueleto en cuanto van aumentando de tamaño y peso, de ésta manera el animal también logra defenderse naturalmente de posibles ataques bacterianos, fungales ó parasitarios que estén adheridos al exoesqueleto (Villalón, 1991).

La frecuencia de muda en las especies está en relación directa con la talla de los ejemplares, y con la temperatura ambiente. El fenómeno de la muda tiene mucha importancia en reproducción y engorde. En el primer caso la ablación ocular de hembras reproductoras *L. vannamei* debe realizarse entre el 3^{er}-5^{to} día después de la muda (Betancourt, Calderon & Sagi, 1993) ya que en estadios de postmuda temprana (estadios A-B) causa mortalidad mientras que en premuda tardía (estadio D₃), alarga el desarrollo ovárico (Browdy & Samocha, 1985). En cambio que en producción permite determinar el momento propicio para cosechar, considerando que el camarón duro tiene mas alto valor en el mercado (Villalón, 1991).

Klein *et al.* (1996), Fernández *et al.* (1997) y Vega-Villasante *et al.* (1999) también encontraron que las enzimas digestivas de los crustáceos son fuertemente afectadas por los estadios de muda (ecdisis) y que las actividades enzimáticas más significantes se presentan en la intermuda (estadio C₁-C₂ y C₃-C₄). De igual manera se han reportado varios trabajos en crustáceos donde se observa que la síntesis y secreción de enzimas varía de acuerdo a los estadios de muda. Por ejemplo, en la jaiba *Callinectes arcuatus* (Ordway), el ciclo de muda afectó la actividad enzimática de amilasa, lipasa, proteasas y quitinasa, especialmente de las últimas 2 enzimas que no registraron lecturas en la fase de muda, ocurriendo lo contrario con la actividad de lipasas y amilasas que sí fueron detectadas (Vega-Villasante *et al.*, 1999).

Fernández *et al.* (1997) encontraron que la actividad de las enzimas amilasa, proteasa, carbopeptidasas entre otras, es mayor en la fase de intermuda en el hepatopáncreas del *Farfantepenaeus notialis* (Pérez Farfante). En el *L. vannamei* (Van Wormhoudt *et al.*, 1995; Klein *et al.*, 1996; Le Boulay, Van Wormhoudt & Sellos, 1996), al igual que en otros peneidos, se han hecho varios estudios sobre como la actividad de las enzimas varía con la muda.

Molina *et al.* (2000) trabajando con *L. vannamei*, evaluaron el efecto que tiene el ciclo de muda sobre la actividad enzimática y la sincronización de la muda con el ciclo lunar. Las mayores actividades específicas de amilasa y lipasa se presentaron en los estadios D₀ (premuda temprana) y D₂ (premuda tardía), y la menor en D₃ (premuda tardía) durante el ciclo de muda (Fig. 2). Mientras que para proteasas en los estadios B, C y D₀ se encontró la

mayor actividad, coincidiendo con la etapa donde el camarón consumió 18% mas de alimento.

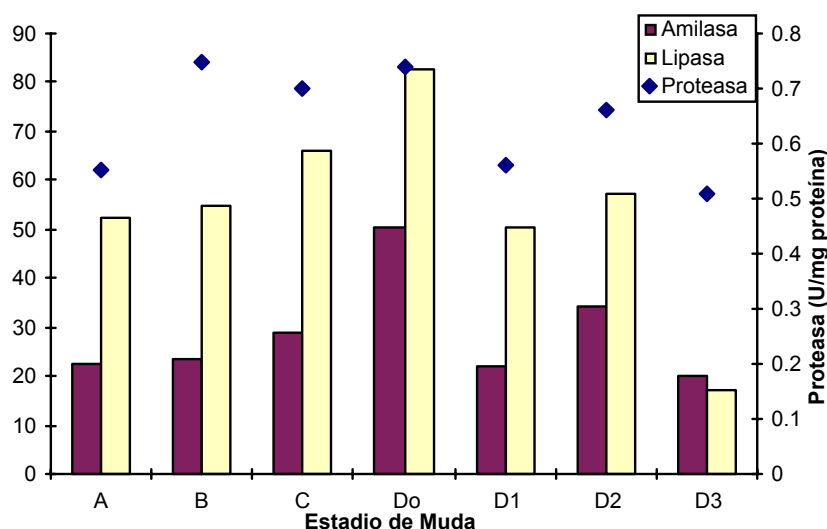


Figura 2. Actividades específicas de amilasa, lipasa y proteasa por estadio de muda en el juvenil *L. vannamei*.

Tamaño corporal

Los estadios larvarios y postlarvarios de los camarones peneidos sufren una serie de cambios metamórficos que inciden directamente sobre la actividad enzimática (Lovett & Fólger, 1990). Sin embargo, también en las etapas de juvenil y adulto se detectan cambios en las diferentes actividades enzimáticas que parecen estar relacionados al crecimiento y a la digestibilidad del alimento (Lee & Lawrence, 1985).

Lee, Smith & Lawrence (1984) consideran que *L. vannamei* experimenta un cambio en su régimen dietario cuando alcanza los 10 a 20 g de peso debido a que observaron diferencias en las respuestas de las enzimas proteasas ante la calidad de la proteína en tres tamaños diferentes de camarones, por lo tanto concluyen que estas diferencias podrían indicar una mayor habilidad de la utilización de la proteína en camarones pequeños (4 g) que en grandes (10 y 21 g). Posteriormente, Lee & Lawrence (1985) determinaron que en *Litopenaeus setiferus* (Linnaeus) la actividad específica de la tripsina y de la amilasa fue mayor en camarones de 4 g que en camarones de 9 y 14 g alimentados con dietas con 22% de proteína. Los autores concluyen afirmando que el incremento en la actividad enzimática digestiva puede tener una relación negativa con el crecimiento corporal y la digestibilidad de la dieta, aunque esta relación no es significativa. En otro estudio con *L. vannamei* que cubrió tamaños corporales desde 1 hasta 14 g, Hunter, Pruder & Wyban (1987) determinaron un incremento en la proporción C:N del material ingerido y observaron que el contenido de nitrógeno del material estomacal disminuyó a más de la mitad cuando los camarones incrementaron su peso de 5 a 7 g, posteriormente continuó un descenso hasta los 12 g. Los autores concluyen que este fenómeno puede implicar que los camarones seleccionan dietas con menos proteína en los estadios de vida más tardíos. Estas

observaciones previas podrían estar relacionadas a la disminución de la actividad de las proteasas y al incremento en la proporción de las actividades amilasa/proteasas reportadas por Gamboa (2001). Una adaptación digestiva ante nuevas preferencias alimenticias podría estar ocurriendo porque aparentemente en los estadios de vida más tardíos, las enzimas digestivas de *L. vannamei* se ajustan a sustratos con menor contenido proteínico (disminución de la actividad de las proteasas) y con mayor contenido de carbohidratos y lípidos (mantenimiento o aumento de la actividad amilasa y lipasa). La disminución en el consumo de alimento artificial determinada a partir de los 8 g de peso en el presente y otros trabajos (Uribe & Posada, 1998; Molina & Piña, 1999) puede estar en relación directa a la disminución de la actividad de las enzimas proteasas y la tripsina, mientras que por otro lado, el mantenimiento de la actividad amilasa podría representar una respuesta fisiológica ante el mayor consumo de material vegetal y de otros elementos de la productividad natural.

Estas observaciones pueden tener sentido al examinar los resultados obtenidos por Gamboa (2001). Sus resultados muestran cambios en la actividad enzimática después de los 6 g evidenciados por un decrecimiento en las proteasas totales (Fig. 3). En camarones de 6 g, se detectó un significativo incremento de la actividad de tripsina con un posterior decrecimiento en 8 y 10 g. Por otra parte, la actividad de quimotripsina mostró un agudo incremento correlacionado al crecimiento. La actividad de amilasa fue significativamente mas baja en camarones de 2 g comparado con otros pesos. En los siguientes grupos de pesos la actividad tuvo 2 campos de incremento. La actividad de lipasa tuvo un significativo incremento constante en camarones de 2 a 10 g. La actividad se mantuvo incrementando en camarones de 8, 10 y 12 g pero en estos últimos pesos el incremento no fue significativo. La proteína soluble en homogenizados de hepatopáncreas mostró un significativo incremento como el camarón incremento su peso corporal.

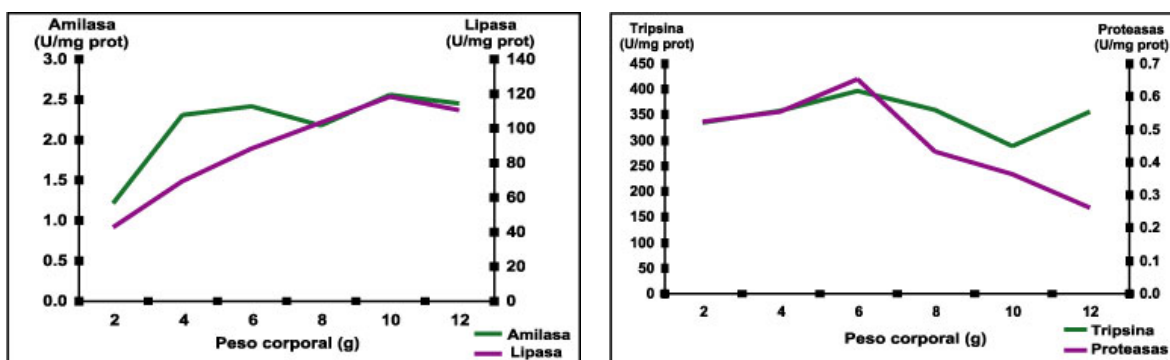


Figura 3. Actividades específicas (U/mg proteína) de amilasa, lipasa, tripsina y proteasa del juvenil *L. vannamei*

Alimentación

Los estudios sobre las preferencias alimenticias en diversas especies de peneidos indican que una amplia variedad de componentes alimenticios son consumidos. Nunes, Goddard & Gesteira (1996) evaluaron los patrones de alimentación de *Farfantepenaeus subtilis* (Pérez Farfante) durante un ciclo de cultivo y determinaron que los camarones ingieren una gran diversidad de componentes que varían en proporción a las diferentes edades pero no difieren en base al ritmo circadiano. Una variabilidad en los componentes alimenticios también fue observada por Nunes, Gesteira & Goddard (1997) al determinar las siguientes proporciones de elementos contribuyentes al contenido estomacal de *F. subtilis* durante un ciclo de engorda: presas 33%, detritus 26%, macrofitas 11%, alimento artificial 16% y minerales 6 a 9%. Los autores observaron una disminución en el consumo de material vegetal y un incremento en el consumo de presas a medida que los camarones aumentaban su peso, lo cual indicó un cambio hacia una tendencia más carnívora. Otro estudio con *L. vannamei* (Gamboa 2001) también reveló diferencias en la preferencia alimenticia durante un ciclo de cultivo (Fig. 4). El material vegetal tuvo una contribución sobre el 30% del total del contenido estomacal en camarones de 6, 8 y 10 g. El detritus representó entre 58 y 62% del total del contenido estomacal en camarones de 2 y 4 g, respectivamente reduciendo a 33-43% en camarones de 6, 8 y 10 g.

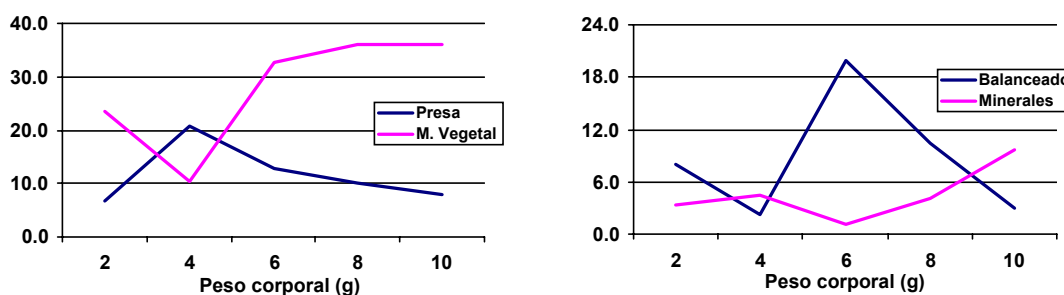


Figura 4. Contribución porcentual de cada elemento alimenticio presente en los contenidos estomacales de *Litopenaeus vannamei* en diferentes pesos corporales.

El contenido del alimento artificial en el estómago mostró una máxima contribución de 20% en camarón de 6 g y decreciendo en animales mas grandes (Fig. 4). Este comportamiento del alimento artificial fue también evidenciado por Piña & Molina (1999) quienes evaluando el uso de comederos en 3 granjas comerciales, reportaron una máxima demanda de balanceado al alcanzar los 8 g, decreciendo a medida que avanzaba el cultivo del *L. vannamei* sin que su crecimiento se vea afectado (Fig. 5).

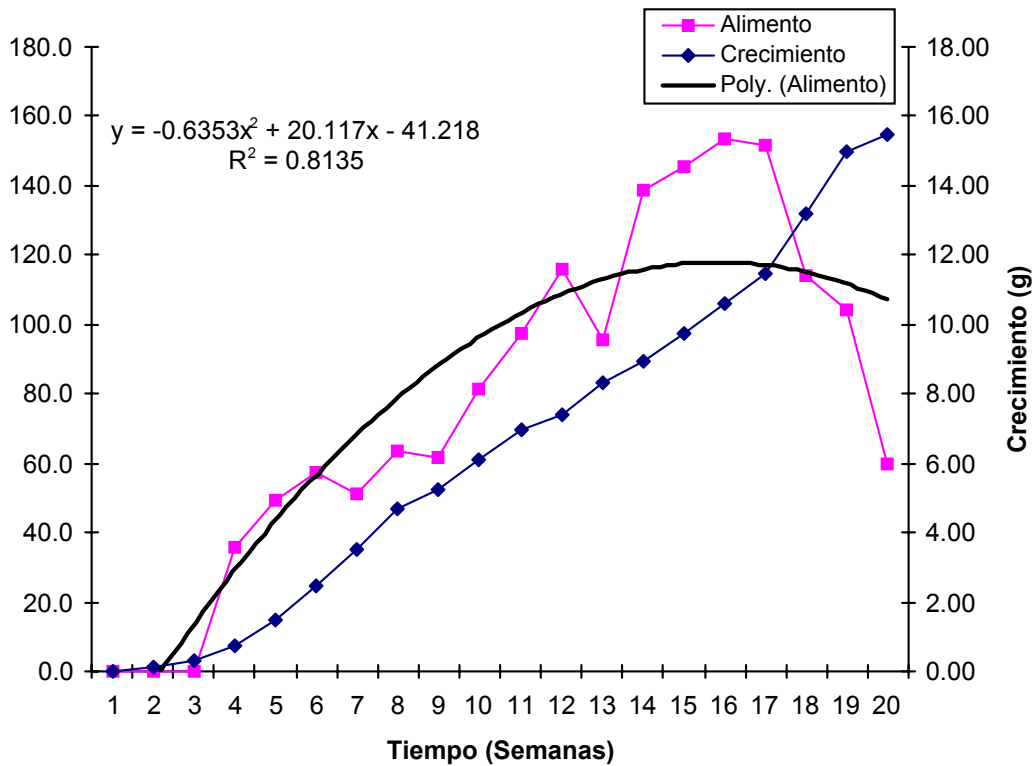


Figura 5. Consumo de alimento y crecimiento semanal promedio del *L. vannamei* en una camaronera comercial utilizando comederos.

En los sistemas de cultivo semi-intensivos la biota natural de las piscinas otorga una contribución importante a la nutrición de los camarones a pesar de que se suministren cantidades significativas de alimento artificial (Reymond & Lagardère, 1990; Nunes, 1996). Además, esta biota natural es fuente de nutrientes no presentes en las dietas artificiales que son nutricionalmente incompletas (Hunter *et al.*, 1987) o que se distribuyen mediante un esquema de alimentación deficiente provocando un bajo impacto del alimento artificial sobre la nutrición de la especie en cultivo (Nunes & Parsons, 2000). Debido a esto las estrategias de producción deben ir encaminadas a lograr obtener un crecimiento más rápido, mejor conversión alimenticia, menor contaminación y con el menor costo posible.

El suministro de alimento balanceado en un sistema semi-intensivo es variable tanto en cantidades como en frecuencias, según la estrategia de alimentación. Lawrence & Lee (1997) indican que la alimentación es una práctica de manejo muy importante si se considera su costo elevado, aunado con el efecto nocivo que pudiera causar su equivocada dosificación ya que el alimento artificial tan sólo aporta con el 30-40% en el crecimiento del camarón (Anderson, Parker & Lawrence, 1987).

Ciclo de Muda

Por otra parte muchas veces el alimento balanceado es utilizado de manera desmedida con la intención de acelerar el crecimiento, lo cual se ha demostrado que no brinda buenos resultados al afectar el desarrollo de los organismos cultivados, porque los pellets no ingeridos convierten el sedimento en una trampa de nutrientes acumulados a lo largo del ciclo de cultivo, lo que trae como consecuencias trastornos en la calidad del suelo y del agua del medio (Chamberlain, 1988).

Según Jory (1995), el desarrollo de una adecuada estrategia de alimentación para acuicultura debe optimizar el suministro de alimento mediante una mejor dosificación en función del tamaño y la condición fisiológica de la población. En estudios realizados en *Litopenaeus stylirostris* (Stimpson) considerando los estadios de muda como estrategia de alimentación, se encontró que era posible disminuir en un 30 % el aporte de alimento diario sin que esto afecte la sobrevivencia de los animales (Vega-Villasante *et al.*, 2000). Estos autores sostienen que en los cálculos de la cantidad de alimento suministrado diariamente al cultivo no se considera cuántos camarones de esa población están mudados o cerca de mudar y por lo tanto en ayuno fisiológico. En *L. vannamei*, Molina *et al.* (2000) encontraron una mejor conversión alimenticia y eficiencia proteica en el grupo de camarones alimentados de acuerdo al ciclo de muda. Además, a pesar del continuo manipuleo de los animales para establecer el estadio de muda de la población durante el cultivo, no se encontró diferencias entre las biomásas y supervivencias obtenidas entre los regímenes alimenticios evaluados, mas bien hubo un 7,8% mas de supervivencia en el tratamiento basado en la muda. Por otra parte, Escobar (en prensa) basado en los resultados reportados por Molina *et al.* (2000) desarrollo un estudio en jaulas dentro de piscina camaronera. La autora no observó diferencias en conversión alimenticia, supervivencia y biomasa entre las 5 estrategias de alimentación ensayadas (Tabla 1). Solo los camarones que se dejaba de alimentar en los días del cambio de fase lunar a cuarto menguante y el primer día de luna nueva presentaron significativamente un mayor crecimiento que los demás. El análisis económico revelo que ésta estrategia tuvo una mayor ganancia con respecto al control de US\$ 338,2/ha.

Tabla 1. Análisis económico de cultivo de *L. vannamei* en jaulas durante un ciclo de 133 días con varias estrategias de alimentación relacionadas con las fases lunares, Cuarto Menguante y Luna nueva.

Biomasa Final (kg/ha)	Ingreso (US\$/ha)	Alimento Costo (US\$/ha)	Costo Juveniles (US\$/ha)	Costo operativo (US\$/ha/ciclo)	Ganancia Neta (US\$/ha)	Diferencia en ganancia (US\$)	*Tratamientos Sin alimentar en	Ahorro en días
1611,5	5640,0	1408,9	667,0	889,0	2665,1	338,2	Primer día luna nueva	8
1451,2	5079,1	1294,6	667,0	867,0	1911,3	-86,4	un día antes durante y después luna nueva	16
1486,2	5201,7	1375,1	667,0	883,0	2277,0	-60,3	Primer y Segundo día Luna Nueva	12
1482,6	5189,0	1254,1	667,0	931,0	2336,9	0,0	Control	0
1507,9	5277,6	1317,2	667,0	867,0	2419,8	82,9	día de luna nueva	8

* A excepción del control, los demás tratamientos no fueron alimentados en cuarto menguante

Ritmo circadiano

El comportamiento de algunas especies como sucede a los peneidos, hace que una gran cantidad de alimento suministrado no sea consumida inmediatamente, sino en pequeñas dosis durante un lapso de tiempo bastante largo (Chamberlain, 1988). Cuzon *et al.* (1982) cifra en sus experimentos hasta un 14% de pérdida de proteína en los alimentos en un lapso de 3 horas, por lo cual siguiere una administración fraccionada de la dieta a lo largo de las horas de mayor actividad de los organismos, tal como ha sido comprobada por Reymond & Lagardere (1990).

Eraso (1996) propone que las horas habituales para alimentar son las nocturnas debido a que los camarones son más activos en la noche. Basados en observaciones de la actividad diurna en comederos, durante estudios experimentales en granjas camaroneras se notó que el camarón azul *L. stylirostris* muestra un comportamiento alimenticio nocturno activo, que se incrementa con la actividad del camarón (Clifford, 1999). Este autor recomienda un mínimo de tres raciones de alimento por día con la mayor parte de la ración asignada a la alimentación nocturna.

Moller & Jones (1975) establecieron que no existe conducta diurna en la ingestión y alimentación de larvas, pero existe en camarones adultos un ritmo de alimentación que se incrementa en las horas de la tarde y de la noche (Cuzon *et al.*, 1982). McTigue & Feller (1989) han demostrado que la actividad del tracto digestivo de *L. setiferus* incrementa en su totalidad después del atardecer.

Contrariamente, Wyban & Sweeney (1989) reportaron que la alimentación de camarones *L. vannamei* durante el día provocó un mayor crecimiento que en los horarios nocturnos. De igual forma, Uribe & Posada (1998) notaron en piscinas camaroneras que la ingestión de alimento es diurna, siendo mayor en la tarde. Los autores de acuerdo a su experiencia consideran que el *L. vannamei* se alimenta en las horas en que los niveles de O₂ son mayores (después de las 14.00 h).

Más recientemente, Molina *et al.* (2000) condujeron un estudio bajo condiciones de laboratorio, para evaluar el efecto que tiene el ritmo circadiano sobre la actividad enzimática y su relación con el crecimiento y conversión alimenticia en el juvenil *L. vannamei*. Se observó un aumento progresivo de la supervivencia a medida que el alimento fue suplido en raciones acorde a la hora de mayor consumo, lo que se reflejó en una significativa ganancia de biomasa en el horario de las 12.00 y 20.00 h, tal como fue evidenciado por la mejor conversión alimenticia y eficiencia proteica obtenida en este horario con respecto a los otros 3 (Tabla 2). Siguiendo los resultados alcanzados por los autores antes mencionados, Escobar (en prensa) también encontró que la mejor conversión alimenticia, peso y biomasa final fueron obtenidos con el horario de las 12.00-20.00 h presentando diferencias significativas con respecto a los demás horarios de alimentación (08.00-17.00 h, 12.00 h, 12.00-24.00 h, 14.00 h). La mayor rentabilidad fue lograda en el horario de alimentación de las 12.00-20.00 h, debido a un 18% más de ingresos.

Tabla 2. Análisis económico de cultivo de *L. vannamei* con varios horarios de alimentación durante el ciclo de 60 días.

Biomasa Final (kg/ha)	Ingreso (US\$/ha)	Costo Alimento (US\$/ha)	Costo Juveniles (US\$/ha)	Costo operativo (US\$/ha/ciclo)	Ganancia Neta (US\$/ha)	Diferencia en ganancia (US\$)	Horario de alimentación
761,2	2679,4	611,79	1625,0	420,0	22,6	0,0	08.00-17.00h
752,3	2648,1	359,7	1625,0	420,0	243,3	220,7	14.00h
843,6	2969,3	634,0	1625,0	420,0	290,3	267,7	12.00-24.00h
630,2	2218,1	357,3	1625,0	420,0	-184,2	-206,8	12.00h
901,8	3174,3	655,4	1625,0	420,0	473,9	451,3	12.00-20.00h

CONCLUSIONES

El éxito en el cultivo de las diferentes especies de camarón depende en gran medida de una adecuada nutrición y un buen manejo del alimento, el cual juega un papel muy importante en la eficiencia de la conversión alimenticia. Independientemente del método de alimentación escogido, el balanceado constituye una de las principales fuentes de nutrientes de los camarones en cautiverio, por lo que considerando su elevado costo se hace necesaria la búsqueda de una estrategia de alimentación en la que se logre optimizar el uso de éste producto.

En vista de los resultados aquí presentados se sugiere ajustar los horarios de alimentación en función del ritmo circadiano de producción de enzimas digestivas para favorecer la

digestión de alimentos, y por lo tanto obtener un máximo aprovechamiento de estos. Así también, es recomendable suministrar el alimento de acuerdo al estadio de muda por el que atraviesa la población de camarones, obteniendo el consiguiente ahorro de alimento en etapas fisiológicas en que los animales comen menos.

Sintetizando el manejo de estos recursos en el ámbito de producción ofrece 3 claras repercusiones: optimización de los costos de producción, disminución de la cantidad de alimento no consumido en las piscinas y del tiempo que el alimento permanece en el agua antes de ser consumido reduciendo las pérdidas de nutrientes y contaminación del agua.

REFERENCIAS

- Anderson, R. K., Parker, P. L., Lawrence, A., 1987. A $^{13}\text{C} / ^{12}\text{C}$ tracer study of the utilization of presented feed by a commercially important shrimp *Penaeus vannamei* in a pond grow out system. *Journal of the World Aquaculture Society* 18, 148 - 155.
- Betancourt, I., Calderon, J., Sagi, A., 1993. Estadios de muda en hembras adultas de *Penaeus vannamei*. *Aquaculture Tropical* 1, 13-15.
- Browdy, C. L., Samocha, T. M., 1985. The effect of eyestalk ablation on spawning, molting and mating of *Penaeus semiculcatus* De Haan. *Aquaculture* 49, 19-29.
- Ceccaldi, H. J., 1987. La digestión en crustáceos. En: *Nutrición en Acuicultura II*, Vol. 1 (eds. por J. Espinosa & U. Labarta), pp. 67-84. Industrias gráficas España, Madrid.
- Ceccaldi, H. J., 1997. Anatomy and physiology of the digestive system. En: *Crustacean Nutrition*. In: *Crustacean Nutrition: Advances in World Aquaculture*, Vol. 6 (eds. L.R. D'Abramo, D.E. Conklin & D.M. Akiyama), pp. 261-291. World Aquaculture Society, Baton Rouge, LA.
- Chamberlain, G., 1988. Rethinking shrimp ponds management. *Coastal Aquaculture* 5, 19 pp.
- Chuang J., Lee, M., Jenn, J., 1985. Comparacion of Digestive Enzymes activities of five species of shrimp cultured in Taiwan. *Journal Fisheries Society of Taiwan* 12, 43-53.
- Clifford, C., 1999. Manejo de estanques sembrados con el camarón azul *Litopenaeus stylirostris*. *Panorama Acuicola* 4, 12-13.
- Cuzon, G., Hew, M., Cagnie, D., Soletechnik, P., 1982. Time lag effect of feeding on growth of juvenile shrimp, *Penaeus japonicus* Bate. *Aquaculture* 29, 33-44.
- De Coursey, P. J., 1983. Biological timing. En: *The Biology of crustacean*. Vol. 7 (eds. Verberg F. & Verberg W.) pp: 107-162. Academic press, New York,
- Díaz-Granda, E., 1997. Horario de alimentación del camarón *Penaeus schmitti* en condiciones de engorde semi-intensivo. Tesis de Maestría. Universidad de La Habana, Cuba. 77 p.
- Eraso, A., 1996. Prácticas de alimentación y almacenamiento. En: *Fundamentos de nutrición y alimentación en Acuicultura*. (eds. por M. Soler, H. Rodriguez & P. Daza), pp 273-279. Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura, Bogotá.
- Escobar, V. *En prensa*. Estrategia de alimentación amigable con el medio ambiente de cultivo de *Litopenaeus vannamei* en sistemas sin recambio de agua. Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico Agropecuario de Vines.
- Fernández, I., Oliva, M., Carrillo, O., Van Wormhoudt, A., 1997. Digestive enzyme activities of *Penaeus notialis* during reproduction and moulting cycle. *Journal of Comparative Biochemistry and Physiology* 118A, 1267-1271.
- Gamboa, J., 2001. Estudio de la actividad de las enzimas digestivas de *Litopenaeus vannamei* en función del tamaño corporal. Tesis de Maestría. Escuela Superior Politécnica del Litoral. 49pp.
- Guillaume, J., Ceccaldi, J., 2001 Digestive physiology of shrimps. En: *Nutrition and feeding of fish and crustaceans*. (Eds. by J. Guillaume, S. Kaushik, P. Bergot & R. Métailler), pp. 239-263. Springer-Praxis, Cornwall.

- Hunter, B., Pruder, G., Wyban, J., 1987. Biochemical composition of pond biota, shrimp ingesta, and relative growth of *Penaeus vannamei* in earthen ponds. *Journal of the World Aquaculture Society* 18, 167-174.
- Jaime, B., Galindo, J., Alvarez, J. S., Arencibia, G., 1996. La frecuencia de alimentación y su efecto sobre el crecimiento de juveniles de *Penaeus schmitti*. *Revista Cubana de Investigaciones Pesqueras* 20, 3-5.
- Jory, D. E., 1995. Feed management practices for a healthy pond environment. En: *Swimming Through Troubled Water. Proceedings of the Special Session on Shrimp Farming* (eds. by C. L. Browdy & S. Hopkins), pp. 118-143. The World Aquaculture Society, San Diego.
- Klein, B., Le Moullac, G., Sellos, D., Van Wormhoudt, A., 1996. Molecular cloning and sequencing of trypsin cDNAs from *Penaeus vannamei* (Crustacea, decapoda): Use in assessing gene expression during the moult cycle. *International Journal of Biochemistry and Cell Biology* 28, 551-563.
- Lawrence, A. L., Lee, P. G., 1997. Research in the Americas. En: *Crustacean Nutrition. En: Crustacean Nutrition: Advances in World Aquaculture, Vol. 6* (eds. by L.R. D'Abramo, D.E. Conklin & D.M. Akiyama), pp. 566-580. World Aquaculture Society, Baton Rouge, LA.
- Le Boulay, C., Van Wormhoudt, A., Sellos, D., 1996. Cloning and expression of cathepsin 1-like proteinasa in the hepatopancreas of the shrimp *P. vannamei* during the intermolt cycle. *Journal of Comparative Physiology* 166, 310-318.
- Le Moullac, G., Klein, B., Sellos, D., Van Wormhoudt, A., 1997. Adaptation of trypsin, chymotrypsin and alpha-amylase to casein level and protein source in *Penaeus vannamei* (Crustacea, Decapoda). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 208, 107-125.
- Lee, P., Lawrence, A., 1985. Effect of diet size on growth feed digestibility and digestive activities of the marine shrimp *Penaeus setiferus* Linnaeus. *Journal of the World Aquaculture Society* 16, 275 - 287.
- Lee, P., Smith, L., Lawrence, A., 1984. Digestive proteases of *Penaeus vannamei* Boone: relationship between enzyme activity, size and diet. *Aquaculture* 42, 225-239.
- Lovett, D. L., Felder, D. L., 1990. Ontogenetic changes in enzyme distribution and midgut function in developmental stages of *Penaeus setiferus* (Crustacea, Decapoda, Penaeidae). *Biological Bulletin* 178, 160-174.
- Mctigue, T., Feller, R., 1989. Feeding of Juvenile white shrimp *Penaeus setiferus*: periodic or continuous?. *Marine Ecology Progress Series* 52, 225-236.
- Molina, C., Piña, P., 1999. Evaluación económica de los sistemas de alimentación por voleo y comederos usados en el cultivo de *Litopenaeus vannamei*. *Memorias del V Congreso Ecuatoriano de Acuicultura*, Guayaquil, Ecuador.
- Molina, C., Cadena, E., Orellana, F., 2000. Alimentación de camarones en relación a la actividad enzimática como una respuesta natural al ritmo circadiano y ciclo de muda. En: *Avances en Nutrición Acuícola V. Memorias del V Simposium Internacional de Nutrición Acuícola* (Eds. by L.E. Cruz -Suárez, D. Rique-Marie, M. Tapia-Salazar, M.A. Olvera-Novoa, & R. Civera-Cerecedo), pp. 358-380. Universidad Autónoma de Nuevo León, Mérida, Yucatán, México.
- Moller, T., Jones, D., 1975. Locomotory rhythm and burrowing habits of *Penaeus smilacatus* and *Penaeus monodon*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 18, 61-67.
- Moss, S. M., Divakaran, S., Kim, B. G., 2001. Stimulating effects of pond water on digestive enzyme activity in the pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei* (Boone). *Aquaculture Research* 32, 125-131.
- Nolasco, H., 1998. Actividad enzimática digestiva, ritmos circadianos y su relación con la alimentación de camarón. En: *IV Simposium Internacional de Nutrición Acuicola. Vol. 1* (ed. by R. Civera), 18pp. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, Mexico.
- Nunes, A. J. P., Parsons, G. J., 2000. Size-related feeding and gastric evacuation measurements for the Southern brown shrimp *Penaeus subtilis*. *Aquaculture* 187, 133-151.
- Nunes, A. J. P., 1996. Dinâmica alimentar de camarões peneídeos sob condições semi-intensivas de cultivo. En: *Gesteira, T. C. V. y Nunes, A. J. P. 1996. Proceedings of the I workshop of the state of Ceará on marine shrimp farming. Grupo de estudos de camarão marinho-GECEMAR, Fortaleza, Ceará, Brazil. 198 pp.*
- Nunes, A. J. P., Gesteira, T. C. V., Goddard, S., 1997. Food ingestion and assimilation by the Southern brown shrimp *Penaeus subtilis* under semi-intensive culture in NE Brazil. *Aquaculture* 149, 121-136.

- Nunes, A. J. P., Goddard, S., Gesteira, T. C. V., 1996. Feeding activity patterns of the Southern brown shrimp *Penaeus subtilis* under semi-intensive culture in NE Brazil. *Aquaculture* 144, 371–386.
- Reymond, H., Lagardère, J. P., 1990. Feeding rhythms and food of *Penaeus japonicus* Bate (Crustacea, Penaeidae) in salt marsh ponds: role of halophilic entomofauna. *Aquaculture* 84, 125-143.
- Sugai, J. K., Orenha, C. E., López, K., 1998. Variaciones circadianas de la actividad de la amilasa y maltasa en juveniles de camarón rosa *Penaeus paulensis* (Pérez Farfante 1967) En: IV Simposium Internacional de Nutrición Acuicola. Vol. 2 (ed. by R. Civera), Resumen PC-02. Centro de Investigaciones Biológicas del Noreste, La Paz, México.
- Uribe, J. C., Posada, O., 1998. El uso de comederos en estanques acuícolas. *Revista Acuicultura del Ecuador* 28, 12-14.
- Van Hormhoudt, A., Danval, A., Plaire-Goux, S., Le Moullac, G., Sellos, D., 1995. Chymiotrypsin gene expression during the intermolt cycle in the shrimp *Penaeus vannamei* (Crustacea: Decapoda). *Experientia* 51, 159-163.
- Van Wormhoudt, A., Ceccaldi, H. J., Le Gal, Y., 1972. Activite des proteases et amylase chez *Penaeus kerathurus*: existence d'un rythme circadien. *Academic des Science (Paris) Serie D* 274, 1200-1211.
- Van Wormhoudt, A., Ceccaldi, J., Martin, B., 1980. Adaptation de la teneur en enzymes digestives del hepatopancreas de *Palaemon serratus* (crustacea, decapoda) A la composition de alimentos experimentaux. *Aquaculture* 21, 63-78.
- Vega-Villasante, F., Fernández, I., Preciado, R. M., Oliva, M., Tovar-Ramírez, D., Nolasco, H., 1999. The activity of digestive enzymes during the molting stages of the arched swimming *Callinectes arcuatus* Ordway, 1863. *Bulletin of Marine Science* 65: 1-10.
- Vega-Villasante, F., Nolasco-Soria, H., Civera-Cerecedo, R., Gonzalez-Valdez, R., Oliva-Suárez, M., 2000. Alternativa para la alimentación del camaron en cultivo: El manejo de la muda. En: Avances en Nutrición Acuicola V. Memorias del V Simposium Internacional de Nutrición Acuicola (Eds. by L.E. Cruz -Suárez, D. Ricque-Marie, M. Tapia-Salazar, M.A. Olvera-Novoa, & R. Civera-Cerecedo), pp. 313-320. Universidad Autónoma de Nuevo León, Mérida, Yucatán, México.
- Villalon, J., 1991. Practical manual for semi-intensive commercial production of marine shrimp. 104pp.
- Wyban, J. A., Sweeney, J. N., 1989. Intensive shrimp growout trials in a round pond. *Aquaculture* 76, 215-225.