

Nutrición de Larvas de Camarón

Tsai García Galano

Centro de Investigaciones Marinas, Universidad de la Habana,
1 era. No. 2808, Miramar, Playa, La Habana, Cuba. Tel: (537) 22 16 76
cim@comuh.uh.cu

Resumen

Se examina la literatura existente sobre la nutrición de larvas de camarones peneidos. Esta revisión cubre dos aspectos generales: requerimientos nutricionales y alimento vivo-dietas artificiales. Los estudios sobre los requerimientos nutricionales se inician a principios de la década de los 80 en *Penaeus japonicus*, analizándose los efectos de los niveles de proteína, lípidos y carbohidratos en el crecimiento y supervivencia de las larvas. La esencialidad de fuentes dietéticas que contengan esteroides y fosfolípidos es examinada. Se discute el empleo de aminoácidos libres en las dietas purificadas y su uso por las larvas y se informa sobre la utilización de sustancias promotoras del crecimiento. A pesar de la importancia de la fase larval dentro del cultivo del camarón, poco se ha avanzado en el conocimiento de los requerimientos nutricionales si lo comparamos con los datos obtenidos para otras etapas del ciclo de vida. El desarrollo en la tecnología en la elaboración de dietas artificiales y el enriquecimiento del alimento vivo, han permitido ir dilucidando algunas interrogantes sobre las necesidades nutricionales de las larvas, sin embargo, sólo el logro de dietas comparables con el alimento vivo en su capacidad de ingestión, digestión y absorción, harán posible una amplia investigación sobre sus requerimientos nutricionales. Un aspecto que contribuiría grandemente a lograr este objetivo, sería la elaboración de dietas estándares de referencia y el acercamiento a una metodología de investigación común.

Introducción.

A partir de las investigaciones iniciadas por Hudinaga en 1935, mucho se ha avanzado en el cultivo larval, adaptándose los regímenes de alimentación a las diferentes especies de camarones cultivados.

Teshima y Kanazawa abrieron el camino de las investigaciones sobre la nutrición larval, con grandes aportes en este campo. El desarrollo por Jones y colaboradores de dietas microencapsuladas para crustáceos y el empleo de las técnicas de bioencapsulación, han permitido continuar profundizando en las necesidades nutricionales de protozoas y mysis. Esta revisión pretende dar una panorámica de los conocimientos actuales sobre la nutrición de larvas de camarones peneidos.

1. Requerimientos nutricionales.

1.1 Proteínas y aminoácidos.

Las proteínas son nutrientes esenciales para todos los organismos vivos, usándose continuamente por los animales para el crecimiento y el mantenimiento. Diversos estudios han sido realizados para conocer el requerimiento proteico de varias especies de *Penaeus*, sin embargo estos han estado dirigidos fundamentalmente hacia la fase postlarval y juvenil. Son escasos los trabajos encaminados a conocer los requerimientos en larvas, fundamentalmente por las dificultades que se presentan en la elaboración de dietas adecuadas para los estadios de protozoa y mysis.

Teshima y Kanazawa (1984) estimaron los niveles óptimos de proteína para larvas de *Penaeus japonicus* empleando una dieta microparticulada. Con valores entre 45-55 % obtuvieron buenos crecimientos y supervivencias. Un alto requerimiento para protozoas de *P. vannamei* (60%) fue consignado por Le Moullac *et al.* (1994) utilizando la misma formulación elaborada por los autores citados anteriormente.

Rodríguez *et al.* (1994) encontraron en *Penaeus japonicus* que una dieta algal con menos del 7% de contenido proteico, soportaba crecimientos y supervivencias a través del estadio de mysis, iguales a los obtenidos con una dieta a base de zooplancton con alto valor proteico, señalando que los requerimientos para esta especie debían ser marcadamente inferiores a los señalados en la literatura. Bajos requerimientos de proteínas para las larvas de esta especie fue señalado por Besbes y Guillaume (1989). En general, buenos índices de crecimiento y altas tasas de supervivencia se han alcanzado en un amplio intervalo de niveles proteicos en diferentes especies de *Penaeus* o aún dentro de la misma especie.

El requerimiento de aminoácidos esenciales ha sido demostrado para *Penaeus aztecus* (Shewbart *et al.*, 1972), *P. monodon* (Coloso y Cruz, 1980), *P. japonicus* (Kanazawa y Teshima, 1981). Simulando en la dieta la composición aminoacídica de todo el cuerpo de las larvas de *P. japonicus*, Teshima *et al.* (1986) obtienen resultados satisfactorios en la cría larval.

Los juveniles y adultos de camarones, son incapaces de utilizar eficientemente los aminoácidos libres o productos proteicos hidrolizados suministrados en la dieta (Deshimaru y Kuroki, 1975; Deshimaru, 1981). Sin embargo, Teshima *et al.* (1986) observaron en larvas de *Penaeus japonicus* la capacidad de utilizar aminoácidos cristalinos suplementados a dietas deficientes en aminoácidos esenciales. Esta diferencia en la utilización de aminoácidos libres o proteínas puede ser atribuida a las diferencias en el desarrollo del camarón o al tipo de dieta (Chen, 1993; Shiau, 1998).

Se ha señalado que los aminoácidos cristalinos son asimilados más rápidamente que aquellos unidos a la proteína dietética por enlaces peptídicos (Cowey y Sargent, 1979), elevándose temporalmente su concentración tisular y catabolizados rápidamente, en lugar de emplearse para la síntesis proteica. Disminuyendo la tasa de liberación de los aminoácidos cristalinos suplementados en la dieta mediante métodos de encapsulación o minimizando las variaciones de la concentración en el plasma sanguíneo a través de un incremento en la frecuencia de la alimentación (Tacon, 1989), puede ser ventajoso para promover buenos crecimientos en los camarones.

Recientemente se ha logrado cuantificar los requerimientos de aminoácidos en postlarvas y juveniles de *Penaeus* spp. empleando la microencapsulación de los aminoácidos, cubriéndolos con k-carboximetilcelulosa o incrementando la frecuencia de alimentación (Chen *et al.*, 1992; Liou y Yang, 1994; Millamena *et al.*, 1996). No obstante, dietas suplementadas a larvas, empleando L-arginina sin recubrir o cubierta con una membrana de nylon-proteína, dan tasas de crecimiento y supervivencia similares y más elevadas que cuando se emplea solamente la caseína (Teshima *et al.*, 1986).

Los aminoácidos libres son la principal fuente de energía durante la embriogénesis de peces marinos y un suministro de éstos parece ser necesario cuando inician la alimentación exógena y su tracto digestivo es incompleto morfológica y funcionalmente (Fyhn, 1989). Una situación similar podría presentarse en los estadios larvales de peneidos, donde grandes cambios ocurren en la morfología y funcionamiento del sistema digestivo (Lovett y Felder, 1989) y su alimentación en el medio natural lo constituyen algas y pequeños invertebrados, ricos en aminoácidos libres (Guilles, 1979; Admiral *et al.*, 1986).

1.2 Carbohidratos.

Los carbohidratos constituyen la fuente de energía dietética más barata y potencialmente pueden disminuir el uso de la proteína y los lípidos para éstos fines.

En *Penaeus japonicus*, la elevación de carbohidratos dietéticos causa una disminución en los requerimientos de proteína de las larvas y son más eficientemente utilizados que los lípidos (Teshima y Kanazawa, 1984). Niveles dietéticos de 20% producen en las protozoas de *P. vannamei* los mejores desarrollos (LeMoullac *et al.*, 1994).

En general, los azúcares simples son pobremente utilizados por juveniles y adultos de camarones (Andrews *et al.*, 1972; Shiau y Peng, 1992). Se ha sugerido que la glucosa dietética es rápidamente absorbida del canal alimentario y liberada hacia la hemolinfa, produciendo una elevación anormal de los niveles de glucosa en el plasma y por tanto afectando su utilización como fuente energética en *Penaeus japonicus* (Abdel Rahman *et al.*, 1979). Alvarado y Robinson (1979) plantean que una posible inhibición en la absorción de aminoácidos en el intestino puede ser debido a la presencia de glucosa. Aunque esta interacción no ha sido estudiada en camarones peneidos, esto podría ser otra posible explicación a los pobres crecimientos observados en los camarones alimentados con glucosa (Shiau, 1998).

Muy poco es conocido sobre la utilización de los carbohidratos en la fase larval de los camarones peneidos. Niall *et al.* (1989) señalan que carbohidratos de bajo peso molecular deben ser los constituyentes apropiados para las dietas de protozoas de *Penaeus monodon*, debido a las bajas actividades encontradas de alfa-amilasa. Una mezcla de glucosa-sucrosa y alfa-almidón produce buenas tasas de crecimiento y supervivencia en larvas de *Penaeus japonicus* (Teshima y Kanazawa, 1984). El uso de una mezcla de diferentes carbohidratos en la dieta parece ser más efectiva que el empleo de una sola fuente (D'Abramo y Conklin, 1995).

Aunque parecen existir importantes diferencias en la utilización del almidón dependiendo de la fuente y el grado de gelatinización de éste (D Abramo y Conklin, op.cit.), el desarrollo larval de *Penaeus vannamei* no se vio afectado por la calidad del almidón de maíz suministrado soluble, estándar con alto contenido de amilopectina o pregelatinizado (Le Moullac *et al.*, 1994).

1.3 Lípidos.

Los lípidos juegan un rol importante en la nutrición de los camarones, no sólo por ser una fuente importante de energía, sino también fuente de ácidos grasos esenciales, esteroides y fosfolípidos.

Teshima y Kanazawa (1984) estudiaron el requerimiento dietético de lípidos totales en las larvas de *Penaeus japonicus* utilizando aceite de hígado de abadejo y lecitina de soya. Ellos señalan que con niveles entre 6.5-16.5% no se observan diferencias significativas en el crecimiento y la supervivencia.

Excesivos niveles de lípidos en las dietas de crustáceos, tienen efectos adversos en su crecimiento y supervivencia (Briggs *et al.*, 1994), sin embargo, algunos de los resultados alcanzados pueden deberse a las diferentes calidades de los lípidos empleados en la confección de alimento.

Los camarones peneidos no tienen un definido requerimiento lipídico. El aspecto único de la nutrición de lípidos es el requerimiento de ácidos grasos poliinsaturados, fosfolípidos y esteroides (Shiau, 1998).

Existe una necesidad de ácidos grasos poliinsaturados (AGPI) de la serie del linolénico (n-3) para los estadios larvales de *Penaeus japonicus*, siendo más efectivos que los de la serie del linoleico (n-6) (Jones *et al.*, 1979, Teshima *et al.*, 1982). Los requerimientos de los ácidos grasos esenciales parecen variar con los niveles de fosfolípidos dietéticos (Kanazawa *et al.*, 1985).

A medida que avanza el desarrollo larval de *Penaeus monodon*, los niveles de los ácidos grasos 16:1 y 18:1 decrecen, con un correspondiente incremento de los AGPI, particularmente 20:5 n-3 y 22:6 n-3, indicando la importancia de los AGPI como componentes dietéticos (Millamena y Quintio, 1985). Buenas producciones de larvas y postlarvas tempranas de *P. monodon* y *P. stylirostris* (Leger *et al.*, 1986) se obtienen suministrando Artemia enriquecida con AGPI de la serie n-3 (Kontara, 1986). Niveles entre 12-22 mg/g peso seco de lípido, aumentan la capacidad de las postlarvas a soportar condiciones de estrés (Rees, 1994). Se ha sugerido que los AGPI mejoran la resistencia a las enfermedades (Chamberlain, 1995).

Ha sido demostrado en larvas y juveniles de *penaeus* spp. que el patrón de ácidos grasos refleja el contenido del alimento (Bottino *et al.*, 1980; Catcutan, 1991; Mourente *et al.*, 1995; Montano y Navarro, 1996). En Ecuador, los perfiles de ácidos grasos de las larvas silvestres de *Penaeus vannamei* no fluctúan con relación a los cambios climáticos o área geográfica. Al compararse con las larvas de cultivo, éstas presentan altos valores de 18:2 n-6 y 18:3 n-3

y contenidos más bajos de 20:5 n-3 y 22:6 n-3 que las silvestres (Pedrazzoli *et al.*, 1995). La determinación de la composición de los ácidos grasos en camarones silvestres podría servir como una aproximación de sus necesidades nutricionales y constituir un indicador para la adición de lípidos en las dietas.

En general en las investigaciones sobre requerimientos de ácidos grasos, se emplean ácidos grasos libres o ésteres metílicos o etílicos para manipular la composición de las dietas. No obstante, los ésteres metílicos o etílicos de ácidos grasos no son encontrados en el alimento natural del camarón, produciendo pobres crecimientos en *Penaeus monodon* cuando se incluyen en la dieta, no recomendándose para los estudios de requerimientos de ácidos grasos (Glencross y Smith, 1997). Podrían emplearse para este fin los ácidos grasos libres, los cuales presentan un mayor valor nutricional que los triglicéridos, como componentes de las dietas de protozoas de esta especie (Niall *et al.*, 1989).

Los fosfolípidos son el segundo componente lipídico más abundante dentro del cuerpo del animal, después de los triglicéridos, y juegan un importante papel en la movilización del colesterol y los triglicéridos del hepatopáncreas a la hemolinfa (Teshima, 1986a y 1986b). En unión con las proteínas forman la estructura lipoproteica básica de las membranas biológicas.

La necesidad de incluir fosfolípidos a la dieta de larvas de *Penaeus japonicus* fue señalada por Teshima *et al.* (1982, 1993). La eficacia de los fosfolípidos en mejorar el crecimiento y la supervivencia varía con las clases y fuentes de fosfolípidos. Fosfatidilcolina (PC) del huevo de bonito y fosfatidilinositol (PI) de soya, presentan las mayores eficiencias. Además, PC y PI conteniendo altas proporciones de ácidos grasos poliinsaturados de la serie n-3, son más efectivos para promover buenos desarrollos larvales (Kanazawa *et al.*, 1985). Una dieta ausente de lecitina produjo una mortalidad del 100% antes de alcanzar el estadio de mysis en *P. japonicus*, sin embargo, un 3 % de inclusión de lecitina de soya produjo buenos crecimientos, indicando el requerimiento de este fosfolípido para una adecuada supervivencia y altas tasas de crecimiento en los estadios larvales (Kanazawa, 1982).

El efecto de fosfatidilcolina en el desarrollo de las larvas de *Penaeus japonicus* fue investigado por Camara *et al.* (1997), señalando que una óptima metamorfosis de la larva se alcanza con niveles de 15-30 g/kg de dieta de PC de soya y que el requerimiento de PC disminuye con la edad de la postlarva. El crecimiento postlarval de esta especie se estimula hasta el día 17 con una dieta rica en fosfolípidos, después de lo cual un mayor desarrollo se obtuvo al no incluirlo en el alimento (Tackaert *et al.*, 1991).

La habilidad de los peces marinos y crustáceos de biosintetizar fosfolípidos a partir de ácidos grasos y diglicéridos, fue consignado por Lui *et al.* (1974) sin embargo aún no está confirmado si existe un verdadero requerimiento de fosfolípidos para camarones. No obstante, su efecto benéfico en las larvas al ser incluidos en las dietas, ha sido demostrado, y puede ser debido a un requerimiento específico de algunos fosfolípidos para el transporte de lípidos en la hemolinfa, particularmente el colesterol y a una baja tasa de biosíntesis de fosfolípidos en relación a su demanda metabólica durante el desarrollo larval (Teshima *et al.*, 1986c). Esta capacidad limitada para la biosíntesis de fosfolípidos también fue encontrada en hembras maduras de *Penaeus vannamei* (Cahu *et al.*, 1994).

Los crustáceos son incapaces de sintetizar esteroides de *novo* a partir del acetato y mevalonato (Kanazawa, 1984). Óptimos niveles de colesterol en larvas de *Penaeus japonicus* fueron estimados en 1% (Teshima *et al.*, 1982).

Se examinó el valor nutricional de 11 esteroides en larvas de *Penaeus japonicus*, demostrándose que el colesterol presentó el mayor valor dietético en términos de promover el crecimiento y la supervivencia, aunque dietas conteniendo ergosterol o 24-metileno colesterol no resultaron significativamente diferentes en las tasas de supervivencia con respecto al colesterol, sugiriendo que las larvas de esta especie son capaces de convertir estos compuestos a colesterol (Teshima *et al.*, 1983)

Aunque se ha especulado sobre la posible interacción del colesterol y los fosfolípidos en el crecimiento de los camarones, estudios realizados en larvas de *Penaeus japonicus* (Teshima *et al.*, 1982) y juveniles de *P. penicillatus* y *P. monodon* (Chen y Jenn, 1991; Chen, 1993) demuestran que no parece haber interacción entre esos dos nutrientes.

1.4 Vitaminas y Minerales.

El estudio de los requerimientos de vitaminas en los peneidos ha tenido un desarrollo acelerado en los últimos años, sin embargo estos están referidos a juveniles de varias especies.

El conocimiento de los requerimientos de vitaminas en larvas ha estado basado en la investigaciones realizadas en *Penaeus japonicus*. Kanazawa (1984) usando una dieta microparticulada, encuentra que esta especie requiere vitamina E, ácido nicotínico, colina, piridoxina, biotina, ácido fólico, ácido ascórbico, cianocobalamina, vitamina D, inositol, riboflavina, tiamina y beta-caroteno. El déficit de una de esas vitaminas causó el cese o el retardo de la metamorfosis y una alta mortalidad durante el desarrollo larval. Este autor indica que los requerimientos de algunas vitaminas tales como el ácido ascórbico son aparentemente más altos para larvas que para juveniles, aunque es posible que ocurran pérdidas hacia el agua antes de la ingestión del alimento.

El ácido ascórbico (AA) se considera un componente dietético esencial para varios estadios de desarrollo de organismos acuáticos. Los estadios larvales de peces y camarones parecen ser más susceptibles a deficiencias de este nutriente. Debido a que el AA es fácilmente oxidado a una forma inactiva, actualmente se están empleando formas químicamente estables de ascorbato para minimizar las pérdidas de la actividad de la vitamina C.

Empleando *Artemia* enriquecida con ascorbil-palmitato, al evaluar la condición fisiológica de larvas de camarón, se encuentra una mayor resistencia osmótica (Lavens *et al.*, 1998). Estos autores, incorporando ésteres de ascorbil fosfato a dietas formuladas, determinaron los requerimientos mínimos para la larvicultura de *Penaeus monodon* y *P. vannamei*. Estos fueron 20 y 130 mg AA/kg de dieta, respectivamente. Para asegurar suficiente resistencia a situaciones de estrés y al ataque de enfermedades, los niveles recomendados de AA deben superiores a 200 y 2000 g AA/kg de dieta, respectivamente.

Los camarones pueden absorber minerales del agua circundante aunque necesitan de una fuente dietética que le suministre ciertos minerales para el crecimiento, debido a pérdidas durante la muda.

El conocimiento de las necesidades dietéticas de minerales durante el período larval es prácticamente nulo. Besbes y Guillaume (1989), suplementando con hierro dietas para larvas de *Penaeus japonicus*, indican que tiene un pronunciado efecto en retardar el crecimiento. Ciertos minerales suplementados en exceso en la dieta pueden actuar negativamente al alterar la captación de otros minerales (D' Abramo y Conklin, 1995). Futuras investigaciones en este campo son necesarias.

2. Utilización del alimento vivo y las dietas artificiales en la fase larval.

Diferentes especies de algas han sido utilizadas para la alimentación larval. Las microalgas presentan una calidad proteica alta, una composición variable de azúcares, en general son ricas en AGPI (20:5 n-3 y 22:6 n-3) y en ácido ascórbico y riboflavina (Brown *et al.*, 1997). Los fitoflagelados *Isochrysis* spp. y *Tetraselmis* spp. (Alfonso, 1996, Galgani y AQUACOP, 1988) y las diatomeas *Skeletonema costatum*, *Thalassiosira* spp. y *Chaetoceros* spp. (Hudinaga, 1942; Gallardo *et al.*, 1995; García *et al.*, 1997) forman parte de los esquemas de alimentación de la mayoría de los laboratorios de cría de larvas en el mundo, combinándose en la dieta, 2 ó 3 especies para un mejor balance nutricional.

Los nauplios de *Artemia* constituyen el componente vivo animal más comúnmente empleado para la alimentación de mysis y protozoas 2 y 3 (Kuban *et al.*, 1985; Jones *et al.*, 1987). Otros invertebrados como rotíferos y nemátodos también son incluidos en las dietas en estos estadios (Gabsa, 1982; Emerson, 1984; Fletcher, 1995).

El enriquecimiento del alimento vivo (bioencapsulación) ha permitido incorporar diferentes nutrientes (AGPI, vitaminas, pigmentos, etc.) a organismos usados en la alimentación larval (Ozkizelcik y Chu, 1994; Salhi *et al.*, 1994; Fletcher *et al.*, 1995). Los requerimientos de AGPI en *Penaeus monodon* (Rees *et al.*, 1994), y las necesidades de astaxantina para lograr incrementos en la pigmentación larval de *P. indicus* (Fletcher *et al.*, 1995) fueron determinados a través de la técnica de la bioencapsulación.

En este sentido, recientes estudios realizados por Le Vay *et al.* (1993), Jones *et al.* (1993) y Kumlu y Jones (1995), empleando alimento microencapsulado y alimento vivo y por Rodríguez *et al.* (1994) utilizando algas y *Artemia* para el cultivo larval, evidencian la gran flexibilidad en la respuesta de las enzimas digestivas a la dieta.

Las protozoas muestran una baja respuesta en la actividad de las enzimas digestivas cuando se alimentan exclusivamente con dietas artificiales, pero la adición de algas eleva la actividad de la tripsina, mejorando el crecimiento y la supervivencia (Le Vay *et al.*, 1993; Kumlu y Jones, 1995).

Se ha sugerido que las algas podrían contener algunas sustancias que dispararan la actividad enzimática o mejoraran la digestión del alimento. También podrían actuar proveyendo de una fuente proteica fácilmente digerible (Le Vay *et al.*, 1993; Rodríguez *et al.*, 1994).

Una alta actividad de la tripsina se observa en el estadio de mysis cuando se alimenta exclusivamente con dietas microencapsuladas. Esto parece ser una respuesta a bajas disponibilidades de proteína dietética debido a una pobre digestibilidad (Jones et al., 1993; Kumlu *et al.*, 1994). Mysis alimentadas con nauplios de *Artemia* tuvieron un descenso en la actividad de la tripsina, lo cual puede deberse a que éstas proveen de formas de nutrientes más accesibles (Le Vay *et al.*, 1993).

En general, los pobres crecimientos que se observan en la fase larval cuando se alimentan con dietas artificiales, aún con altos contenidos proteicos, parece indicar una baja asimilación de la proteína y/o la ausencia de otros factores esenciales para el crecimiento. Minimizar las pérdidas de nutrientes en el agua contribuirá a mejorar la eficiencia del alimento.

La inclusión en las dietas artificiales de algunos compuestos nitrogenados de bajo peso molecular tales como péptidos (Ala-Gly, Ala-Val, Gly-Gly-Gly) y la betaína han tenido efecto en promover el crecimiento en larvas de camarón (Teshima *et al.*, 1993). El empleo de olaquinox en protozoas y mysis de *Penaeus orientalis* produjo un resultado similar (Xu *et al.*, 1988).

La profundización del conocimiento de la fisiología del sistema digestivo en las larvas, así como el desarrollo de dietas artificiales que promuevan crecimientos similares a los obtenidos con el alimento vivo, harán posible un avance acelerado en los estudios sobre los requerimientos nutricionales. Simultáneamente, se hace necesario elaborar dietas de referencia y metodologías de investigación estándar para poder establecer comparaciones entre las diferentes especies cultivadas.

Referencias:

- Abdel-Rahman, S. A., A. Kanazawa y S-I. Teshima.** (1979). Effects of dietary carbohydrate on the growth and the levels of the hepatopancreatic glycogen and serum glucose of prawn. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 45(12):1491-1494.
- Admiral, W., H. Peletier, R. W. Laane.** (1986). Nitrogen metabolism of marine planktonic diatoms: excretion, assimilation and cellular pools of free aminoacids in seven species with different cell size. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 98:241-263.
- Alfonso, E.** (1996). Larvicultura de Camarones Marinhos. Em: Anais do Primeiro Workshop do Estado do Ceara sobre Cultivo de Camarao Marinho. T.C.V. Gesteira e A.J.P. Nunes (eds). Fortaleza, Ceara, Brasil, pp:86-100
- Alvarado, F y J. W. L. Robinson.** (1979). A kinetic study of the interaction between aminoacids and monosaccharides of the intestinal brush-border membrane. *J. Phys.* 295:457-475.
- Andrews, J. V., L. V. Sick y G. J. Baptistv.** (1972). The influence of dietary protein and energy level on growth and survival of penaeid shrimp. *Aquaculture* 1:341-347.
- Besbes, R y J. Guillaume.** (1989). Effect of protein level and iron supplementation on the growth and survival of *Penaeus japonicus* larvae fed microboun diets. ICES Council Meeting, Collected Papers, 15 pp.
- Bottino, M., J. Gennity, M. Lilly, E. Simmons y G. Finne.** (1980). Seasonal and nutritional effects of the fatty acids of three species of shrimp, *Penaeus setiferus*, *P. aztecus* y *P. duorarum*. *Aquaculture* 19:139:148.
- Briggs, M. R., J. H. Brown y C. J. Fox.** (1994). The effect of dietary lipid and lecithin levels on the growth, survival, feeding, efficiency, production and carcass composition of postlarval *Penaeus monodon* Fabricius. *Aquaculture and Fisheries Management* 25:279-294.
- Brown, M. R., S. W. Jeffrey, J. K. Volkman y G. A. Dunstan.** (1997). Nutritional properties of microalgae for mariculture. *Aquaculture* 151:315-331.

- Camara, M. R., P. Cotteau y P. Sorgeloos.** (1997). Dietary phosphatidylcholine requirements in larval and postlarval *Penaeus japonicus* Bate. *Aquacult. Nutr.* 3(1):39-47.
- Catacutan, M. R.** (1991). Growth and fatty acid composition of *Penaeus monodon* juveniles fed various lipids. *Bamidgeh* 43:47-56.
- Coloso, R. Y L. J. Cruz.** (1980). Preliminary studies in some aspects of amino acids biosynthesis in juvenile *Penaeus monodon* Fabricius: I. Incorporation of ¹⁴C from (U-¹⁴C) to amino acids of precipitable protein. *Bull. Phil. Biochem. Soc.* 3(1-2), 12-2
- Coutteau, P., M. R. Camara y P. Sorgeloos.** (1996). The effect of different levels and sources of dietary phosphatidylcholine on the growth, survival, stress resistance and fatty acids composition of postlarval *Penaeus vannamei*. *Aquaculture* 147:261-273
- Cowey, C. D. Y J. R. Sargent.** (1975). Nutrition. In: W. Hoar y R. Randall (Eds.). *Fish Physiology*, vol. III, Acad. Press, London, pp. 1-69.
- Chamberlain, G. W.** (1995). Frontiers in shrimp nutrition research. Pp:108-117. In: Browdy, C. L. Y L. S. Hopkins (Eds.). *Swimming through troubled water. Proceedings Special Session Shrimp Farming, Aquaculture* 95.
- Chen, H-Y.** (1993). Recent advances in nutrition of *Penaeus monodon*. *J. World Aquac. Soc.* 24(2):231-240.
- Chen, H. y J. S. Jenn.** (1991). Combined effects of dietary phosphatidylcholine and cholesterol on the growth, survival and body lipid composition of marine shrimp, *Penaeus penicillatus*. *Aquaculture* 96:167-178.
- Chen, H.Y., T. Len y I. Roeleants.** (1992). Quantification of arginine requirement of juvenile marine shrimp *Penaeus monodon* using microencapsulated arginine. *Mar. Biol.* 114:229-233.
- D Abramo, L. y D. E. Conklin** (1995). New developments in the understanding of the nutrition of penaeid and caridean species of shrimp. Pp:95-117. In: Browdy, C. L. Y J. S. Hopkins (Eds.). *Swimming through troubled water. Proceedings Special Session Shrimp Farming Aquaculture* 95.
- Deshimaru, O.** (1981). Studies on nutrition and diet for prawn, *Penaeus japonicus*. *Mem. Kagoshima Fish. Exp. Sta.* 12:1-118.
- Deshimaru, O. y Y. K. Kuroki.** (1975). Studies on a purified diet for prawn. V. Evaluation of casein hydrolyzates as a nitrogen source. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 41:301-304.
- Emerson, W. D.** (1984). Predation and energetics of *Penaeus indicus* (Decapoda:Penaeidae) larvae feeding on *Brachionus plicatilis* and *Artemia* nauplii. *Aquaculture* 38(3):201-209.
- Fletcher, D. J., M. Kumlu, C. Fisher.** (1995). Growth and survival of *Penaeus indicus* larvae fed on the nematode *Panagrellus redivivus* enriched with astaxanthin and various marine lipids. *World Aquaculture Soc., Aquaculture* 95, Canada.
- Fyhn, H. J.** (1989). First feeding of marine fish larvae: are free amino acids the source of energy?. *Aquaculture* 80:111-120.
- Gabsa, P. G.** (1982). Recent development in design and management of small scale hatchery for *Penaeus monodon* in the Philippines. *FAO, UNDP. Develp. Coord. Progr.*, pp.77-86.
- Galgani, M. L. y AQUACOP.** (1988). Essais de substitution des algues vivantes par des microparticules inertes pour l'alimentation des larves zoe de crevettes peneides. *Aquaculture* 69:115-127.
- Gallardo, P., E. Alfonso, G. Gaxiola, L. Soto y C. Rosas.** (1995). Feeding schedule for *Penaeus setiferus* larvae based on diatoms (*Chaetocerus ceratosporum*), flagellates (*Tetraselmis chuii*) and *Artemia* nauplii. *Aquaculture* 131:239-252.
- García, T., G. Mrquez, R. Gelabert, O. Carrillo, L. Vidal y U. Becquer.** (1997). Evaluación de la levadura torula seca en dietas microparticuladas para la alimentación de larvas y postlarvas del camarón blanco *Penaeus schmitti*. *IV Congreso Ecuatoriano de Acuicultura, Guayaquil*.
- Gilles, R.** (1979). Intracellular organic osmotic effectors In: R. Gilles (Ed), *Mechanism of osmoregulation in animals*. Wiley and Sons, Chichester, pp. 111-154.
- Glencross, B. D. y D. M. Smith.** (1997). Comparison of triacylglycerols, esterified and free fatty acids as neutral lipid sources in the diet of the prawn *Penaeus monodon*. *Aquaculture* 159:67-85.
- Hudinaga, M.** (1942). Reproduction, development and rearing of *Penaeus japonicus* Bate. *Japan J. Zool.* 10(2):305-393.
- Jones, D. A., K. Kurmaly y A. Arshard.** (1987). Penaeid shrimp hatchery trials using microencapsulated diets. *Aquaculture* 64:133-146.
- Jones, D. A., M. S. Kamarudin y L. Le Vay.** (1993). The potential for replacement of live feeds in larval culture. *J. World Aquacult. Soc.* 24(2):199-210.

- Jones, D., A. Kanazawa y K. Ono.** (1979). Studies on the nutrition requirements of the larval stages of *Penaeus japonicus* using microencapsulated diets. *Mar. Biol.*, 54:261-267.
- Kanazawa, A.** (1992). Penaeid nutrition,. In: G. D. Pruder, C. Langdon y D. Conklin (Eds.). Proceedings of the 2nd Int. Conf. On Aquaculture Nutrition:Biochemical and Physiological Approach to Shellfish Nutrition, Louisiana State Univ, Baton Rouge, L.A., pp:98-105.
- Kanazawa, A. y S. Teshima.** (1981). Essential amino acids of the prawn. *Bull Jap. Soc. Sci. Fish.* 47, 1357-1377.
- Kanazawa, A., S-I Teshima y M. Sakamoto.** (1985). Effects of dietary lipids, fatty acids and phospholipids on growth and survival of prawn (*Penaeus japonicus*) larvae. *Aquaculture* 50:39-49.
- Kanzawa, A.** (1984). Nutrition of penaeid prawns and shrimps. Proceedings First Int. Conf. Culture Penaeid Prawns, Philippines, pp:123-130.
- Khannapa, A.** (1979). Effect of various protein levels on growth and survival rates of *Penaeus monodon*. *Q. Res. Rep., Aquacult. Dep. SE Asian Fish. Dev. Cent.* 1:24-28.
- Kontara, E. K.** (1986). Preliminary results in larval rearing of tiger shrimp *Penaeus monodon* that receive Artemia nauplii fed with lipid containing omega 3-HUFA. *Bull. Brackishwat. Aquacult. Dev. Cent. Japan*, 8(1):43-52.
- Kuban, F. D., A. L. Lawrence y J. S. Wilkenfield.** (1985). Survival, metamorphosis and growth of larvae from four penaeid species fed six food combinations. *Aquaculture* 47:151-162.
- Kumlu, M. y D. A. Jones.** (1994). Recent advances in the development of microencapsulated diets for shrimp larval culture. Pp. 205-208. In: Kas, H. Y A. Hincal (Eds). 9th Int. Symp. Microencapsulation, Turquia.
- Kumlu, M. y D. A. Jones.** (1995). The effect of live and artificial diets on growth, survival and trypsin activity in larvae of *Penaeus indicus*. *J. World Aquacult. Soc.* 26(4):406-415.
- Kurmanly, K., D. A. Jones, A. B. Yule y J. East.** (1989). Comparative analysis of the growth and survival of *Penaeus monodon* Fabricius larvae, from protozoa I to postlarva I, on live feeds, artificial diets and on combinations of both. *Aquaculture* 81 :27-35.
- Laveus P., G. Merchie y P. Sorgeloos.** (1998). Critical reviews of the larval fish and crustacean feeding methods with ascorbic acid enriched diets: effects on fish and shrimp growth, stress and disease resistance. *World Aquaculture* 98, Las Vegas, U.S
- Le Moullac, G., A. Van Wormhoudt y AQUACOP.** (1994). Adaptation of digestive enzymes to dietary protein, carbohydrate and fibre levels and influence of protein and carbohydrate quality in *Penaeus vannamei* larvae (Crustacea, Decapoda). *Aqua. Living. Resour.* 7: 203-210.
- Le Vay, L., A. Rodríguez, M. S. Kamarudin y D. A. Jones.** (1993). Influence of live and artificial diets on tissue composition and trypsin activity in *Penaeus japonicus* larvae. *Aquaculture* 118:287-297.
- Leger, P., G.f. Bieber y P. Sorgeloos.** (1986). Promising results of larval rearing of *Penaeus stylirostris* using a prepared diet as algal substitute and for Artemia enrichment. *J. World Aquacult. Soc.* 16:354-367.
- Lion, C. H. Y S. D. Yang.** (1994). Dietary methionine requirements of *Penaeus monodon*. *Ann. Meeting Taiwan Fish. Soc. Doc* 5-8.
- Lovett, D. L. Y D. L. Felder.** (1989). Ontogeny of gut morphology in the white shrimp *Penaeus setiferus* (Decapoda, Penaeidae). *J. Morphology* 201:253-272.
- Lui, C. W., B. A. Sage y J. D O Connor.** (1974). Biosynthesis of lipovitellin by the crustacean ovary. *J. Exp. Zool.*, 188:289-296.
- Millamena, O. M. Y E. T. Quinitio.** (1985). Lipids and essential fatty acids in the nutrition of *Penaeus monodon* larvae. *Proceed. First. Int. Conf. Cult. Penaeid Prawns, Philippines*, pp.181.
- Millamena, O. M., M. N. Bautista, A. Kanazawa.** (1996). Valine requirement of postlarval tiger shrimp *Penaeus monodon*. *Aquaculture Nutrition*.
- Montana, M. y J. C. Navarro.** (1996). Fatty acids of wild and cultured *Penaeus vannamei* larvae from Ecuador. *Aquaculture* 142 (3-4):259-268.
- Mourente, G. A. Medina, S. González y A. Rodríguez.** (1995). Variations in lipid content and nutritional status during larval development of marine shrimp *Penaeus keraturus*. *Aquaculture* 130 (2-3):187-199.
- Niall, L., N. Mac Donald, J.R. Stark y M. Keith.** (1989). Digestion and nutrition in the prawn *Penaeus monodon*. *J. World Aquac. Soc.* 20(1).

- Ozkizilcik, S. y F. L. Chu.** (1994). Uptake and metabolism of liposomes by *Artemia* nauplii. *Aquaculture* 128:131-141.
- Pedrazzoli, A., C. Molina, M. Montoya, S. Townssend, A. Leon-Hing, Y. Paredes y J. Caldern.** (1995). Recent advances on nutrition of *Penaeus vannamei* in Ecuador. *Reviews in Fisheries Science*.
- Rees, J. F., Klure, S. Pryatiratitivorakul, P. Sorgeloos y P. Menasveta.** (1994). Highly unsaturated fatty acid requirements of *Penaeus monodon* postlarvae: an experimental approach based on *Artemia* enrichment. *Aquaculture* 122:193-207.
- Rodriguez, A., L. LeVay, G. Mourente y D. A. Jones.** (1994). Biochemical composition and digestive enzyme activity in larvae and postlarvae of *Penaeus japonicus* during herbivorous and carnivorous feeding. *Mar. Biol.* 118:45-51.
- Salhi, M., M. Izquierdo, C. Hernandez Cruz, M. Gonzalez, H. Fernández Palacios.** (1994). Effect of lipid and n-3 HUFA levels in microdiets on growth, survival and fatty acid composition of larval gilthead seabream (*Sparus aurata*). *Aquaculture* 124:275-2
- Shewbart, K. L., W. L. Mies y P. D. Ludwig.** (1972). Identification and quantitative analysis of the aminoacids present in protein of the brown shrimp *Penaeus aztecus*. *Mar. Biol.*, 64-67.
- Shiau, S-Y.** (1998). Nutrient requirements of penaeid shrimp. *Aquaculture* 164:77-93.
- Shiau, S. Y. y C. Y. Peng.** (1992). Utilization of different carbohydrates at different dietary protein levels in grass prawn, *Penaeus monodon*, reared in sea water. *Aquaculture* 101:241-250.
- Tacon, A.** (1989). Nutrición y alimentación de peces y camarones cultivados. Manual de Capacitación. FAO, Proyecto Aquila II. Documento de Campo no.4, pp.1-572.
- Takhaert, W., M. R. Camara y P. Sorgeloos.** (1991). The effect of dietary phosphatidylcholine in postlarval penaeid shrimp. II Preliminary culture results. In: Lavi 91 Fish and Crustacean Larviculture Symposium. Spec. Publ. 15:80-83.
- Teshima, S-I, A. Kanazawa, H. Sasada y M. Kawasaki.** (1982). Requirements of the larval prawn *Penaeus japonicus*, for cholesterol and soybean phospholipids. *Mem. Fac. Fish. Kagoshima Univ.* 31:193-199.
- Teshima, S-I, A. Kanazawa y M. Sakamoto.** (1982). Microparticulate diets for the larvae of aquatic animals. *Min. Rev. Data File Fish. Res.*, 2:67-86.
- Teshima, S-I, A. Kanazawa y H. Sasada.** (1983). Nutritional value of dietary cholesterol and other sterol to larval prawn *Penaeus japonicus* Bate. *Aquaculture* 31:159-167.
- Teshima, S.I. y A. Kanazawa.** (1984). Effects of protein, lipid and carbohydrate levels in purified diets on growth and survival rates of the prawn larvae. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 50(10):1709-1715.
- Teshima, S-I, A. Kanazawa y Y. Kakuta.** (1986a). Effects of dietary phospholipids on growth and body composition of the juvenile prawn. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 52:155-158.
- Teshima, S-I, A. Kanazawa y Y. Kakuta.** (1986b). Role of dietary phospholipids in the transport of C14 tripalmitin in prawn. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 52:515-523.
- Teshima, S-I, A. Kanazawa y Y. Kakuta.** (1986c). Effects of dietary phospholipids on lipid transport in the juvenile prawn. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 52:159-163.
- Teshima, S-I, A. Kanazawa y M. Yamashita.** (1986). Dietary value of several proteins and supplemental aminoacids for larvae of the prawn *Penaeus japonicus*. *Aquaculture* 51: 225-235.
- Teshima, S-I, A. Kanazawa y S. Koshio.** (1993). Recent developments in nutritional and microparticulate diets of larval prawns. *J. Aquacult. Bamidgeh*, 45(4):175-184.
- Tobias-Quinito, E. Y C. Villegas.** 1982. Growth, survival and macronutrient composition of *Penaeus monodon* abricius larvae fed with *Chaetoceros calcitrans* and *Tetraselmis chui*. *Aquaculture* 29:253-260.
- Xu, J., L. Weifeng y L. Daozheng.** (1988). The effects of promotor on the promoting growth of *Penaeus orientalis*. *Mar. Sci. Haiyang-Xexue* 5:35-39.
- Zheng, W., W. Li, A. Cai y W. Chen.** (1994). A study on the ingestion, absorption and utilization of *Penaeus japonicus*. *Acta Hydrobiol.* 18(11):59-64.