

Actividad Enzimática Digestiva, Ritmos Circadianos y su Relación con la Alimentación de Camarón

Nolasco Soria, Héctor y Vega Villasante, Fernando

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. Mar Bermejo No. 195, Col. Playa Palo Santa Rita C.P. 23090, La Paz, B.C.S., México. Tel: (112) 5 36 33, E-Mail: hnolasco@cibnor.mx

En la acuicultura del camarón, se han considerado como las variables más importantes a una serie de parámetros fisicoquímicos y biológicos como la salinidad, pH, turbidez, materia orgánica, temperatura, concentración de oxígeno, amonio, densidad de siembra, alimento natural disponible y el manejo de la alimentación artificial. En particular, en el manejo de la alimentación se ha dado especial énfasis al horario, frecuencia y ración de alimentación (Díaz-Granda, 1997). El análisis de la composición química de los tejidos de los organismos en cultivo o de su contenido estomacal se han utilizado para estimar los requerimientos nutricionales (Dall *et al.*, 1991). En general, en el medio silvestre o en cultivo, los camarones peneidos consumen alimentos de origen vegetal (Brison y Pace, 1978; Boddeke, 1983; Gleson y Wellington, 1998) y animal. De este último origen se han reportado diferentes animales en la dieta de peneidos tales como crustáceos, oligoquetos, moluscos, poliquetos, copépodos, y pericáridos, entre otros (Marte, 1980; Rader, 1984; Fleger, 1985; Hill y Wassenberg, 1987; Wassenberg, 1987; Wassenberg y Hill, 1987). A pesar que el alimento natural tiene una gran importancia en la alimentación de los camarones peneidos en cultivo (Tacon, 1985; Hepher, 1993), sobre todo en los estadios tempranos de desarrollo del organismo, la alimentación de animales en engorda sigue siendo manejada mediante el suministro de alimento peletizado. Anderson y col. (1987) en experimentos de engorda de camarón (*Penaeus vannamei*), utilizando isótopos de carbono, determinaron que la contribución del alimento peletizado en el sistema de cultivo semi-intensivo fue entre el 30-40% y el resto del crecimiento fue resultado del consumo de alimento natural. A pesar de lo anterior, el uso de alimento peletizado ha representado para los acuicultores uno de los gastos más importantes en la producción de camarón, representando incluso arriba del 50% del costo de producción (Civera *et al.*, 1993).

La calidad del alimento, como el manejo del alimento, juegan un papel muy importante en la eficiencia de la conversión alimenticia; en relación a esto, una mala estabilidad del alimento en el agua o una sobrealimentación influirán en el deterioro del estanque (Díaz-Granda, 1997). Incluso, alimentos de buena calidad pueden dar pobres resultados (alto factor de conversión alimenticia) si no se emplean adecuadas estrategias de alimentación (Arrivillaga-Cortés y Villagran-Colón, 1992). En general se considera que las alimentaciones múltiples mejoran el crecimiento y el factor de conversión alimenticia (Sedwick, 1979; Wassenberg y Hill, 1987; Chamberlain, 1988; Wyban y Sweeney, 1989; Dall *et al.*, 1991) y reducen la acumulación de alimento sin consumir. Esta estrategia de alimentación puede ser combinada con el suministro de alimento en las horas de mayor actividad de los camarones (Díaz-Granda, 1997). Clifford (1993) sugiere que el número de alimentaciones diarias pudiera ser basada en la estabilidad del alimento e incluir un número mínimo de 3-4 alimentaciones diarias. Así mismo, la ración y frecuencia de alimentación es también ajustada en función del desarrollo del cultivo (Bardach, *et al.*, 1986).

Nolasco-Soria, H. y F., Vega-Villasante. 2000. Actividad enzimática digestiva, ritmos circadianos y su relación con la alimentación del camarón. pp 149-165 En: Civera-Cerecedo, R., Pérez-Estrada, C.J., Ricque-Marie, D. y Cruz-Suárez, L.E. (Eds.) Avances en Nutrición Acuícola IV. Memorias del IV Simposium Internacional de Nutrición Acuícola. Noviembre 15-18, 1998. La Paz, B.C.S., México.

En la Tabla 1 se muestra el calendario de alimentación utilizado para maximizar el crecimiento de *Penaeus japonicus* ("kuruma") donde se varía la ración y la frecuencia de alimentación.

Tabla 1. Calendario de alimentación para el camarón "KURUMA" (*Penaeus japonicus*) cultivado en Japón

Peso de los camarones individuales (g)	Tipo de alimento	Ración alimenticia (% del peso total del camarón)	Frecuencia de alimentación
0.1-0.5 (Primeros días después del confinamiento)	Almeja y camarón molidos	200-300	2-3 veces al día
0.1-0.5	Almeja y camarón molidos	50	2-3 veces al día
0.5-1.0	Almeja molida o camarones pequeños enteros	25	2-3 veces al día
1.0-2.0	Almeja molida o camarones pequeños enteros	25	1 vez al día antes de la puesta del sol
2.0-10.0	Pescado desmenuzado o de preferencia carne sin grasa o almeja molida	15	1 vez al día antes de la puesta del sol
10.0-20.0	Pescado desmenuzado o de preferencia carne sin grasa o almeja molida	5	1 vez al día antes de la puesta del sol

De la estrategia de alimentación anterior podemos observar, como se hace en la mayoría de los cultivos de camarones peneidos, que la ración y en particular la frecuencia de alimentación es mayor en los primeros estadios de desarrollo del cultivo y menor al final del mismo. Así mismo, para esta especie se considera que los organismos una vez que alcanzan tallas de 1-2 g son de hábitos nocturnos, por lo que la alimentación única se hace al atardecer.

Clifford (1993) propuso la alimentación en los horarios de 0700h, 1300h, 1800h y 2300h para *Penaeus vannamei*. Akiyama y Chwang (1989) propusieron un régimen de alimentación preferencialmente nocturno variando los horarios y raciones de alimentación (0600h, 20%; 1000h, 10%; 1400h, 10%; 1800h, 30%; 2200h, 30%). Así mismo, para el caso de *Penaeus japonicus*, en muchas granjas solo se suministra alimento durante la noche (Anónimo, 1990). En contraste a lo anterior, Wyban y Sweeney (1989) reportaron que la alimentación de camarones de *Penaeus vannamei* en los horarios diurnos provocaron un mayor crecimiento que en los horarios nocturnos.

Por otro lado, Reymond y Lagardere (1990) han reportado que la actividad y la preferencia del alimento cambia con la edad del camarón; en experimentos con *Penaeus monodon* encontraron que los animales pequeños (0.5g) comieron durante el día y la noche. Animales de 3 g comieron preferentemente en la noche, y animales grandes (7 g) comieron casi exclusivamente durante la noche. En contraste, MacTigue y Feller (1989) no encontraron evidencias significativas de una periodicidad en la actividad alimentaria en *Penaeus setiferus*. Todo lo anterior nos indica el gran desconocimiento que se tiene para lograr el diseño de dietas específicas y de estrategias de alimentación apropiadas para la especie en cultivo.

Aunado a lo anterior, existen dos fenómenos naturales que tienen una influencia importante en el estado fisiológico de los camarones: el ritmo circadiano y el ciclo de muda.

Los ritmos biológicos han sido ampliamente estudiados en animales (Enright, 1970, 1975, 1977, Palmer, 1973, 1974; De Coursey, 1976; Arechiga, 1977; Naylor y Hartnoll, 1979), donde se propone la participación de un marcapasos biológico que opera las funciones rítmicas de los animales. Estos marcapasos biológicos pueden ser modulados por fenómenos físicos cíclicos como los ciclos anuales, lunares, diarios, de mareas, etc. (Díaz-Granda, 1997).

En los crustáceos se han encontrado ritmicidad diaria en diversos eventos: desde bioquímicos relacionados con la concentración de proteínas, aminoácidos libres, ácidos grasos, pigmentos, etc., en diversos tejidos; la secreción de enzimas digestivas en el tracto digestivo, y otros como la actividad locomotora y alimentaria (Vázquez-Boucard *et al.*, 1985; Boghen y Ceccaldi, 1987, Natarajan, 1990; Van Herp *et al.*, 1984; Vázquez-Boucard *et al.*, 1989; Moureau, *et al.*, 1984; Van Wormhoudt, 1974, 1978, 1980; Díaz-Granda, 1997; González *et al.*, 1997; Quadros-Seiffert, 1997). Uno de los tejidos más estudiados en los crustáceos es la hemolinfa. En este tejido se han demostrado ritmos circadianos de concentración de proteínas y aminoácidos (en *Penaeus japonicus*, Vázquez-Boucard *et al.*, 1985; en *Cancer pagurus*, Boghen y Ceccaldi, 1987); de carbohidratos (en *Penaeus monodon* y *Penaeus indicus*, Natarajan, 1990; en *Palaemon serratus*, Van Herp *et al.*, 1984), lípidos y lipoproteínas (en *Penaeus japonicus*, Vázquez-Boucard *et al.*, 1989), de esterasas (en *Penaeus japonicus*, Moureau, *et al.*, 1984).

Van Wormhoudt (1980) encontró en *Palaemon serratus* un comportamiento sincrónico bifásico en la producción de enzimas digestivas como DNAsas, RNAsas, fosfodiesterasas, fosfatasa, amilasas y proteasas. En el caso de peneidos como *Penaeus schmitti* y *Penaeus notialis* también se han llevado al cabo estudios del ritmo circadiano de producción de enzimas digestivas.

González *et al.*, (1995) realizaron experimentos con organismos adultos de *Penaeus schmitti* y *Penaeus notialis* para determinar los ritmos circadianos de enzimas proteolíticas. Estos autores encontraron que en organismos alimentados "ad libitum" presentan un ritmo circadiano bifásico en ambas especies con una separación de aproximadamente 12 h entre cada uno de los dos picos de actividad proteolítica (figura 1).

Para *Penaeus schmitti* el primer pico de proteasas generales, tripsina y quimotripsina se presenta a las 10:00 h y el segundo a las 20:00 h para tripsina y a las 22:00 - 24:00 h para la quimotripsina y proteasas generales. En el caso de *Penaeus notialis* las tres enzimas alcanzan su primer pico a las 06:00 h y el segundo entre las 14:00 - 16:00 h. A nivel de ritmo circadiano de proteasas digestivas se observan comportamientos muy diferentes entre ambas especies para el periodo de 24 h considerado en este estudio. Los autores consideran que estos datos de actividad enzimática apoyan los hábitos alimentarios diurnos de *P. schmitti* y los hábitos nocturnos de *P. notialis*.

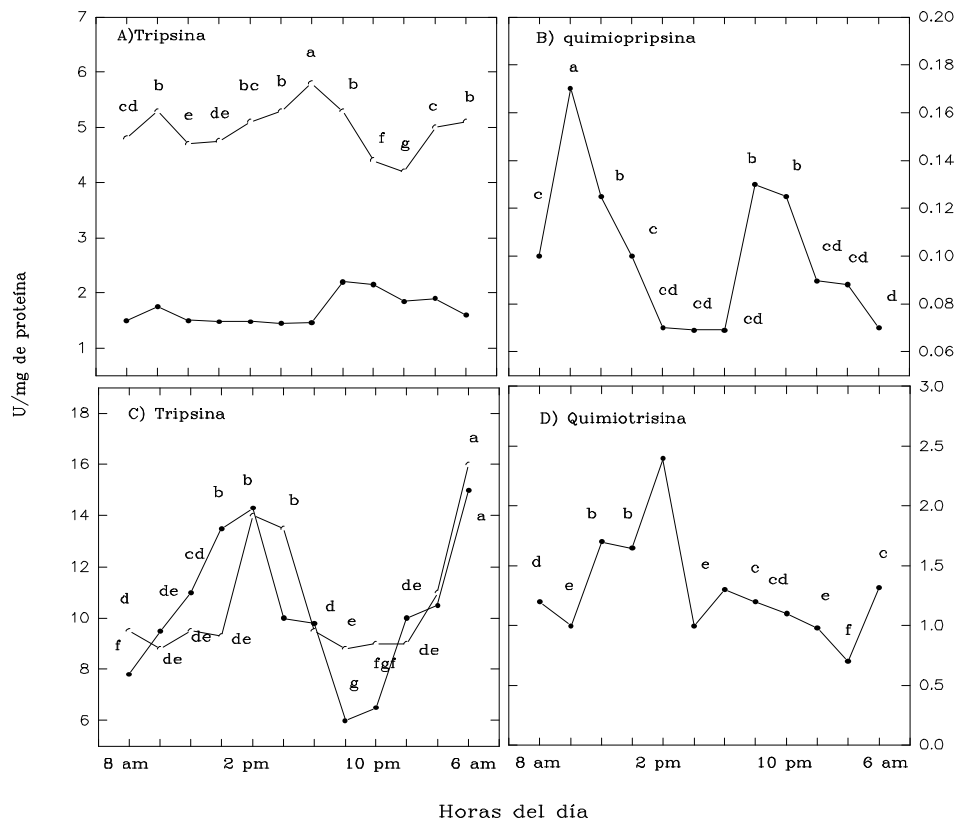


Figura 1. Ritmo circadiano de las principales enzimas proteolíticas de *Penaeus schmitti* (A y B) y *Penaeus notialis* (C y D).

En el mismo trabajo (González *et al.*, 1995) se realizaron experimentos para determinar el tiempo de inducción por alimentación de la actividad proteolítica en ambas especies de peneidos (figura 2). Los animales adultos (15) de cada especie se mantuvieron en ayuno por 48 h y después se les suministró alimento artificial. A diferentes tiempos (0,2,4,6, y 8 h para *P. schmitti* y 0, 2.5, 5, 7.5 y 10 h para *P. notialis*) se muestrearon tres organismos por especie para la obtención del hepatopáncreas para el análisis enzimático. Los resultados obtenidos muestran que para el caso de *P. schmitti* el pico de actividad tripsina encontrado demora 4 h y para quimotripsina y proteasas generales 6 h. en el caso de *P. notialis* el pico encontrado para las tres enzimas aparece a las 7.5 h después del estímulo alimenticio.

Sin embargo, los autores no mencionan la hora en la que se suministró el alimento a ambas especies, por lo que no se puede considerar la aparición de actividad enzimática debida la ritmo circadiano normal influenciado por el propio fotoperiodo o el reloj interno de los propios organismos; ni se menciona cuanto tiempo el alimento permaneció disponible a los organismos. Así mismo, la actividad proteolítica de organismos sin estímulo alimenticio a los mismos horarios de muestreo es desconocida.

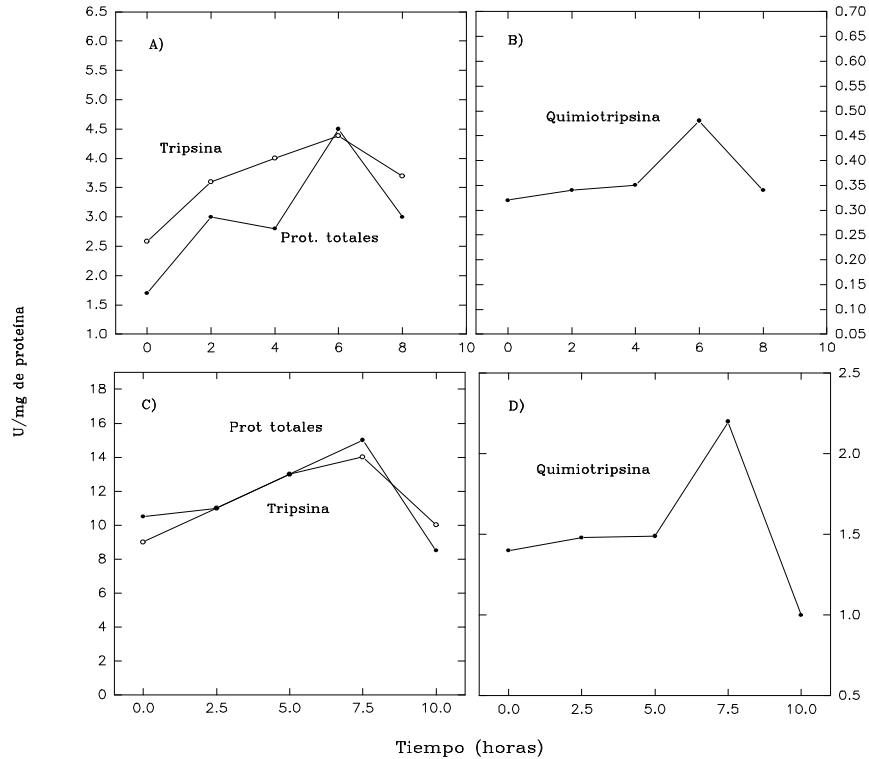


Figura 2. Tiempo de inducción de la actividad de las principales enzimas proteolíticas por el alimento en *Penaeus schmitti* (A y B) y *Penaeus notialis* (C y D).

Nolasco *et al.*, (1997) llevaron al cabo estudios sobre el ritmo circadiano de producción de enzimas digestivas en especies de importancia regional. En juveniles de *Penaeus vannamei* mantenidos en ayuno (sin alimento peletizado), en agua clara a nivel de laboratorio, se encontró un comportamiento bifásico con picos de enzimas digestivas en horarios de la 11:00 h y 23:00 h respectivamente (Nolasco, pers. com.). En experimentos llevados a cabo en estanques de cultivo comercial, con juveniles de camarón café (*Penaeus Californiensis*) se encontró también un comportamiento bifásico con una mayor actividad enzimática (proteasas, amilasas y lipasas) en horarios tarde-noche, con un pico de actividad predominante al atardecer. El ciclo circadiano de producción de enzimas digestivas no fue afectado por el estímulo alimenticio (24 h de alimentación, 12 h de ayuno/12 h alimentación, 24 h ayuno); sin embargo, el estímulo alimenticio incrementó los niveles de producción de enzimas digestivas (Nolasco, *et al.*, 1997). Con lo anterior, los autores sustentan la hipótesis de que el ajuste de los horarios de alimentación en función del ritmo circadiano de producción de enzimas digestivas favorecerá la digestión del alimento y posiblemente en consecuencia los procesos subsecuentes, teniendo un efecto positivo sobre el factor de conversión alimenticia.

Por otro lado, Cuadros-Seiffert (1997) investigó el efecto de los horarios de alimentación sobre el consumo de materia seca en juveniles del camarón rosa *Penaeus paulensis*, tanto en experimentos a nivel laboratorio como a nivel de estanque experimental. En este estudio se utilizaron tres regímenes alimenticios donde se alimento a los camarones con 4 raciones durante el día a intervalos de 6 horas cada uno. Los horarios de alimentación utilizados fueron los siguientes:

Régimen alimentario I: 24:00 h, 06:00 h, 12:00 h, 18:00 h
 Régimen alimentario II: 02:00 h, 08:00 h, 14:00 h, 20:00 h
 Régimen alimentario III: 04:00 h, 10:00 h, 16:00 h, 22:00 h
 Régimen alimentario control: Cada dos horas 02:00 h, 04:00 h, 06:00 h, 24:00 h.

El alimento fue disponible durante dos horas a partir del horario de alimentación y después los organismos fueron mantenidos en ayuno de 4 h (a excepción del experimento control. Los resultados de estos experimentos tanto a nivel laboratorio como experimental, indicaron en principio que no hubo diferencia significativa en la sobrevivencia, ni en el peso final de los organismos, pero si en la tasa de ingestión de materia seca (g/h). Los datos de ingestión de materia seca a nivel de estanque experimental fue el siguiente:

PRUEBA DE SEPARACION DE MEDIAS ENTRE TRATAMIENTOS PARA INGESTION DE MATERIA SECA (DUNCAN), PARA P<0.05

Tratamiento	Horario alimentación	N	Media	Desviación standard
II	0200h, 0800h, 1400h, 2000h	120	0.5283 a	0.0353
I	2400h, 0600h, 1200h, 1800h	120	0.5956 ab	0.0371
III	0400h, 1000h, 1600h, 2200h	120	0.6956 b	0.0413

N= Número de repeticiones durante el periodo experimental. Letras indican diferencias estadísticamente significativas ($P<0.05$) (Tomado de Cuadros-Seiffert, 1997).

Los datos de tasa de ingestión referentes a los 12 horarios de alimentación obtenidos en los 10 días experimentales se observan en la Tabla siguiente:

PRUEBA DE SEPARACION DE MEDIAS (DUNCAN) Y HOMEGENEIDAD DE GRUPOS EN EL EXPERIMENTO DE CAMPO

Horario de alimentación	N	Medias	Grupos homogéneos
0800h	30	0.4389	a
1400h	30	0.4777	ab
0600h	30	0.5173	abc
1000h	30	0.5279	abc
1200h	30	0.5350	abc
0200h	30	0.5564	abcd
2400h	30	0.6124	abcd
2000h	30	0.6407	abcd
1800h	30	0.7173	bcd
1600h	30	0.7221	bcd
0400h	30	0.7392	cd
2200h	30	0.7930	d

N= Número de repeticiones durante el periodo experimental. Letras indican diferencias estadísticamente significativas ($P<0.05$) (Tomado de Cuadros-Seiffert, 1997).

La variación de la tasa de ingestión de materia seca (g/h) durante el experimento de laboratorio y de campo (ver figura). En la figura (a) muestra los valores de ingestión de materia seca para el experimento a nivel laboratorio. La figura (b) muestra la tasa de ingestión de materia seca en el experimento a nivel de campo experimental. La figura (c) muestra la variación diaria de los valores de ingestión de materia seca en relación a la media para todos los horarios durante el experimento de campo.

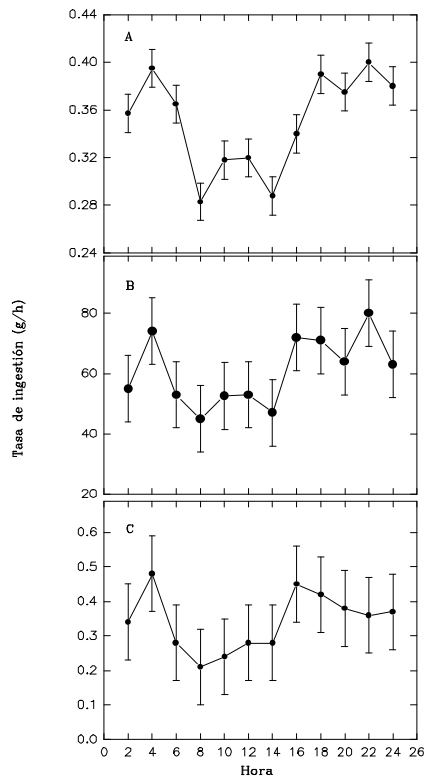


Figura 3. Variación de la tasa de ingestión de materia seca en *Penaeus paulensis* (tomado de Cuadros-Seiffert, 1997).

Hernández-Cortés et al. (1998) realizaron experimentos para determinar la tasa de ingestión y la actividad proteolítica digestiva en juveniles de *Penaeus vannamei*. El experimento se realizó en tanques de 2000 L, con fondo de arena, con una densidad de 80 camarones ($4.4 \pm 0.1g$)/ estanque. Los ensayos de alimentación se hicieron durante 4 días, suministrando alimento cada dos horas durante el experimento y registrando al final la ganancia de peso. Al quinto día se tomaron dos organismos cada dos horas para el estudio de la actividad enzimática digestiva. Los autores reportan que, bajo esas condiciones experimentales, la mayor ingestión ocurre entre las 20:00 h y 22:00 h, indicando que los análisis de series de

tiempo muestran un ciclo de ingestión creciente antes de media noche y menor ingestión durante la luz del día. La actividad de proteasas generales, tripsina y quimotripsina, indicaron que no hubo diferencia entre organismos alimentados y organismos mantenidos en ayuno en este experimento. Los autores indican que estos resultados dan evidencias de la asociación entre el comportamiento y regulación de la fisiología digestiva. El hecho de no encontrar diferencia en los niveles de actividad enzimática entre animales en ayuno y alimentados, pudiera haber sido debido a que en este experimento no se consideró el estadio de muda de los organismos utilizados para la determinación de la actividad enzimática.

Por otro lado, Velazco et al., (1998) realizaron experimentos sobre el efecto de la frecuencia de alimentación sobre el crecimiento *Penaeus vannamei* (organismos de 0.5-0.6 g) utilizando sistemas de cultivo estático y con recirculación (133% de intercambio de agua). Los camarones fueron mantenidos individualmente durante el experimento de 28 días en el cual se aplicaron diferentes tratamientos variando la frecuencia de alimentación:

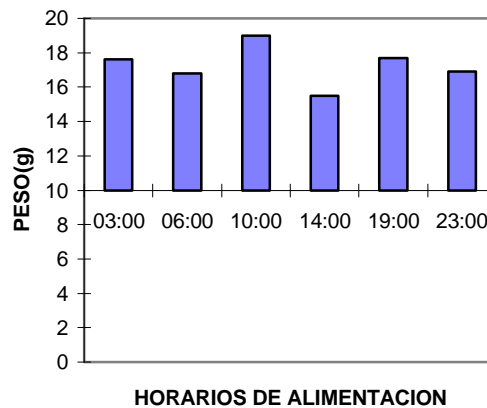
Tratamiento	hora	% de la ración diaria
1	08:00	100%
2	08:00 y 20:00	50% y 50%
4	08:00, 12:00, 16:00 y 20:00	25%, 25%, 25% y 25%
4'	08:00, 12:00, 16:00 y 20:00	40%, 15%, 15% y 30%
15	Cada 96 minutos	15 veces por día (6.66%)

Los resultados obtenidos indicaron una supervivencia del 100% en todos los tratamientos, además no encontraron diferencia significativa en el crecimiento de los camarones alimentados con los tratamientos anteriores en ambos sistemas de cultivo. Sin embargo, el cultivo estático los niveles más altos de nitrógeno inorgánico disuelto se encontraron en los experimentos donde se hizo una sola alimentación a las 08:00. Los autores concluyeron que bajo esas condiciones experimentales el incremento en la frecuencia de alimentación no tiene un efecto significativo en el crecimiento del camarón.

Díaz-Granda (1997) realizó experimentos relacionados al horario de alimentación de *Penaeus schmitti* en condiciones de engorde semi-intensivo y su efecto sobre la supervivencia, crecimiento y actividad enzimática digestiva. Se elaboró un diseño de bloques al azar con seis tratamientos (con tres réplicas). Los animales se alimentaron a horarios de las 03:00 h, 06:00 h, 10:00 h, 14:00 h, 19:00 h y 23:00 h, con frecuencia única de 24 h durante 45 días de cultivo. Se colocaron 60 camarones por replica (18 corrales) a una densidad de 3 camarones/m². La tasa de alimentación se disminuyó proporcionalmente a medida que el experimento progreso desde el 8% hasta el 2%. Al final de experimento los camarones se capturaron de forma manual y fueron pesados y sexados. Para el análisis de actividad enzimática de cada corral se tomaron al azar 27 camarones (en intermuda y hembras inmaduras) vivos de cada corral y se colocaron en cestos de malla dentro de un estanque contiguo, y al día siguiente fueron muestreados 2 animales cada 2 h por un periodo de 24 h para la determinación del peso, sexo y actividad enzimática específica de proteasas generales y tripsina en extractos de hepatopáncreas.

Los resultados de sobrevivencia fueron de 77.5%^b, 82.5%^b, 90%^a, 81.6%^b, 80%^b y 80%^b para los horarios de alimentación de 03:00 h, 06:00 h, 10:00 h, 14:00 h, 19:00 h y 23:00 h, respectivamente. Los resultados de crecimiento de hembras y machos se muestran en las figuras siguientes :

PROMEDIO DE LOS PESOS FINALES/hembras



PROMEDIO DE LOS PESOS FINALES/machos

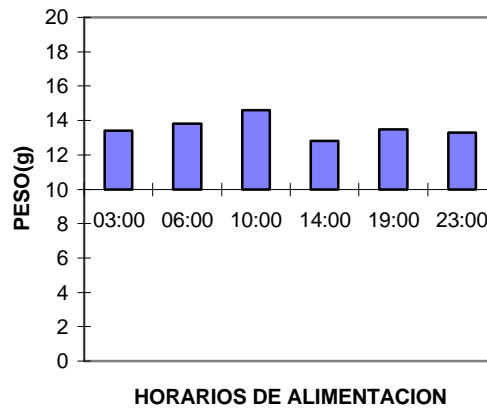
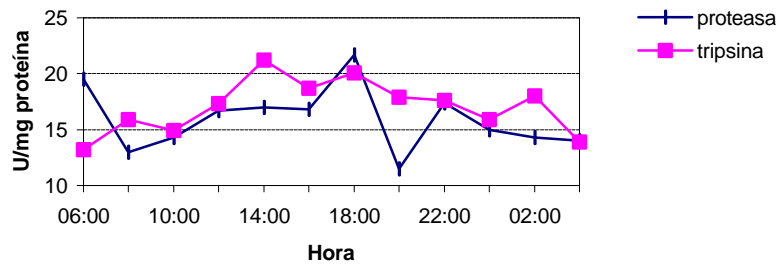


Figura 4. Efecto del horario de alimentación en la ganancia de peso en *Penaeus schmitti*, al aplicar el índice de corrección por sobrevivencia, (tomado de Díaz-Granda, 1997).

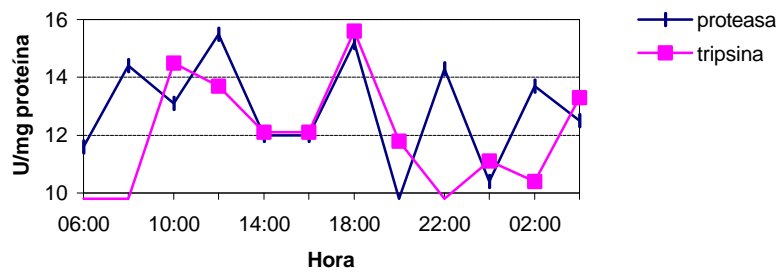
Los resultados de ganancia de peso presentados por Díaz-Granda (1997) al aplicar el índice de corrección por sobrevivencia para hembras y machos indica un efecto del horario de alimentación en la ganancia de peso de los camarones. Los camarones crecieron un 10% más de peso en el tratamiento donde se alimentó a los camarones a las 10:00 h, al compararlo con el resto de los horarios de alimentación.

Respecto a la actividad enzimática, los resultados encontrados se muestran en las figuras siguientes, donde se observaron picos de actividad enzimática asociados a la alimentación y otros asociados al fotoperiodo :

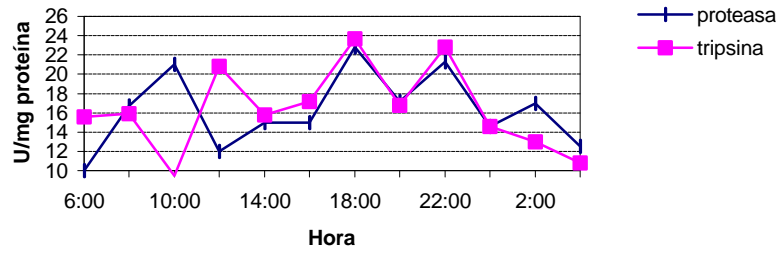
Ritmo circadiano de enzimas proteolíticas (3:00h)



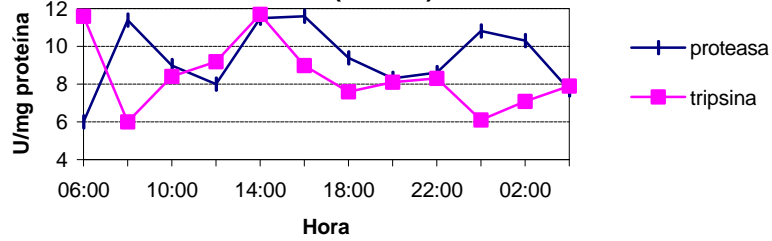
Ritmo circadiano de enzimas proteolíticas (6:00h)



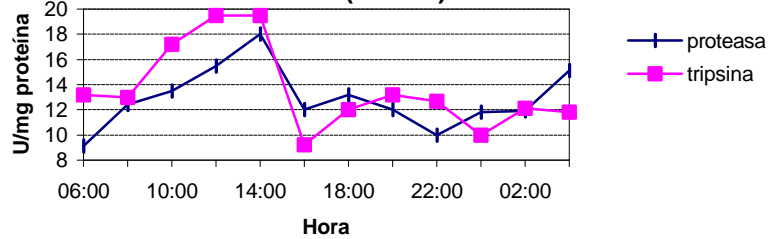
**Ritmo circadiano de enzimas proteolíticas
(10:00h)**



**Ritmo circadiano de enzimas proteolíticas
(14:00h)**



**Ritmo circadiano de enzimas proteolíticas
(19:00h)**



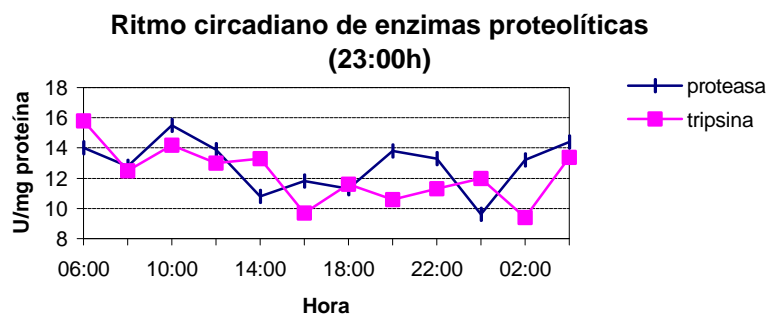


Figura 5. Ritmo circadiano de enzimas proteolíticas en *Penaeus schmitti* en función del horario de alimentación (03:00 h, 06:00 h, 10:00 h, 14:00 h, 19:00 h y 23:00 H) (tomado de Díaz-Granda, 1997).

En estos experimentos Díaz-Granda (1997) encontró que los camarones alimentados a los diferentes horarios presentaban diferentes patrones de picos de actividad enzimática, sin embargo existen horarios en los cuales los picos de actividad se mantienen independientemente del horario de alimentación:

Horario de alimentación	Picos de actividad					
	Proteasas generales			Tripsina		
0300h	0600h	1800h	2200h	0800h	1400h	0200h
0600h	0700h	1800h	2200h	1000h	1800h	
1000h	1000h	1800h	2200h	1200h	1800h	2200h
1400h	0900h	1400h	2300h	0700h	1400h	
1900h	1400h	1800h		1000h	1800h	
2300h	0600h	1000h	1900h	0600h	1000h	

Considerando todos los tratamientos respecto al peso promedio final y a la actividad específica Díaz-Granda (1997) reporta los resultados observados en la Figura 6.

El autor (Díaz-Granda, 1997) indica que los valores más altos de crecimiento, con diferencia significativa, se encontraron en los tratamientos de las 1000h, 0300h, 0600h y 2300h y el más bajo en el tratamiento de las 1400h. Respecto a la actividad de proteasas generales se observaron los mayores valores, con diferencia significativa, en el tratamiento de las 0300h y 1000h y el menor a la 1400h. Respecto a la actividad tripsina, aunque el comportamiento no fue igual, si se mantuvo el valor más alto a las 1000h, junto al de las 0600h y 2300h. De esto Díaz-Granda concluye que el tratamiento de alimentación a las 1000h para *Penaeus schmitti*, bajo las condiciones experimentales establecidas, es superior a los demás tratamientos respecto a la sobrevivencia, crecimiento y actividad enzimática de los organismos. Además concluye que estos resultados apoyan la hipótesis de que *P. schmitti* posee una mayor actividad alimentaria en la mañana.

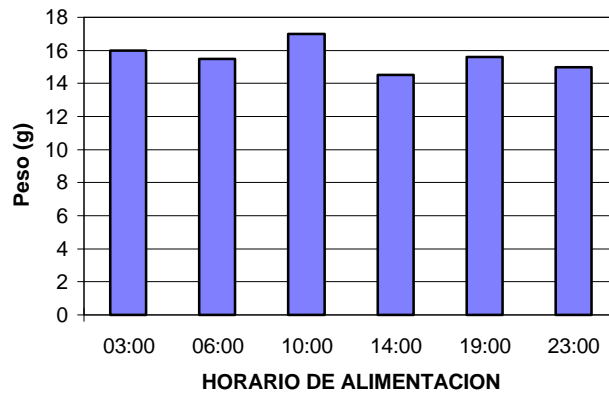
En términos generales, a pesar de los diversos estudios desarrollados sobre la actividad enzimática digestiva, los ritmos circadianos y los horarios de alimentación en organismos en cultivo, hasta ahora no se ha hecho ningún estudio donde se ajuste los horarios de alimentación en función de los ritmos circadianos de producción de enzimas digestivas. Además de considerar que los ritmos circadianos de producción de enzimas digestivas pueden variar durante el ciclo anual (Van Wormhoudt, 1974, 1977).

Por otro lado, estos estudios sobre estrategias de alimentación pudieran también considerar el ajuste de la ración en función del ciclo de muda de los organismos en cultivo (Fernández, *et al.*, 1997). En diversos experimentos en crustáceos se ha demostrado que los organismos en premuda y muda reducen su actividad biológica, incluyendo el cese de la alimentación en estos estadios (Paul *et al.*, 1983, Wescolt, 1984). Muchos autores han estudiado el ciclo de muda en crustáceos (Dracht y Tchernigovtzeff, 1967; Oliva *et al.*, 1989); hay estudios sobre la evolución de las enzimas digestivas durante el ciclo de muda donde se han encontrado diferencias de actividad enzimática importantes, donde en términos generales se ha descrito un reducción de la actividad enzimática en los estadios de premuda y muda (Bauch y Mengeot, 1965; Trelly y Ceccaldi, 1977; Galgani, 1983; Van Wormhoudt *et al.*, 1972, 1974, 1983, 1987, 1988, 1995, Vega-Villasante *et al.*, 1998). La hipótesis consiste en que el ajuste de la ración de alimentación considerando el estadio de muda de la población permitirá reducir la ración de alimento durante la engorda y por tanto reducir el factor de conversión alimenticia.

Con todo lo anterior, podemos concluir que a pesar de la investigación relacionada a los ritmos circadianos de enzimas digestivas y los horarios de alimentación, aún hace falta hacer experimentos de crecimiento donde se ajusten los horarios de alimentación en función de parámetros bioquímico-fisiológicos como son los ritmos circadianos de producción de enzimas digestivas para el ajuste de los horarios de alimentación en cultivos de engorde. Aquí además se debe considerar las variaciones estacionales de estos ritmos biológicos y el estadio de muda de los organismos en cultivo. Lo anterior, permitiría ajustar los horarios y raciones de alimentación de los camarones en cultivo, disminuyendo la sobrealimentación, el deterioro del estanque, el factor de conversión alimenticia, los costos de la alimentación, en beneficio del acuicultor.

La línea de investigación específica a desarrollar pudiera ser el determinar el efecto del ajuste de la alimentación en función del ritmo circadiano de producción de enzimas digestivas y del ciclo de muda en la sobrevivencia, crecimiento y factor de conversión alimenticia en el cultivo de engorda de organismos en acuacultivos.

PESOS PROMEDIOS FINALES vs HORARIOS DE ALIMENTACION



ACTIVIDAD ENZIMATICA vs HORARIOS DE ALIMENTACION

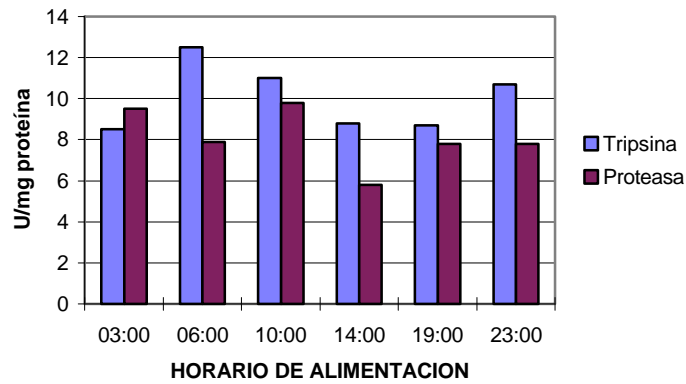


Figura 6. Relación de los horarios de alimentación, los pesos finales y la actividad enzimática de proteasas en *Penaeus schmitti*, (Tomado de Díaz-Granda, 1997).

Referencias:

- Akiyama, D.M. y Chwang, N.L.M.** 1989. Shrimp feed requirements and feed management. In: Proceedings of the S.E. Asia Shrimp Farm Management Workshop, D.M. Akiyama (Ed.), American Soybean Association, Singapore, pp75-82.
- Anderson, R.K., Parker, P.L., and Lawrence, A.L.** 1987. A ¹³C/¹²C tracer study of the utilization of presented feed by commercially important *shrimp Penaeus vannamei* in a pond growout system. J. World Aquacult. Soc. 18(3):148-155.
- Anónimo.** 1990. Discussion groups. In: The Culture of Cold-Tolerant Shrimp: Proceedings of an Asian-US Workshop on Shrimp Culture, K.L. Main and W. Fulks (Ed.) Oceanic Institute Honolulu, Hawaii.
- Anónimo.** 1991. Engorde de juveniles de camarón de cultivo *Penaeus schmitti*. Proceso biotecnológico. Cuba, Ministerio de la industria Pesquera, NRP 286. 20 pp.
- Arechiga, H.** 1977. Circadian rhythmicity in the nervous system of crustaceans. Fed. Proc. Fed. Am. Soc. Exp. Biol. 36 :2036-2041.
- Arrivillaga-Cortés, A., y Villagran-Colon, E.** 1992. Efecto de la tasa de alimentación sobre el crecimiento de camarones peneidos cultivados en estanques rústicos. CYTED-D, Engorde y maduración de camarones peneidos Voll. II:43-51.
- Bardach J.E., Ryther, J.H., y McLarney, W.O.** 1986. Cultivo de camarón. En Acuicultura, AGT Editor, S.A., México, D.F. 741 pp.
- Boddeke, R.** 1983. Survival strategies of Penaeid shrimps and their significance for shrimp culture. Proceedings of the First International Conference on Warmwater Aquaculture. February 9-11, 1983, Hawaii, pp 514-523.
- Boghen, A.D., and Ceccaldi, H.J.** 1987. Cycle circadian des acides amines libres et des proteines de l'hémolimphe chez *Cancer Pagurus*. Biochem Syst. Ecol. 15 :479-486.
- Chamberlain, G.W.** 1988. Rethinking shrimp pond management. Coastal Aquaculture, Texas Agricultural Extension Service, Sea Grant College Program 5(2):1-19.
- Clifford, H.C.** 1993. El manejo de estanques camaroneros. Camarón'94. Seminario Internacional de Cultivo de Camarón, Mazatlán, México.
- Cuadros-Seiffert, W.** 1997. Efeito de horarios de alimentacao sobre o consumo de materia seca no cultivo do camarao "rosa" *Penaeus paulensis* (Pérez Farfante, 1967). Tesis de maestría, Departamento de Acuicultura, Centro de Ciencias Agrarias, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianapolis, Brasil.
- Dall, W., Smith, Q.M., and Moore, L.E.** 1991. Biochemical composition of some prey species of *Penaeus esculentus* Haswell (Penaideae: Decapoda). Aquaculture 96:151-166.
- De Coursey, P.I.** 1976. Biological rhythms in the Marine Environment. Univ. Of South Carolina Press. Columbia South Carolina, Ph.D. Thesis, 283 pp.
- Díaz-Granda, E.** 1997. Horarios de alimentación del camarón *Penaeus schmitti* en condiciones de cultivo semi-intensivo. Tesis de Maestría, Centro de Investigaciones Marinas, Facultad de Biología, Universidad de la Habana, Cuba.
- Enright, J.T.** 1970. Ecological aspects of endogenous rhythmicity. Annu. Rev. Ecol. Syst. 1 :221-238.
- Enright, J.T.** 1975. Orientation in time. Endogenous clocks. Mar. Ecol. 2 :917-944.
- Enright, J.T.** 1977. Diurnal vertical migration. Adaptive significance and timing, Part I. Selective advantage : a metabolic model. Limnol. Oceanogr. 22 :856-872.
- Fleger, J.W.** 1985. Microfaunal densities and copepod species composition in Louisiana U.S.A. estuary. Trans. Am. Microsc. Soc. 104:321-332.
- Gleason, D.F., and Wellington, G.** 1988. Food resources of postlarval brown shrimp (*Penaeus aztecus*) in Texas salt marsh. Mar. Biol. 97:329-337.
- González, R., Gómez, M. y Carrillo, O.** 1995. Variaciones cronobiológicas en la actividad de las principales enzimas proteolíticas de *Penaeus schmitti* y *Penaeus notialis*. Revista de Investigaciones Marinas 16(3) :177-183.
- González, R., Suárez, A. y Carrillo, O.** 1997. Ritmo circadiano de las proteasas generales en adultos de *Penaeus schmitti*. I. Efecto del horario de alimentación. Revista de Investigaciones Marinas 18(2) :162-168.

- Hill, B.J. and Wassenberg, T.J.** 1987. Feeding behaviour of adult tiger prawns, *Penaeus esculentus*, under laboratory conditions. Aust. J. Mar. Freshwater. Res. 38:183-190.
- Marte, C.L.** (1980). The food and feeding habit of *Penaeus monodon* Fabricius collected from Makato River, Aklan, Philippines (Decapoda Natantia). Crustaceana 38, 225-236.
- Moureau, C.E., Boucard, C.G., et Ceccaldi, H.J.** 1984. Variations circadienes des activites esterases de l'hémolymph de *Penaeus japonicus*. Biochemical Systematics and Ecology 12(1) : 103-107.
- Natarajan, P.** 1990. Cyclic changes in blood sugar level in the penaeid prawns *Penaeus indicus* and *Penaeus monodon*. Proc. Indian. Natl. Sci. Acad. (B. Biol.Sci.), 56 (5/6) :407-411.
- Naylor, E., and Hartnoll, R.G.** 1979. (Edit.) Cyclic phenomena in marine plants and animals. Pergamon Press, New York.
- Nolasco, H., Tovar-Ramírez, D., Flores-Bravo, M.A., García-Aboites, C., Vega-Villasante, F., Oliva, M. and Fernández, I.** Digestive enzymatic activity of shrimp and its relation with the circadian rhythm and bacterial flora. La Bioquímica en la Biotecnología Marina, Universidad de la Habana (Ed). pp 44.
- Palmer, J.D.** 1973. Tidal rhythmus : the clock control of the rhythmic physiology of marine organisms. Biol. Rev. 48 :377-418.
- Rader, D.W.** 1984. Salt march benthic invertebrates small-scale patterns of distribution and abundance. Estuaries 7:413-420.
- Reymond, H., and Lagardere, 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.
- Richard, P., Wormhoudt, A.V., et Ceccaldi, H.J.** 1979. Variations circadiennes des acides amines libres du muscle de *Penaeus kerathurus*. Biochemical Systematics and Ecology, 7 : 65-67.
- Sedwick, R.W.** 1979. Effect of ration size and feed frequency on the growth and food conversion of juvenile *Penaeus merguensis* De Man. Aquaculture 16:279-298.
- Tacon, A.G.J.** 1985. Fish feed technology. In: Session on Reseach in aquaculture at the Commonwealth Consultative Workshop on Village Level Aquaculture Developed in Africa, Freetown, Sierra Leona, February 14-20, 1985.
- Van Herp, F., Van Wormhoudt, A., Van Veroy, W.A.J., and Bellon-Humbert.** 1984. Immunocytochemical study of crustaceans hyperglycemic hormone in the eyestalk of the prawn *Palaemon serratus* (Permant) and some others Palaemonidae, in relation to variation in blood glucose level. J. Morphol. 182 :85-94.
- Van Wormhoudt, A.** 1974. PHD. Thesis, France. pp.
- Van Wormhoudt, A.** 1977. Activites enzymatiques digestives chez *Palaemon serratus* : Variations annuelles de l'acrophase des rythmes circadiens. Biochemical Systematics and Ecology 5 : 301-307.
- Van Wormhoudt, A.** 1980. Adaptation des activites digestives de leurs cycles et de leur controle, aux facteurs de milieu chez *Palaemon serratus* (Crustaceae : Decapoda :Natantia). Theses presentee a l'Universite d'Aix-Marseilli II. Doctor d'Etat es Sciences.
- Van Wormhoudt, A.** 1983. Variations immunoquantitatives de l'amylase au cours du cycle d'intermue a differentes saisons chez *Palaemon serratus* (Crustacea:Decapoda: Natantia). Marine Biology, 74:127-132.
- Van Wormhoudt, A., and Favrel, P.** 1988. Electrophoretic characterization of *Palaemon elegans* (Crustaceae, Decapoda) amylase polymorphysm during the intermolt cycle. Comp. Biochem. Physiol. 89B(2)210-207.
- Van Wormhoudt, A.** 1995. Chymotrypsin gene expression during the intermolt cycle in the shrimp *Penaeus vannamei* (Crustacea;Decapoda). Experientia 51: 159-163.
- Vazquez-Boucard, C., Moreau, C.E., et Ceccaldi, H.J.** 1985. Etude preliminaire des proteines de l'hémolymph de *Penaeus japonicus*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 85 : 123-133.
- Vazquez-Boucard, C., Galois R., et Ceccaldi, H.J.** 1989. Variations circadiennes des lipides et lipoproteines de l'hémolymph, et des lipides del 'hepatopancreas, chez la crevette *Penaeus japonicus*. Archives de Physiologie et de Biochimie, 97 : 87-93.
- Velasco, M., Addison, L.L., and Castille, F.L.** 1998. Feeding frequency effect on growth of *Penaeus vannamei* shrimp in recirculating and static aquaculture systems. Aquaculture'98, World Aquaculture Society, pp 559.

- Wassenberg, T.J., and Hill, B.J.** 1987. Natural diet of the tiger prawn *Penaeus sculentus* and *Penaeus semisulcatus*. Aust. J. Mar. Freshwat. Res. 38:169-182.
- Wyban, J.A. and Sweeney, J.N.** 1989. Intensive shrimp growth trials in a round pond. Aquaculture, 76:215-225.