



II. ASPECTOS BIOENERGÉTICOS EN LA NUTRICIÓN ACUÍCOLA

Contenido

BIOENERGÉTICA EN LA FORMULACION DE DIETAS Y ESTANDARES DE ALIMENTACION PARA LA ACUACULTURA DEL SALMON: PRINCIPIOS, MÉTODOS Y APLICACIONES	33
EVALUACION DEL POTENCIAL DE CULTIVO DE LA LANGOSTA DE AGUA DULCE AUSTRALIANA CHERAX TENUIMANUS EN FUNCION DE SU EFICIENCIA BIOENERGÉTICA	65
BIOENERGÉTICA DE CAMARONES PENEIDOS: UNA FORMA DE COMPRENDER LOS MECANISMOS FISIOLÓGICOS INVOLUCRADOS EN LA NUTRICIÓN	81

BIOENERGÉTICA EN LA FORMULACION DE DIETAS Y ESTANDARES DE ALIMENTACION PARA LA ACUACULTURA DEL SALMON: PRINCIPIOS, MÉTODOS Y APLICACIONES

C. Young Cho¹ y Dominique P. Bureau²

**¹ Fish Nutrition Research Laboratory
Research, Science y Technology Branch
Ontario Ministry of Natural Resources
Guelph, Ontario, Canada, N1G 2W1.**

**² Department of Human Biology y Nutritional Sciences
University of Guelph
Guelph, Ontario, Canada, N1G 2W1**

**Traducción: Laura Treviño, L. Elizabeth Cruz-Suárez,
Denis Ricque Marie, Mireya Tapia Salazar**

RESUMEN

Formular una dieta significa traducir los requerimientos de nutrientes, en términos de una mezcla balanceada de ingredientes, en un alimento para un cierto grupo de animales. Las dietas por lo tanto, deben cubrir las necesidades diarias de energía y nutrientes para sostener el mantenimiento, crecimiento y reproducción del animal cuando se alimenta ad libitum o a un nivel cercano a la saciedad. Sin embargo, el consumo de alimento o la distribución del alimento esta determinado primeramente por la concentración de nutrientes biodisponibles productores de energía (principalmente proteína y lípidos en dietas para salmón). El éxito en las formulaciones de dietas y el desarrollo de estándares de alimentación puede lograrse por una comprensión de la bioenergética o energética nutricional. Debe ponerse un mayor énfasis sobre la determinación del coeficiente de digestibilidad de energía y proteína en los ingredientes de los alimentos. La optimización del balance proteína: energía en dietas formuladas para maximizar el metabolismo y el contenido de energía neta en dietas completas es el próximo paso para mejorar la eficiencia nutricional y económica. Este paso es particularmente esencial en el contexto de las recientes prácticas de alimentación con dietas altas en energía (grasa), las cuales también disminuyen la contaminación generada por operaciones acuícolas.

Los principios y procedimientos de los estudios de bioenergética sobre formulas dietarias y regímenes alimenticios en términos de eficiencia nutricional, costo-beneficio y efectos positivos-negativos serán discutidos para varias dietas experimentales.

Palabras clave: peces, nutrición, energética, dietas, alimentación, desechos.

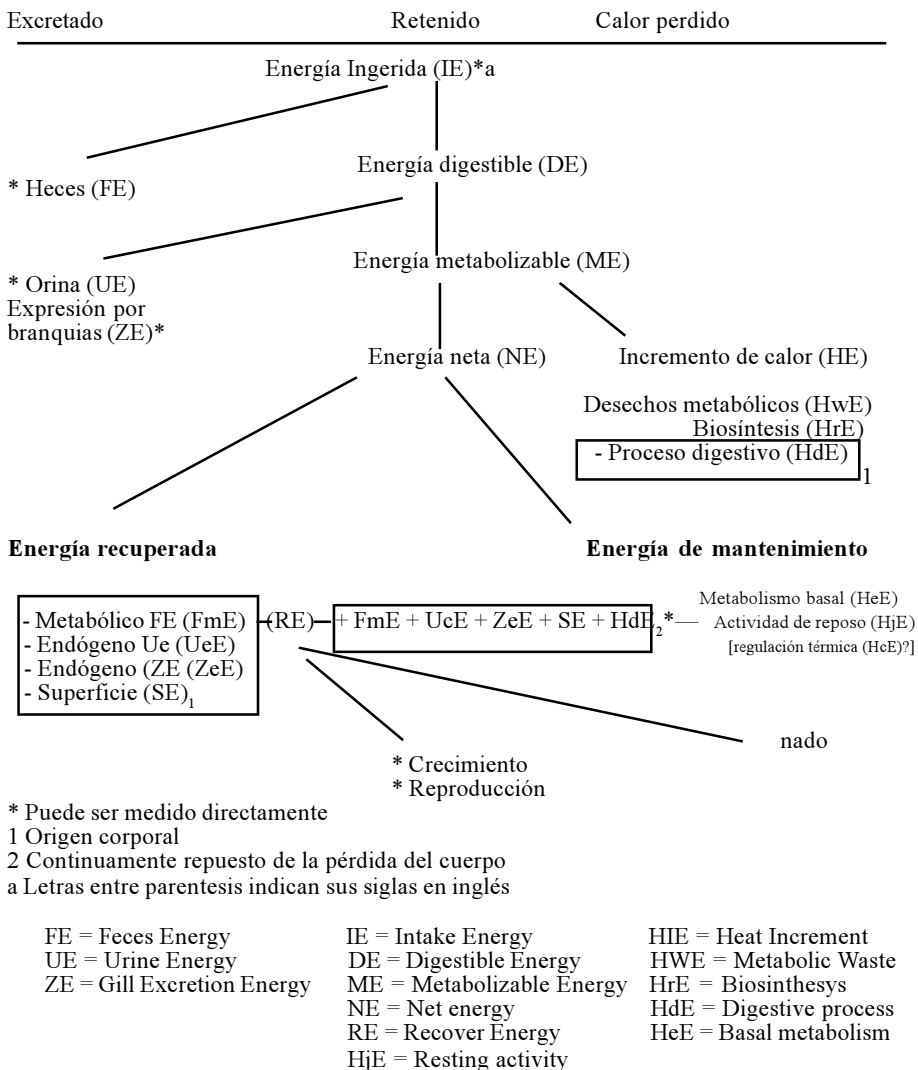
1. INTRODUCCION

La bioenergética o energética nutricional es el estudio del balance entre el aporte de energía dietaria, el gasto y la ganancia, y requiere de un examen de los procesos fisiológicos por los cuales la energía es transformada en organismos vivos. Es necesario el entendimiento y el estudio de la energética nutricional de cualquier animal, incluyendo peces, como base para proveer un régimen dietario definido y adecuadamente balanceado bajo cualquier ambiente físico particular. Una definición completa de los requerimientos de energía y nutrientes depende del conocimiento de la distribución de los componentes dietarios que producen energía entre el catabolismo (como combustibles) y el anabolismo (como reservas en los tejidos).

Las estimaciones cuantitativas de energía dietaria y requerimientos proteicos para varios peces son escasas en la actualidad, pero algunas son publicadas en el NRC (1993). La información disponible es principalmente para salmónidos (particularmente trucha arcoiris) y bagre. La influencia de la temperatura del agua, edad, ejercicio y factores ambientales sobre el requerimiento energético ha sido estudiada en condiciones de laboratorio (Brett y Grove, 1979; Cho et al., 1982), pero el significado de estos cálculos energéticos bajo condiciones de acuicultura no siempre esta claramente definido. Se han desarrollado varias aproximaciones y métodos para estudiar el balance entre el aporte, gasto y ganancia de energía. Debido a su naturaleza acuática y poiquilotérmica, no todas las aproximaciones convencionales de energética nutricional usadas con homeotermos son aplicables para peces (Cho, 1987).

Este trabajo hace una revisión sobre algunos de los métodos desarrollados para estudiar la energética nutricional en peces. También presenta y discute los componentes del esquema estándar de flujo de energía (NRC, 1981; Fig. 1). A la luz de este esquema se presentan algunos datos sobre la utilización, requerimiento y repartición de la energía en salmónidos, así como algunas aplicaciones, tal como estándares de alimentación, que fueron desarrollados sobre la base de un mejor entendimiento de la bioenergética de los peces.

Figura 1. Presentación esquemática del destino de la energía dietaria en peces categorizando las pérdidas de energía que ocurren cuando el alimento es digerido y metabolizado, dejando una fracción de la energía dietaria para su retención como tejido nuevo (Cho et al., 1982).



2. METABOLISMO DE LA ENERGIA-PRINCIPIOS, MÉTODOS Y ESTIMACIONES ACTUALES

Los cambios de energía libre que ocurren en los animales a medida que la energía química de la dieta es utilizada para mantener los procesos vitales, no pueden ser medidos directamente, sin embargo, a final de cuenta, la energía dietaria es eliminada tanto como heces y desechos metabólicos, disipada como calor o depositada en los tejidos. La medición de los valores de energía en la dieta y en los desechos gracias a la combustión de muestras en calorímetros permite calcular los aportes de energía digestible y metabolizable. La utilidad final de la energía dietaria al promover un incremento en el valor energético del pez puede ser determinada tanto por la medición de la fracción de la energía ingerida y liberada como calor, o por la medición de la fracción retenida por el pez sobre una fracción de su periodo de crecimiento.

Los animales usan la energía para mantener los procesos vitales y sostener la actividad física. El crecimiento, es decir la formación de nuevos tejidos, requiere de un ingreso de energía, para los nuevos componentes del tejido (su calor de combustión) y también para mantener los procesos anabólicos que conllevan a la elaboración de componentes del nuevo tejido. La cuantificación del costo de energía para crecimiento, particularmente en animales domésticos y peces en cautiverio, es de gran importancia práctica, y la metodología y los resultados han sido resumidos por Kleiber (1975).

2.1 FUENTES DIETARIAS DE ENERGIA-ENERGIA INGERIDA (IE)

La energía no es un nutriente. Es más bien un producto final de la absorción de nutrientes que producen energía cuando son oxidados y metabolizados. Todos los compuestos orgánicos de un alimento para peces liberan calor por combustión, y son fuentes potenciales de energía. El valor bruto de energía del alimento depende de su composición química, los valores promedios de calor por combustión de carbohidratos, proteína y lípidos siendo: 17.2, 23.6 y 39.5 kJ/g respectivamente (Brafeld y Llewellyn, 1982). Sin embargo, la constitución química inherente del alimento afecta su calor por combustión o energía bruta. La digestión, absorción y utilización de los carbohidratos, lípidos y proteínas derivados de los alimentos están asociados con varias pérdidas biológicas de nutrientes no digeridos e inutilizados y con un gasto de energía, que si fueran refinados y catabolizados, podrían producir energía. Por lo tanto, la medición del valor de energía dietaria necesita ser valorado tanto por ensayos químicos como por ensayos biológicos.

Para salmónidos, los lípidos y las proteínas proveen las fuentes primarias de energía dietaria. Los carbohidratos dietarios parece ser que no juegan un papel muy importante. Los lípidos y las proteínas son componentes estructurales importantes de los peces, pero la necesidad de energía química puede impedir su incorporación en los tejidos y puede involucrar su catabolismo como una fuente de energía. Por lo tanto, la utilización de energía y nutrientes de cada dieta depende tanto del nivel de aporte como de la composición de la dieta.

2.2 DIGESTIBILIDAD-PÉRDIDAS FECALES (FE)

La primer tarea para evaluar el potencial de cualquier ingrediente para incluirlo en una dieta es la cuantificación de su digestibilidad (pérdidas fecales). Es difícil separar las heces de peces del agua y evitar la contaminación de las heces por el alimento no consumido. Este problema ha necesitado el uso de métodos muy diferentes a los usados para medir la digestibilidad en mamíferos y aves. Muestras del contenido del recto se han obtenido manualmente por masaje abdominal del pez, exprimiendo suavemente para sacar el material fecal del recto (Nose, 1960) o se aplicó succión en el ano o se disectó al pez (Windell et al., 1978). Estas técnicas todavía son ampliamente utilizadas por razones prácticas o por convicción. Se reconoce que el forzar la evacuación de la materia fecal del recto resulta en la contaminación de las muestras con fluido fisiológico y epitelio intestinal que de otro modo pudiera haber sido reabsorbido por el pez antes de defecar de manera natural. Aun más, este tipo de métodos involucra el manejo frecuente de los peces causándoles estrés. Estos factores afectan grandemente la confiabilidad de este tipo de métodos y, en general, induce una subestimación de la digestibilidad (Cho et al., 1982).

Otros métodos se han apoyado sobre la recolección de heces evacuadas naturalmente por el pez. La cámara metabólica de Smith (1971) fue utilizada para recolectar muestras de heces que fueron evacuadas naturalmente en el agua por el pez, pero el estrés sobre el pez por esta técnica y el balance negativo de energía de los resultados en la digestibilidad estimada cuestiona la confiabilidad de este método. Se cree que otros métodos producen resultados más confiables. Ogino et al., (1973) colectaron las heces pasando el efluente de agua de los tanques de peces a través de una columna de filtración (columna TUF). Cho et al., (1975) usaron una columna de sedimentación para separar las heces del efluente de agua (sistema Guelph) y Choubert et al., (1979) usaron una criba mecánica rotatoria para filtrar y sacar del agua el material fecal (sistema St-Pée). Los sistemas Guelph y St-Pée han sido adoptados en varios laboratorios alrededor del mundo y pueden ser considerados como igualmente confiables. En un estudio reciente comparando el método de columna TUF y el sistema Guelph, se obtuvieron coeficientes de digestibilidad aparente (ADC) muy similares con los dos sistemas para dos dietas prácticas (Sato et al., 1992).

Con el sistema Guelph, el material fecal es colectado en una columna de sedimentación mostrada en la figura 2. Cada unidad contiene 3 tanques, los cuales son drenados a través de un dren común y un solo conducto vertical colocado sobre una columna de sedimentación de acrílico (10 cm diámetro X 40 cm altura). La base de la columna de sedimentación puede ser rodeada por una chaqueta de enfriamiento para minimizar la degradación de la materia fecal. Cada tanque mide 55 cm X 40 cm y tiene una pendiente en el fondo. Cada tanque es cargado con 3-4 kg de pez. La velocidad del flujo de agua es ajustada para minimizar el asentamiento de las heces en el tubo de drenado y maximizar la recuperación de las heces en la columna de sedimentación. Bajo una operación normal, se ha observado que las partículas más gruesas de heces son atrapadas en la columna de sedimentación en dos minutos después de ser evacuadas por el pez.

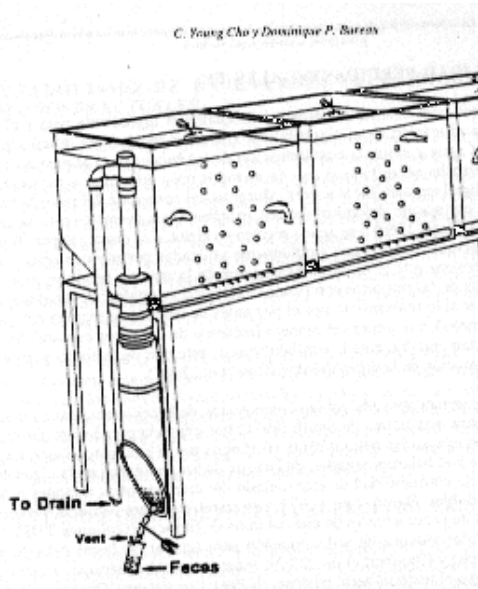


Figura 2: El sistema Guelph (CYAQ-2) utilizado para medir coeficientes de digestibilidad, consiste de 3 tanques para peces con un dren común terminado por un colector de sedimentación (tomado de Cho et al., 1982).

Los peces son aclimatados a los tanques y al régimen dietario por 3 días antes de empezar la recolección de las heces. Los peces son alimentados 3 veces por día entre las 09:00 y 16:00 horas, las dietas son distribuidas una vez que los peces se alimentan activamente, esto con la finalidad de evitar pérdidas. Los peces son alimentados normalmente durante todo el día. Una hora después de la última comida, el conducto de drenaje y la columna de sedimentación son cepillados para remover los residuos de alimento y heces del sistema. Se drena una tercera parte del agua de los tanques para asegurar que el proceso de limpieza sea completo. A las 08:30 del día siguiente, las heces sedimentadas y el agua circundante son cuidadosamente extraídas de la base de la columna de sedimentación y depositadas en una botella grande de centrifugación. Estas heces están libres de partículas de alimento no consumido y se consideran representativas de las heces producidas a lo largo de un periodo de 24 horas. Inmediatamente después de la recolección de heces, los peces son alimentados normalmente, permitiendo repetir el muestreo

de 6 a 9 días.

Las heces son centrifugadas a 5,000-10,000g durante 20 minutos y se elimina el sobrenadante. Las heces son congeladas, liofilizadas y molidas para la determinación de la concentración de nutrientes (materia seca, nitrógeno y lípidos), análisis de energía gruesa y concentración del marcador de la digestión.

Una serie de 8 unidades de este tipo permite la determinación de los coeficientes de digestibilidad hasta para 7 ingredientes al mismo tiempo, siendo dedicada una unidad a la dieta de referencia. Esto permite examinar la influencia de la talla del pez, tamaño del alimento, y temperatura del agua sobre la digestibilidad de los alimentos. Los peces se encuentran bajo un régimen de cultivo normalmente aplicado a otros experimentos nutricionales permitiendo la aplicación de los estándares de laboratorio en determinaciones de digestibilidad basados sobre niveles de consumo de alimento y ganancia en peso del pez.

Las ventajas del sistema Guelph son que este permite que los peces sean alimentados normalmente, no es necesario un manejo del pez, esto permite tener determinaciones repetidas en el tiempo y evaluar la digestibilidad aparente de diferentes dietas al mismo tiempo que se hacen observaciones sobre tasa de crecimiento y análisis de canal. Una crítica de este método es que el material soluble puede perderse de las heces debido a la lixiviación. La gran concordancia entre la digestibilidad de la materia seca, proteína cruda y lípidos obtenidos por disección intestinal y colecta de contenido rectal por succión con los resultados obtenidos usando una columna de decantación, indican que la lixiviación no es una fuente importante de error. Por otra parte, cuando las heces permanecieron en el recolector de sedimentación o en la columna TUF por 15 horas no se observaron pérdidas importantes por lixiviación (Sato et al., 1992). La principal causa de la lixiviación es la ruptura de las partículas de las heces que resulta del manejo físico durante su retiro del agua (pérdida por manejo), lo que debe ser evitado.

Son muy pocos los ingredientes alimenticios potencialmente útiles que pueden ser suministrados como el único componente de la dieta y siempre es necesario combinar una mezcla de ingredientes alimenticios cuando se formula una dieta. Por lo que, la determinación de la digestibilidad de un alimento requiere de la comparación de digestibilidades de una dieta de referencia y una dieta prueba, la dieta prueba siendo una mezcla de la dieta de referencia con el ingrediente a evaluar (Tabla 1).

La inclusión de un marcador en la dieta de referencia permite calcular el coeficiente de digestibilidad aparente de la energía y de los nutrientes en las dietas a partir de la medición de la proporción del nutriente-indicador en las dietas y en las heces. El correspondiente CDA puede ser calculado para la energía y los nutrientes en el ingrediente a probar por un simple cálculo a partir de los CDAs de la dieta de referencia y la dieta prueba (Tabla 1). La utilización de una dieta de referencia supone que no hay interacciones entre los componentes de la dieta durante la digestión. También, la adopción de este procedimiento permite la preparación de una dieta balanceada adecuadamente para probar la susceptibilidad de los ingredientes en la digestión. En determinaciones que usan dietas de referencia y dietas substituidas, la medición de la tasa de consumo de alimento y tasa de crecimiento, permite confirmar el grado de la adecuación nutricional

de las dietas experimentales.

Los peces tienen capacidades digestivas diferentes comparadas con animales terrestres, y muchos ingredientes, particularmente granos de cereales y sus subproductos, que contienen altos niveles de almidones, son pobremente digeridos por peces carnívoros. Por lo tanto, la cantidad de energía y proteína disponible en las dietas que son formuladas deben ser basadas sobre los valores de energía digestible (DE) y la digestibilidad de la proteína (DP) determinadas para una especie de pez en particular. La variación de la digestibilidad de las dietas es generalmente el principal factor que afecta sus valores nutritivos como fuentes de energía y nutrientes para el animal, ya que las heces constituyen la mayor pérdida de la ingesta (Cho et al., 1982). Por lo tanto, los valores de energía digestible y las digestibilidades de los nutrientes individuales (proteína, lípidos y carbohidratos) en los ingredientes del alimento deben ser usados como un primer criterio para la formulación de dietas.

El CDA de dietas comerciales disponibles en el pasado solían tener un rango del 60-70% solamente. Hay algunos ingredientes en donde se pierde del 50 al 80% de la energía dietaria en forma de heces. Sin embargo, las dietas para peces, particularmente dietas altas en grasa para salmónidos, disponibles hoy en día en el mercado, tienen un alto CDA lo que reduce la excreción de desechos sólidos (Cho et al., 1991 y 1994). Los salmónidos digieren muy bien casi todas las proteínas y los lípidos, también los azúcares simples y el almidón gelatinizado. Por otra parte, el almidón crudo, es pobremente digerido y por lo tanto su valor de DE debe considerarse menor a 4 MJ/kg en los cálculos para predecir el valor de energía de dietas formuladas. Algunos subproductos de granos tal como el maíz molido y salvado de trigo son incluidos principalmente como relleno y aglutinante para aumentar la durabilidad de los alimentos peletizados. El apropiado nivel al que son incluidos estos materiales pobremente digestibles representa un compromiso entre el valor nutricional de la dieta, salida de desechos y las consideraciones prácticas tales como la durabilidad mecánica del alimento final.

2.3. PERDIDAS BRANQUIALES Y URINARIAS (NO FECALES) (UE + ZE).

El consumo de proteína y el catabolismo de aminoácidos produce amonio, además de dióxido de carbono y agua. El catabolismo de purinas y arginina produce urea. La excreción del amonio y urea conlleva la pérdida de material combustible por parte del pez. La mayor parte de esta pérdida de nitrógeno ocurre por la excreción a través de las branquias en forma de amonio, con alguna pérdida a través de los riñones como urea y como amonio. La cuantificación directa de estas pérdidas no fecales, con el fin de estimar la proteína y energía metabolizable acarrea dificultades prácticas y técnicas, debido a la necesidad de cuantificar las pérdidas por las vías branquial y urinaria. Sin embargo, Smith (1971) intentó superar estas dificultades y desarrolló un procedimiento que le permitió la estimación del valor de energía metabolizable de una serie de ingredientes utilizados en trucha arcoiris. Previamente al inicio de los bioensayos, los peces fueron anestesiados para permitir la inserción de una cánula para la recolección de orina. Los peces fueron confinados en un tanque con un diafragma separando el frente, de la parte posterior del cuerpo; a los peces se les suministró una alimentación forzada una sola vez al día. Los valores de energía metabolizable determinada por este procedimiento representados como una fracción de los valores de energía digestible variaron de 0.72 a 0.93 (promedio 0.87). Esto muestra, que

para la mayoría de los ingredientes, una proporción mucho mayor de la energía combustible de los componentes del alimento absorbidos, fue excretada a través de las branquias y riñones, que la excretada en la orina de los cerdos. Una gran parte de la energía consumida por el pez es proporcionada en forma de compuestos nitrogenados que llevan a la necesidad de excretar amonio. Mas del 85% del nitrógeno derivado del catabolismo proteico es excretado como amonio a través de las branquias (Foster y Goldstein, 1969). El principal factor que contribuye a la gran diferencia entre los valores de energía metabolizable y digestible para trucha arcoiris (Smith et al., 1980), mayor que para los cerdos, parece ser el método empleado para separar y colectar el nitrógeno excretado via branquias y riñón. Este método (incluyendo alimentación forzada) involucra un manejo excesivo y los peces son estresados, lo que incrementa la pérdida de nitrógeno (Hunn, 1982) y por lo tanto aumenta la pérdida de materia combustible. El incremento resultante de la pérdida de nitrógeno que sale a través de las branquias y riñones, junto con el poco alimento consumido por la alimentación forzada de una alimentación al día, se puede esperar que resulten en un balance negativo de nitrógeno y una baja relación de energía metabolizable/digestible para muchos de los ingredientes alimenticios estudiados. Esto sugiere que las pérdidas de energía via branquias y riñones fueron mayores en este estudio de lo que podrían ser en un pez no confinado alimentándose normalmente. Los valores de pérdidas no fecales y de energía metabolizable calculados con este método son, por lo tanto, probablemente no confiables.

La necesidad de medir los niveles de amonio y urea en relación a las pérdidas totales fecal y no fecal, es cuestionable para la evaluación de dietas comerciales. Se ha determinado que, en general, el amonio representa al menos el 85% de los desechos de nitrógeno mientras la urea representa menos del 15% (Kaushik y Cowey, 1991). El valor de combustión del amonio (82.3 % N por peso) y urea (46.7% N por peso) es de 20.5 kJ/g (24.9 kJ/g N) y 10.5 kJ/g (22.5 kJ/g N) respectivamente (Bradfield y Llewellyn, 1982). Ya que la mayoría de la pérdida de nitrógeno es más como amonio y que la diferencia en la cantidad de la pérdida de energía por gramo de nitrógeno entre el amonio y la urea es pequeño, se ha propuesto que la pérdida de 1 g de nitrógeno por el pez, bajo condiciones normales, puede ser igual a la pérdida de energía de 24.9 kJ. Cho y Kaushik (1990) sugieren el uso del análisis comparativo de canal para estimar indirectamente la pérdida no fecal. Los detalles de este procedimiento serán discutidos en la sección 3.5.

2.4 PRODUCCION DE CALOR (HE)

Los nutrientes absorbidos del tracto digestivo son ya sea catabolizados o almacenados como componentes de tejido nuevo. La energía liberada por el catabolismo de los nutrientes, es finalmente liberada como calor, por lo que el balance energético puede ser determinado ya sea por medición de la producción de calor, o por la estimación de los cambios de energía en el contenido del cuerpo a partir de los cambios en peso y en composición de canal. Este último sistema es llamado balance corporal y requiere de observaciones sobre una porción apreciable del periodo de crecimiento del animal. La calorimetría animal es el método preferido de los nutricionistas para medir el balance energético de los animales en el corto periodo de tiempo en el cual una comida individual ejerce sus efectos. Clásicamente, la calorimetría es la medición del

flujo de calor entre dos objetos, en este caso del animal al ambiente.

Un calorímetro directo ha sido diseñado, para medir la producción de calor del pez (Smith et al., 1978), pero de los datos presentados, la alta capacidad calorífica de este calorímetro lo hizo menos sensitivo a los cambios en la tasa metabólica que los métodos basados en cuantificar el consumo de oxígeno (Brett y Groves, 1979). La determinación directa de la producción de calor requiere la cuantificación de pequeños cambios en la temperatura del agua, como resultado de cambios en la tasa metabólica a partir de la ingestión del alimento.

Un método indirecto para estimar la producción de calor utiliza el consumo de oxígeno y dióxido de carbono y otros productos finales producidos, tales como compuestos nitrogenados. La producción de calor depende de la estequiometría del catabolismo de los nutrientes. El total de calor producido es la suma de la entalpía de la oxidación de los nutrientes utilizados por el animal. La producción de calor de una mezcla de compuestos representativa de las tres clases de nutrientes que producen energía, puede ser calculada a partir de las ecuaciones donde las entalpías molares de las reacciones son determinadas por la cantidad molar del oxígeno consumido, dióxido de carbono producido y nitrógeno excretado. Una demostración amplia de esto es presentada por Blaxter (1989). Se puede estimar que para un pez alimentado con una dieta mixta, el consumo de 1g de oxígeno sería asociado a la liberación de 13.6 kJ de energía. La cuantificación a la vez del consumo de oxígeno y producción de dióxido de carbono, permite el cálculo de los cocientes respiratorios (dióxido de carbono producido/oxígeno consumido). A partir de estos cocientes respiratorios, las proporciones relativas de carbohidratos y lípidos que son oxidados pueden ser calculados. La oxidación de carbohidratos y lípidos tomados individualmente produce cocientes respiratorios que son característicamente de 1.0 y 0.7, respectivamente. Los cocientes respiratorios mayores a 1.0 generalmente indican la síntesis de lípidos a partir de carbohidratos.

Varios calorímetros indirectos para peces han sido descritos (Brett, 1972; O'Hara, 1971; Soloman y Brafield, 1972; Pierce y Wissing, 1974; Cho et al., 1975). La mayoría de esos calorímetros permite la medición del consumo de oxígeno de un pez bajo varios grados de restricción física. Muchas investigaciones en peces se han dedicado al costo de nado por el pez y se ha ignorado mucho el nivel de alimentación y el tipo de dieta. Típicamente, esos estudios miden el consumo de oxígeno en un pez nadando involuntariamente ya sea sin ningún alimento o después de recibir una comida única. El cálculo de la producción de calor a partir del consumo de oxígeno medido bajo estas circunstancias, en las cuales una fracción indefinida del calor sería debida al catabolismo de los componentes del alimento (con el balance siendo dado por la destrucción del tejido del cuerpo), impide conclusiones definitivas sobre el costo de energía del nado para el pez en su ambiente natural, o en condiciones de cultivo intensivo. Los datos obtenidos de peces inmovilizados o forzados a nadar pueden no siempre ser representativos de peces en condiciones de cultivo. Un ambiente desprovisto de estrés, es, por lo tanto, deseable para producir resultados significantes. Para una completa descripción del balance de energía del pez es necesario medir el consumo del alimento junto con las pérdidas fecales y de otras excreciones, para permitir que la energía sea fraccionada en base a la energía ingerida digerible

o metabolizable.

La Figura 3 muestra el respirómetro automatizado para peces desarrollado por Cho et al., (1975) el cual permite medir el consumo de oxígeno manteniendo a los peces en tanques experimentales estándares similares a los descriptos para la colecta de heces. El tanque es cubierto para prevenir cualquier intercambio de oxígeno entre la superficie del agua y la atmósfera. El agua que entra, es aireada o desaireada usando aire, oxígeno o nitrógeno para mantener un nivel de oxígeno disuelto constante, sin importar la temperatura del agua, en un tanque reservorio y de mezcla abajo del tanque de los peces y de ahí bombeada al tanque de los peces a través de un filtro y un flujómetro. La diferencia en la concentración de oxígeno disuelto entre el influjo y el efluente, multiplicada por la tasa de flujo del agua indica la tasa de consumo de oxígeno de los peces. Las señales de salida del oxímetro, flujómetro y termómetro son capturadas por una minicomputadora que monitorea y procesa los datos cada minuto. En el caso de una falla del equipo, una línea de aire de emergencia controlada por una válvula selenoide puede proveer aire para mantener los peces.

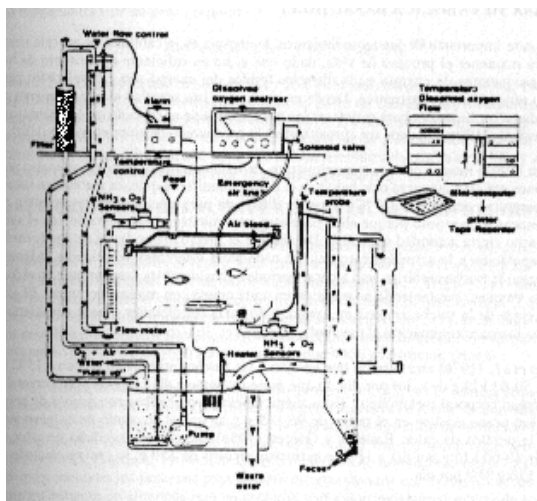


Figura 3.- Respirómetro automático para peces (CYAQ-1) equipado con un tanque sellado para una columna de sedimentación para la colecta de heces e instrumentos para medir el consumo de oxígeno del pez y controlar la temperatura del agua (tomado de Cho et al., 1982)

Los parámetros con los que se opera la infraestructura se muestran en la Tabla 3; un programa de 14 días permite una semana de observaciones sobre los peces en alimentación, seguida de 3 días de ayuno para establecer los valores de base para cada una de las determinaciones. Al final de cada determinación, los peces se remueven del sistema, que después se mantiene por un día más, para medir la demanda bioquímica de oxígeno del sistema.

Las medidas del balance de energía usando un respirómetro pueden dar una contribución importante a las evaluaciones nutricionales de diferentes formulaciones dietarias. A menudo las dietas con niveles similares de energía digestible y de nutrientes soportan diferentes niveles de deficiencia, y frecuentemente la explicación a tales diferencias se encuentra en las tasas de producción de calor de esas dietas.

2.4.1 TASA METABOLICA BASAL (HEE)

La parte importante de los requerimientos de energía es la cantidad de energía necesaria para mantener el proceso de vida, dado que si no es suficiente el consumo de nutrientes productores de energía en la dieta los tejidos del cuerpo son catabolizados para cubrir su requerimiento energético. Desde un punto de vista práctico el requerimiento de energía dietaria mínimo es para satisfacer las necesidades de energía de los animales para mantenimiento (HEm) y puede ser aproximado a la producción de calor en ayuno (HEf).

Brett (1991) mostró que los requerimientos de mantenimiento para los animales poiquiloterms era 10 a 30 veces más bajo que el de los mamíferos quienes mantienen sus altas temperaturas corporales (37°C). Es más difícil de asegurar que los peces estén en estado muscular de reposo porque ellos necesitan para mantener su orientación en el agua y su entorno cierta actividad muscular. De ahí que el metabolismo basal se pueda medir por extrapolación a la actividad cero del pez nadando a diferentes velocidades. Algunos peces, como la trucha arcoiris, van a pasar periodos considerables descansando en el fondo de sus tanques, manteniendo su posición en agua quieta con mínima actividad. El gasto de energía de la trucha arcoiris en ayuno, bajo estas condiciones, puede considerarse como una buena aproximación al metabolismo basal.

Cho et al., (1976) encontraron que en ayuno las truchas arcoiris en reposo a 15°C liberaban 59-63 kJ/kg de calor por día, lo que es equivalente a 40 kJ/kg de peso corporal a la 0.824 (peso corporal metabólico). Estas mediciones fueron hechas con grupos de peces cuando sus pesos estaban en el rango de 96-145 g y se usó el consumo de oxígeno para estimar la pérdida de calor. Kaushik y Gomes, (1988) encontraron pérdidas de calor en ayuno de 46-60 kJ/kg por día a 18°C con truchas arcoiris de 150 g, lo cual es equivalente a 33-43 kJ/kg 0.824 por día.

La producción de calor por ayuno fue medida por Smith et al. (1978a) usando calorimetría directa. La HEf a 15°C fue de 204 kJ/kg 0.75 de peso corporal para truchas de 1-57 g, que es mucho más alto que lo estimado por Cho et al. (1976) y Kaushik y Gomes (1988). Esta gran sobreestimación de la HEf para la trucha obtenida por Smith et al. 1978, puede atribuirse a la

insensibilidad del método (calorimetría directa) cuando se usa con animales poiquiloterms que liberan muy poco calor, viviendo en un ambiente acuático, y que requieren un aporte de energía mayor por unidad de volumen que en el aire, para incrementar la temperatura (alta capacidad de calor).

El calor producido en ayuno representa aproximadamente 60-70% de la producción de calor total (HE) de peces bajo condiciones normales de cultivo. Las variaciones de temperatura en el agua tuvieron un efecto muy significativo en la producción de calor en ayuno de los peces. Cho y Slinger (1980) midieron la producción de calor en ayuno de la trucha arcoiris (pesos vivos entre 47-136 g) a temperatura de 7.5, 10 y 15oC (Tabla 7). La temperatura del agua tuvo su efecto más grande sobre el calor producido en ayuno entre 7.5 y 10oC, aumentando la producción de calor al doble. Un incremento mayor en la temperatura del agua a 15oC dió como resultado un incremento del 50% en la producción de calor. Se propuso la siguiente ecuación para estimar la Hea de salmónidos en función de la temperatura y de su peso corporal:

$$\text{Hea} = (-1.04 + 3.26T - 0.05T^2) * \text{kgBW}^{0.824}$$

donde T es la temperatura del agua (oC) y BW es el peso corporal vivo (Cho, 1992)(Tabla 6). La producción de calor en ayuno debido al gasto de energía para metabolismo basal y actividad voluntaria puede participar con cerca de 2/3 de la producción de calor total (HE) bajo régimen alimenticio. El incremento de calor de la alimentación para una ración de mantenimiento es aproximadamente 1/3 del incremento total de calor (HiE) y el resto es el calor gastado en el anabolismo de la ganancia productiva.

2.4.2 INCREMENTO DE CALOR DE ALIMENTACION (HIE= HDE+HWE+HRE)

La ingestión de comida en un animal que ha sido mantenido en ayuno produce un incremento en la producción del calor. Este gasto de energía debido a la alimentación se refiere con diferentes términos: incremento de calor por alimentación (HiE), acción dinámica específica (SDA), efecto calorigénico, y termogénesis inducida por la dieta. Los factores que contribuyen al incremento del calor por alimentación son: (1) formación y excreción de desechos metabólicos (HwE), (2) transformación e interconversión de sustratos y su retención en tejidos (HrE) y (3) los procesos de digestión y absorción (HdE).

La principal base bioquímica para el incremento de calor es la energía requerida para la desaminación y excreción (HwE) del nitrógeno ingerido en forma deaminada (Kleiber, 1975). Los gastos de energía asociados a la ingestión y digestión del alimento (HdE) son muy pequeños comparados con los asociados con el trabajo metabólico (HwE +HrE) (Brody, 1945; Emmans, 1994). Las bases fisiológicas de este incremento en la producción de calor incluyen los procesos post-absortivos relacionados con la ingestión del alimento, particularmente de alimento rico en proteína y el calor metabólico requerido para la formación de productos nitrogenados de excreción, así como la síntesis de proteínas y grasas en los tejidos a partir de sustratos recién absorbidos, derivados del alimento, como aminoácidos y ácidos grasos. Cho y Kaushik (1990) estimaron que el incremento de calor por alimentación para una ración de mantenimiento (HiE) es aproximadamente un tercio del incremento de calor total y el resto 2/3 es la porción del incremento

de calor para la ganancia productiva. Cho et al., 1976, observaron que unas dietas que contenían 6% de grasa y ya sea 30 o 47% de proteína digestible dieron en tasas de consumo de oxígeno similares. Sin embargo, al incrementar el nivel de grasa en la dieta baja en proteína se obtuvo una reducción substancial en el consumo de oxígeno, efecto clásico de la grasa sobre el incremento de calor por alimentación, mientras que al aumentar el nivel de grasa en la dieta alta en proteína, no hubo prácticamente efecto sobre el consumo de oxígeno, presumiblemente debido al trabajo metabólico asociado a un mayor aporte de nitrógeno de la dieta alta en proteína (Cho et al., 1982).

En los mamíferos y en las aves, el incremento de calor por alimentación es mayor para dietas con alto contenido de proteína que para las dietas con bajas concentraciones de proteína, porque la desaminación de los aminoácidos en exceso requiere una fuente de energía, y por la necesidad de detoxificar el amonio a través de la síntesis de urea o ácido úrico; siendo el costo energético de la síntesis de estos compuestos 13 a 10 kJ/g de N respectivamente (Martin y Blaxter, 1965). La urea y el ácido úrico son concentrados por los riñones antes de su excreción en animales terrestres, lo que requiere aún más energía. En contraste, el amonio es el principal producto de desecho del catabolismo de las proteínas en los peces y por lo tanto ellos no requieren de energía para concentrar este desecho (Cowey, 1975). Como resultado, los valores para el incremento de calor por alimentación son menores, variando de 8 a 12 % de la ED con respecto a los animales terrestres los cuales pueden disipar hasta un 30% de la energía dietaria como calor (Farrell, 1974).

Los peces carnívoros consumen dietas altas en proteína y excretan la mayor parte del nitrógeno digerido. El incremento en calor por alimentación, como una fracción de la energía digestible, varía con el nivel de proteína y de grasa en la dieta; sin embargo es remarcablemente independiente de la composición dietaria cuando se expresa en función del nitrógeno consumido. Se ha concluido que el metabolismo proteico es el principal factor que contribuye al incremento en calor por alimentación (Cho y Kaushik, 1990; Ross et al, 1992).

2.5 CRECIMIENTO Y RETENCION DE ENERGIA (RE)

La energía metabolizable (ME) incorporada como el alimento que no se disipa en calor, es retenida dentro del cuerpo en forma de nuevos elementos tisulares. En los animales en crecimiento una parte de la energía es almacenada como proteína y otra parte como grasa, pero cuando el animal se aproxima a su madurez una porción creciente de la energía retenida se almacena en forma de grasa; la importancia relativa de los depósitos de proteína y grasa depende de un gran número de factores además del grado de madurez del animal. El balance de los aminoácidos disponibles de la proteína alimenticia y la cantidad por la cual la energía dietaria consumida excede la energía gastada en calor, son los dos factores principales. Las proteínas con mayor valor biológico promueven un mayor depósito proteico que las de bajo valor. Los excesos marginales de la energía ingerida sobre la energía gastada en calor, resultan en la deposición en forma de proteína, de una mayor proporción de la energía retenida. A medida que el exceso de energía ingerida aumenta, la cantidad total de proteína depositada aumenta, pero la proporción de la energía retenida en forma de grasa aumenta aun más rápido, de tal manera que un incremento en la energía ingerida lleva a un aumento en la cantidad de energía en forma de grasa.

En casi todos los casos la retención de energía y la deposición de tejido nuevo resulta en el aumento de peso del animal, y el aumento de peso de los peces juveniles es generalmente un indicador confiable del grado de adecuación de la nutrición y del manejo. Desafortunadamente la tasa de crecimiento no es una medida cuantitativa de la retención energética, primero porque la deposición de grasa reduce el contenido de agua en el cuerpo, cambiando por ello el valor energético por unidad de peso del animal vivo, y segundo porque el contenido de energía de la grasa y de la proteína por unidad de peso son muy diferentes. La grasa generalmente es depositada en el tejido adiposo en asociación con relativamente poca agua resultando en un calor de combustión para el tejido adiposo de pescado de 31 kJ/g, mientras la proteína es generalmente depositada en tejidos como vísceras y músculo en asociación con mucha agua, resultando en un calor de combustión para el tejido muscular de pescado de 6 kJ/g. Eso significa que es imposible adecuar el peso ganado a la energía retenida sin una estimación simultánea de la composición del cuerpo. Por ello, las comparaciones de ganancia en peso por unidad de alimento consumido (eficiencia alimenticia) solamente son útiles si el valor energético del alimento y del incremento en peso se conocen.

Este problema de interpretación de los datos de productividad se complica todavía más por los diferentes procesos metabólicos que permiten almacenar la energía dietaria, ya sea en forma de grasa o de proteína (Evans, 1994): la síntesis de lípidos, relativamente simple, con una eficiencia de 74-90%, contrasta con la síntesis de proteína, mucho más compleja, con una eficiencia de 44-60% en ratas, aves y porcinos (Pullar y Webster, 1977; Emmans, 1994) y de 40-50% para la trucha (Cho y Watanabe, 1985). Para una estimación apropiada de la eficiencia energética de un alimento, es por lo tanto necesario conocer no solamente la ganancia de energía, sino también la composición de la ganancia en términos de proteína y lípidos (Emmans, 1994).

ANALISIS COMPARATIVO DE CANAL

Para propósitos prácticos, no es factible determinar las pérdidas no-fecales y de calor, para la evaluación de las dietas, debido a las dificultades para medir las pérdidas no fecales y a la complejidad y al costo de un respirómetro para peces. Sin embargo existe un esquema sencillo desarrollado por Cho y Kaushik (1985) usando los análisis comparativos de canal. Generalmente esta técnica de corte, más bien sencilla, es muy factible y confiable para peces en comparación con animales terrestres porque se puede muestrear un gran número de peces y homogeneizarlos para los análisis. Las muestras de canal de pruebas pre y post alimentación y también pre y post ayuno, son analizadas en humedad, nitrógeno y energía bruta. Los procedimientos detallados para estimar las energías metabolizables y neta y la producción de calor se muestran en la tabla 4.

REQUERIMIENTO ENERGÉTICO PARA PRODUCCION

Entender este esquema general de energética en peces permite la construcción del modelo cuantitativo mostrado en la tabla 5 para 10 peces creciendo de 1 a 100g. La producción de un kg de biomasa requiere de 4.4MJ de energía calorífica para mantenimiento (HEm), y de 1.7 MJ de energía calorífica (HiE) como costo de utilización de los nutrientes para los procesos de

mantenimiento de la vida y del crecimiento. Un kg de biomasa de trucha arcoiris, contiene aproximadamente 300g de materia seca (165g de proteína, 105g de grasa y 30g de ceniza) lo cual es equivalente 8 MJ de energía química. Para la producción de 1 kg de biomasa de trucha se requieren de esos 14.1 MJ de energía metabolizable (ME) y además de 0.8MJ de pérdidas branquiales (ZE) y urinarias (UE) y 5MJ de pérdidas fecales que son excretadas de un total de 19.9MJ de energía dietaria consumida (IE) a partir de 1 kg de alimento, cuando la tasa de conversión alimenticia (alimento/ganancia) es 1.0.

Aunque el ejemplo de arriba sólo es válido en las condiciones especificadas, algunos de los componentes de este modelo energético pueden variar. Por ejemplo, las pérdidas de energía debidas al incremento de calor por alimentación y a las pérdidas no fecales son dependientes del nivel y del balance de la proteína y de la energía en la dieta. Los alimentos comerciales para salmónidos, incluyendo los iniciadores, deberían de contener más de 25g de proteína digestible (DP) por MJ de energía digestible (DE) consumida (e.g. 373g DP; 14.9MJ/kg), sin embargo, las dietas de terminación no deberían de proveer menos de 20g de DP/MJ de DE consumida (e.g. 298g de DP; 14.9MJ/kg). Un exceso en la ingestión de proteína con respecto a la energía consumida incrementa las pérdidas no fecales y el incremento de calor por alimentación.

La pérdida de energía fecal es principalmente por el almidón, la fibra y algo de proteína no digestible en la dieta, y es influenciada por la calidad de los ingredientes. Los alimentos comerciales más baratos tienden a contener niveles más altos de subproductos animales y vegetales no digestibles lo cual diluye la densidad de nutriente, y aumenta la cantidad de productos de excreción fecal. Los productores de peces deben conocer el contenido de energía biológicamente disponible (digestible) de una dieta antes de poder determinar el peso de alimento que debe ser usado cada día. Un alimento de baja energía que generalmente contiene un alto nivel de carbohidratos, almidón y fibra, da como resultado un crecimiento y una eficiencia alimenticia bajos en salmónidos. Además, el aumento de consumo de un alimento poco digestible, resulta en un aumento de la excreción de heces que contamina el sistema acuático.

El requerimiento de energía total para producir un kg de trucha a 15C es en promedio de 15MJ/kg de ganancia en peso vivo, pero varía desde 11 MJ para 1 pez de 1 g hasta 16 MJ para un pez de 2kg. Este requerimiento es muy dependiente de la tasa de crecimiento y de la calidad de la canal, i.e. es mayor para peces grasos. Por el contrario, es relativamente independiente de la temperatura del agua, dado que cuando la temperatura aumenta, el consumo de energía se incrementa, y consecuentemente, la tasa de crecimiento diario se incrementa. Aun más, diferentes especies de peces con similar composición de canal y tasa metabólica pueden tener requerimientos de energía similares bajo condiciones de cultivo intensivas.

En práctica la estimación en requerimiento de energía y de su partición para una especie de pez se puede obtener de manera relativamente simple por el análisis comparativo de la canal. La estimación hecha en la tabla 5, aún sí puede ser menos precisa de lo deseado, es al menos basada sobre datos experimentales actuales y por éso es mucho más realista que los valores empíricos tomados ciegamente de varios reportes en la literatura.

3. APLICACIONES

3.1 ESTANDARES DE ALIMENTACION

Debido a que el consumo en los peces esta controlado principalmente por el peso corporal y la ganancia esperada, temperatura del agua y contenido de energía del alimento, el primer paso para estimar los requerimientos, en una forma racional, es predecir la ganancia en peso vivo esperada en un determinado periodo de tiempo, bajo determinada temperatura, calidad y manejo. Iwama y Tautz (1981) reportaron un modelo de crecimiento basado en el peso corporal a la potencia un tercio, que se ajusta a las curvas de crecimiento de salmónidos mucho mejor que los modelos exponenciales previamente reportados (tasa de crecimiento específico). De ahí que, la cantidad total de alimento consumido era calculada en base a la ganancia predecida estimando el coeficiente unidad termal crecimiento (TGC) desarrollada del modelo de crecimiento a la potencia un tercio y al requerimiento de energía digestible dietaria de 15 MJ/kg de ganancia en peso vivo medido por Cho (1982).

El procedimiento para predecir el peso corporal y la ganancia en peso vivo calculada y la cantidad de alimento se resume en la tabla 6 (Cho,1992). La TGC de un cultivo de peces debe estimarse a partir del registro de años anteriores, asumiendo qué factores como línea genética, régimen dietario, temperatura del agua, y otras prácticas de manejo son básicamente los mismos. La energía digestible (DE) en un alimento se puede calcular de la información de la fórmula de la dieta presentada en la tabla 2. De otra manera, la DE de una dieta, considerando sus niveles de proteína y de grasa, puede ser estimada de la ADC de la proteína y la energía de los ingredientes en la Tabla 2. Un ejemplo de los cálculos se presenta en la Tabla 6. Una vez que la ganancia en peso vivo y la cantidad total de alimento son estimados para el próximo periodo de 4 semanas, el alimento es distribuido en una base semanal de acuerdo a la tasa de crecimiento. Sin embargo, esta cantidad de alimento proyectada sólo puede ser usada como una guía.

La mayoría de las tablas de alimentación actualmente disponibles, son modificaciones de escritorio de las guías de alimentación desarrolladas originalmente con las dietas semi húmedas de antaño. Se debe tener precaución al aplicar estas tablas para dietas modernas que tienen contenidos de energía y densidad de nutrientes mayores. Finalmente el animal por si mismo debe determinar la cantidad de energía y de nutrientes apropiados para satisfacer sus requerimientos, aún cuando los nutricionistas formulen la densidad y el balance de energía y de nutrientes en la dieta. De ahí que la estimación científica de la ración y el cuidado de la alimentación de peces son sólo aproximaciones finas para asegurar una acuicultura exitosa y económica.

3.2 DIETAS CON RELACION OPTIMA DE DP Y DE ALTA DENSIDAD DE NUTRIENTES (HND)

La aproximación bioenergética ha sido muy útil en la evaluación de los efectos de varias proporciones proteína:energía en salmónidos. La composición de la dieta, particularmente la relación proteína:energía afecta fuertemente la eficiencia de utilización y de retención de energía; el incremento de los niveles de lípidos en las dietas de 15 a 25% resulta en un incremento en la retención de energía y lípidos independientemente de los niveles de proteína de 40 y 60% (Tabla 8- Cho et al., 1976). Con un alimento bajo en proteína (36% de proteína digestible),

cuando los niveles de lípidos se incrementan de 6 a 16%, la energía recuperada (RE) incrementa de 39% de la energía ingerida (IE) a 52%. Por otro lado, con un alimento con alto contenido de proteína (47%), el incremento fue sólo de 49 a 57% de IE (Tabla 9). El análisis de la Tabla 10 también muestra que la energía metabolizable promedio en las dietas (a 7.5, 12.5, y 17.5oC) con 3 niveles de lípidos (13,18 y 23 de grasa) fueron 14.4, 16.0 y 16.8 MJ/kg, respectivamente. El incremento de niveles de lípidos en las dietas produce un incremento en la energía recuperada (RE) así como una mejor tasa de conversión (menor ZE+UE) y eficiencia de retención de energía (ERE) lo que indica una mejora en la utilización de proteína y energía (Cho y Kaushik,1990).

Estos resultados confirmaron el efecto ahorrador de proteína de los lípidos, con la combinación más eficiente siendo una dieta con 36% de proteína digestible y 16% de lípidos. Watanabe et al. (1979) encontraron una retención de proteína máxima con una relación óptima proteína:lípidos de 35% de proteína y 15-20% de lípidos. De ahí que los niveles recomendados de energía y relación proteína:energía para las dietas de salmónidos son 17-20MJ/kg DE y 20-22g DP/MJ DE. Estos niveles se han empleado por muchos años para el cultivo de salmones en Ontario, Canadá. Para dar claridad, a la formulación de la dieta, los niveles recomendados son expresados en MJ, kg y g en vez de % del alimento. También, es esencial que los requerimientos de alimento sean calculados en base al contenido de energía y nutrientes biológicamente utilizables, y no del peso del alimento, cuando sean determinadas las raciones alimenticias diarias, por los piscicultores.

Las dietas densas-altas en nutrientes, altas en proteínas y en lípidos y al mismo tiempo manteniendo la misma relación proteína:energía de 20-22g DP/MJ DE son muy adecuadas para un manejo efectivo de reducción de desechos (Cho et al. 1991 y 1994). Como los alimentos no digeridos, no utilizados y no consumidos son la principal fuente de desechos en la acuicultura, la selección de ingredientes muy digestibles y la eliminación de rellenos en la formulación de las dietas es el primer paso hacer dietas HND. El segundo paso es que los nutrientes (principalmente nitrógeno y fósforo) en la dieta deben estar bien balanceados para maximizar la utilización por el animal y así reducir la descarga de desechos disueltos. La sobredosis de cualquier nutriente (s) por arriba del requerimiento del animal sólo incrementa el desecho y la contaminación.

En años recientes las dietas grasas (20-30%) han sido muy populares en la acuicultura de salmónidos, particularmente en Noruega en contraste con los años 60s y 70s cuando la mayoría de los alimentos para peces contenían menos de 10% de grasa principalmente por las dificultades técnicas para incorporar aceite de pescado en el alimento. Aún más, el efecto ahorrador de proteína de nutrientes no proteicos “aportadores de energía” (grasas y carbohidratos) se ha reconocido (Watanabe et al., 1979), pero el incremento de los niveles de grasa fue la única solución práctica dado que los salmónidos utilizan muy pobremente los carbohidratos. De esta manera, el ADC de las dietas se mejoró de 10% reduciendo la descarga de desechos sólidos y disueltos que han incrementado el problema de la contaminación de los efluentes de la industria acuícola alrededor del mundo.

Dietas con alto contenido en grasa (>>25%) actualmente se fabrican y se promueven por muchas compañías de alimento. La eficiencia de retención de la grasa (FRE) puede ser tan alta como 70% (en contraste con la proteína 35-45% en el mejor de los casos) lo que puede llevar a

una producción de peces muy grasos en términos prácticos.

Desafortunadamente hay muy pocos estudios científicos realizados sobre los efectos de dietas con alto contenido de grasa a pesar de que la popularidad de estos alimentos se ha incrementado fenomenalmente en la última década.

3.3 CUANTIFICACION DE DESECHOS

Cho et al., (1991,1994) han aplicado principios sencillos de nutrición y bioenergética para predecir la producción de desechos de operaciones acuícolas usando una aproximación biológica.

Los desechos de origen dietario constituyen la mayor parte de los desechos generados por la acuicultura. Los ingredientes ingeridos deben ser digeridos antes de que el pez los utilice, y la proteína digerida, los lípidos y los carbohidratos son la energía y nutrientes potencialmente disponibles para mantenimiento, crecimiento y reproducción del animal. El alimento restante (no digerido) es excretado en las heces como desecho sólido (SW), y los subproductos del metabolismo (amonía, urea, fosfato, dióxido de carbono etc.) son excretados como desechos disueltos (DW) principalmente por las branquias y los riñones. Los desechos totales de acuicultura (TW) asociados con la alimentación y la producción están constituidos de SW y DW, junto con los desechos de alimento (FW), ($TW=SW+DW+FW$). La descarga de desechos sólidos totales (TSW) es estimada por: $TSW = (\text{alimento consumido} \times (1-ADC)) + FW$, en la cual el coeficiente de digestibilidad aparente (ADC) de los ingredientes y dietas (Tabla 1 y 2) son medidos usando los métodos descritos anteriormente. Las mediciones de ADC y de alimento consumido proveen la cantidad de TSW (Sedimentados y suspendidos, FW-libres) y estos valores son más críticos para la cuantificación de los desechos de acuicultura.

Una estimación precisa de FW es muy difícil y casi imposible, entonces la mejor estimación puede hacerse basada en los requerimientos de energía y la ganancia esperada descrita por Cho (1992) en la cual la eficiencia de energía (ganancia en energía/consumo) indica el grado de FW para una operación dada. Desafortunadamente, los TSW contienen una considerable cantidad de FW en la mayoría de las granjas.

Datos experimentales que compararon este método biológico y procedimientos químicos estándar (limnológicos) para cuantificar la descarga de desechos en los efluentes se muestran en la Tabla 11. Los procedimientos están descritos en el estudio comparativo de Cho et al.(1991). En ese estudio, se mostró que un muestreo continuo de los efluentes (3L/h, 24h/día por 12 semanas) no da resultados satisfactorios, aún cuando son muy costosos. Los sólidos totales y el P determinado usando el método químico, fueron muy sobrestimados (sólidos 59% y P 112% de lo consumido) a causa de las dificultades involucradas en la toma de muestras de agua homogéneas, de 24 millones de litros del efluente durante un periodo de 12 semanas. Sin embargo, el procedimiento biológico basado en el ADC para SW y el análisis comparativo del canal para estimar DW provee datos mucho más realistas:

$\text{Desechos disueltos (DW)} = (\text{alimento consumido} \times ADC) - \text{peces producidos}$

Los valores de desechos nitrogenados determinados por ambos métodos fueron

remarcablemente similares. El método químico/limnológico parece producir una estimación de desecho de nitrógeno más confiable comparada a los desechos sólidos y de fósforo, porque una gran proporción de N es excretado en forma disuelta, y entonces, es homogéneamente mezclado en el efluente. Esto indicó que el principio del procedimiento biológico era válido. Este método biológico es flexible y se puede adaptar a una variedad de condiciones y ambientes de cultivo. Permite una estimación de desechos liberados bajo circunstancias en las cuales sería muy difícil o imposible medir con el método químico/limnológico (ej. una jaula de cultivo).

CONCLUSION

El uso de la aproximación bioenergética permite un mejor entendimiento de la utilización de la energía y de los nutrientes por los salmónidos. Aún más, se han derivado varias aplicaciones del conocimiento obtenido de estudios bioenergéticos. Entre ellos, un estándar de alimentación optimizado que es adaptable a diferentes condiciones de producción y formulaciones dietarias.

La mayoría de los estudios de metabolismo y de requerimiento energético se ha enfocado a especies de salmónidos. La información en otros peces es limitada, especialmente para especies tropicales. La generación de información confiable y relevante en los requerimientos de energía y su fraccionamiento en peces tropicales deberá, por lo tanto, recibir más atención.

5. BIBLIOGRAFIA

- Blaxter, K.L. (1989) Energy metabolism in animals and man. Cambridge University Press, Cambridge. 336 p.
- Brafield, A.E. y Llewellyn, M.J. (1982) Animal Energetics. Blackie & Son Ltd., Glasgow. 168 p.
- Brett, J.R. (1972) The metabolic demand for oxygen in fish, particularly salmonids and a comparison with other vertebrates. *Respir. Physiol.* 14, 151170.
- Brett, J.R. and Groves, T.D.D. (1979) Physiological energetics. In: *Fish Physiology*, Vol. VIII. Ed. by Hoar et al., p. 279352. Academic Press, New York.
- Brody, S. (1945) Bioenergetics and Growth. Reinhold Publishing Co. Reprinted 1974 by Hafner Press, New York. 1023 p.
- Cho, C.Y. (1982) Effects of dietary protein and lipid levels on energy metabolism of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Energy Metabolism of Farm Animals*. Proc. of the 9th Symposium, Lillehammer, Norway. Ed. by A. Ekern and F. Sundstol. EAAP Publ. No. 29, p. 176179.
- Cho, C.Y. (1987) La energía en la nutrición de los peces. Páginas 197-244 en J. Espinosa de los Monteros y U. Labarta, editores. *Nutrición en acuicultura*, Volumen II. Plan de Formación de Técnicos Superiores, Programa Especial de I + D de Acuicultura. Comisión Asesora de Investigación Científica y Técnica (CAICYT), Madrid, España.

- Cho, C.Y. (1992) Feeding systems for rainbow trout and other salmonids with reference to current estimates of energy and protein requirements. *Aquaculture* 100, 107-123.
- Cho, C.Y. and Kaushik, S.J. (1990) Nutrition energetics in fish: energy and protein utilization in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *World Review of Nutrition and Dietetics* 61, 132-172.
- Cho, C.Y. and Kaushik, S.J. (1985) Effects of protein intake on metabolizable and net energy values of fish diets. *Proc. of International Symposium on Fish Feeding y Nutrition*, Aug. 9-13, 1984, Aberdeen, U.K. by Fisheries Society of the British Isles. Academic Press, London. 496 p.
- Cho, C.Y. and Slinger, S.J. (1979) Apparent digestibility measurement in feedstuffs for rainbow trout. *Proc. World Symp. on Finfish Nutrition and Fishfeed Technology*, Hamburg, Germany. Vol. II, p. 239-247.
- Cho, C.Y. and Slinger, S.J. (1980) Effect of water temperature on energy utilization in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Proc. 8th Symp. on Energy Metabolism*, Cambridge, U.K. p. 287-291.
- Cho, C.Y. and Watanabe, T. (1986) Dietary energy and lipid requirements of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) at different water temperatures. *Energy Metabolism of Farm Animals. Proc. of the 10th Symposium*, Airlie, Virginia. 381 p.
- Cho, C.Y., Bayley, H.S. and Slinger, S.J. (1975) An automated fish respirometer for nutrition studies. *Proc. 28th Ann. Meeting of Can Conf. for Fish. Res.*, Vancouver, B.C.
- Cho, C.Y., Bayley, H.S. and Slinger, S.J. (1976) Energy metabolism in growing rainbow trout: Partition of dietary energy in high protein and high fat diets. *Proc. 7th Symp. on Energy Metabolism*, Vichy, France. p. 299-302.
- Cho, C.Y., Cowey, C.B. and Watanabe, T. (1985) *Finfish Nutrition in Asia. Methodological approaches to research and development*. International Development Research Centre, Ottawa. 154 p.
- Cho, C.Y., Hynes, J.D., Wood, K.R. and Yoshida, H.K. (1991) Quantitation of fish culture wastes by biological (nutritional) and chemical (limnological) methods; the development of high nutrient dense (HND) diets. Pages 3750 in C.B. Cowey and C.Y. Cho, editors. *Nutritional Strategies and Aquaculture Waste. Proceedings of the 1st International Symposium on Nutritional Strategies in Management of Aquaculture Waste*. Fish Nutrition Research Laboratory, University of Guelph, Ontario, Canada. 275p.
- Cho, C.Y., Hynes, J.D., Wood, K.R. and Yoshida, H.K. (1994) Development of high nutrient-dense, low pollution diets and prediction of aquaculture wastes using biological approaches. *Aquaculture* 124, 293-305.

- Cho, C.Y., Slinger, S.J. and Bayley, H.S. (1982) Bioenergetics of salmonid fishes: Energy intake, expenditure and productivity. *Comp. Biochem. Physiol.* 73B, 2541.
- Choubert, G.Jr., Noue, J. de la and Luquet, P. (1979) Continous quantitative automatic collector for fish feces. *Prog. FishCult.* 41, 6467.
- Cowey, C.B. (1975) Aspects of protein utilization by fish. *Proc. Nutr. Soc.* 34, 5763.
- Emmans, G.C. (1994) Effective energy: a concept of energy utilization applied across species. *Br. J. Nutr.* 71, 801-821.
- Farrell, D.J. (1974) General principles and assumptions of calorimetry. In: *Energy Requirements of Poultry*. p. 124. British Poultry Science Ltd.
- Forster, R.P. and Goldstein, L. (1969) Formation of excretory Products. In: *Fish Physiology* Vol. I, p. 313350 ed. by W.S. Hoar y D.J. Ryall. Academic Press, New York.
- Hunn, J.B. (1982) Urine flow rate of fresh water of salmonids: A Review. *Prog. FishCult.* 44, 119-125.
- Iwama, G.K. and Taus.A.F. (1981) A simple growth model for salmonids in hatcheries. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38: 649 - 656.
- Kaushik, S.J. and Cowey C.B. (1991) Dietary factors affecting nitrogen excretion by fish. Pages 3 19 in C.B. Cowey and C.Y. Cho, editors. *Nutritional Strategies and Aquaculture Waste*. Proceedings of the 1st International Symposium on Nutritional Strategies in Management of Aquaculture Waste. Fish Nutrition Research Laboratory, University of Guelph, Ontario, Canada. 275p.
- Kaushik, S.J. and Gomes, E.F. (1988) Effect of frequency of feeding on nitrogen and energy balance in rainbow trout under maintenance conditions. *Aquaculture* 73, 207-216.
- Kleiber, M. (1975) *The fire of life*. Robert E. Kleiber Publishing Co., New York. 453 p.
- Martin, A.K. and Blaxter, K.L. (1965) The energy cost of urea sythesis in sheep. In: *Energy Metabolism*. Ed. K.L. Blaxter. p. 8391, Academic Press, New York.
- Nose, T. (1960) On the digestion of food protein by gold fish (*Carassius auratus* L.) and rainbow trout (*Salmo irideus* G.). *Bull. Freshwater Fish. Res. Lab.* 10, 2328.
- National Research Council (NRC) (1981) *Nutritional energetics of domestic animals and glossary of energy terms*. 2nd rev. ed. National Academy Press, Washington, D.C. 54p.
- National Research Council (NRC). (1993) *Nutrient requirements of fish*. National Academy Press, Washington, D.C. 114p.
- Ogino, C., Kakino, J. and Chen, M.S. (1973) Determination of metabolic fecal nitrogen and

endogenous nitrogen excretion of carp. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 39, 519-523.

- O'Hara, J. (1971) A continuously monitored respiration chamber for fish. Water Res. Pergamon Press 5, 143-145.
- Pierce, R.J. and Wissing, T.E. (1974) Energy cost of food utilization in the bluegill. Trans. Am. Fish. Soc. 103, 384-5.
- Pullar, J.D. and Webster, A.J.F. (1977) The energy cost of fat and protein deposition in the rat. Br. J. Nutr. 37, 355-363.
- Ross, L.G., McKinney, R.W., Cardwell, S.K., Fullarton, J.G., Roberts, S.E.J. and Ross, B. (1992) The effects of dietary protein content, lipid and ratio level on oxygen consumption and specific dynamic action in *Oreochromis niloticus* L. Comp. Biochem. Physiol. 103A, 573-578.
- Satoh, S., Cho, C.Y. and Watanabe, T. (1992) Effect of fecal retrieval timing on digestibility of nutrients in rainbow trout diet with the Guelph and TUF Feces Collection Systems. Nippon Suisan Gakkaishi 58, 1123-1127.
- Smith, R.R. (1971) A method for measuring digestibility and metabolizable energy of feeds. Prog. FishCult. 33, 132-134.
- Smith, R.R., Rumsey, G.L. and Scott, M.L. (1978) Net energy maintenance requirement of salmonids as measured by direct calorimetry: Effect of body size and environmental temperature. J. Nutr. 108, 1017-1024.
- Solomon, D.J. and Brafield, A.E. (1972) The energetics of feeding metabolism and growth of perch (*Perca fluviatilis* L.) J. Anim. Ecol. 41, 699-718.
- Watanabe, T., Takeuchi, T. and Ogino, C. (1979) Studies on the sparing effect of lipids on dietary protein in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). Proc. World Symp. on Finfish Nutrition and Fishfeed Technology, Hamburg, Germany. Vol. I p. 113-125.
- Windell, J.T., Foltz, J.W. and Sarokon, J.A. (1978) Methods of fecal collection and nutrient leaching in digestibility studies. Prog. FishCult. 40, 51-55.

Tabla 1. Dieta referencia para salmón (Cho et al. 1985)

Ingrediente	%
Harina de pescado (arenque o capellán)(proteína cruda >68%, ceniza <<13%)	30
Pasta de soya (proteína cruda 48%, fibra 3%)	17
Gluten de maíz (proteína cruda 60%, fibra 3%)	13
Harinilla de trigo (proteína cruda 17%, fibra 8%)	27
Mezcla vitamínica (VIT8404)	1
Premezcla mineral (MIN8204)	1
Marcador (indicador de digestión)	1
Aceite de pescado (arenque o capellán)	10

Dietas Experimentales

	Dieta de referencia %	Dieta prueba %
Dieta de referencia	100	70
Ingrediente a evaluar	0	30

Coefficiente de digestibilidad aparente (CDA):

CDA para la dieta de referencia ó la dieta prueba = $1 - (H/D \times Dm/Hm)$

donde:

- H = % de nutriente en las heces
- D = % de nutriente en la dieta
- Dm = % del marcador en la dieta
- Hm = % del marcador en las heces

CDA para el ingrediente a evaluar = $(CDA \text{ dieta prueba} - 0.7 CDA \text{ dieta de referencia})/0.3$

Tabla 2. Coeficientes de digestibilidad aparente (%) y valor de energía digestible de ingredientes del alimento medidos con trucha arcoiris (adaptado de Cho y Kaushik 1990).

Ingrediente	International Feed No.	DM ¹	CP ¹	Lípidos	E ¹	DE (MJ/kg)
Harina de alfalfa	1-00-023	39	87	71	43	7.7
Harina de sangre spray-dried	5-00-381	91	99	—	89	19.4
secado con flama	5-00-381	55	16	—	50	10.0
Levadura de cerveza seca	7-05-527	76	91	—	77	13.9
Maíz, amarillo	4-02-935	23	95	—	39	5.0
Gluten de maíz	5-02-903	23	92	—	29	5.4
Harina de gluten de maíz I	5-09-318	80	96	—	83	17.6
Solubles de destil. maíz , secos	5-02-844	46	85	71	51	10.7
Harina de pluma	5-03-795	81	77	—	77	17.9
Harina de pescado, arenque	5-02-000	85	92	97	91	18.8
Harina de carne y hueso	5-09-321	78	85	—	85	16.0
Harina de subprod. avícolas	5-03-798	74	85	—	76	15.6
Harina de colza	5-03-871	35	77	—	45	8.1
Soya integral, cocida	5-04-597	78	96	94	85	19.0
Pasta de soya	5-04-612	74	96	—	75	13.5
Harinillas de trigo	4-05-205	35	92	—	46	7.0
Suero deshidratado	4-01-182	97	96	—	94	13.4
Conc. de proteína de pescado		90	95	—	94	17.2
Conc. de proteína de soya		77	97	—	84	15.4
Dieta de referencia C201-Guelph referencia		71	91	92	79	16.0

¹ DM: materia seca, CP: proteína cruda , E: energía

Tabla 3. Condiciones experimentales para respirometría (de Cho et al., 1982).

	Condiciones
Peces	Trucha arcoiris-producida en lab.
Nivel de actividad	En reposo
Peso corporal inicial	15 - 150 g/pez
Biomasa total	3.0 kg
Volumen de agua	30 L (50 x 30 x 20 cm)
Tasa de flujo de agua	3 - 6 L/min
Control de temperatura del agua	+ 0.1oC
Oxígeno disuelto en el agua entrante	9 + 0.2 mg/L independiente de la temperatura
Iluminación	12 h luz : 12 h oscuridad, 300 lux
Alimentación	Cerca de saciedad, 3-4 comidas por día
Colecta de datos	1320 lecturas por computadora en 22 hrs/día
Periodo experimental	3 días de aclimatación (alimento) 7 días de alimentación 3 días de ayuno y 1 día de lecturas de BOD

Tabla 4. Partición de energía dietaria por medio de digestibilidad y análisis comparativo de canal (Cho y Kaushik, 1990)

-
1. Medir N digestible (DN) y energía consumida (DE)
 2. Medir N recuperado (RN_g) y energía ganada en canal (RE_g)
 3. Medir N de canal (RN_f) y pérdidas de energía (RE_f) durante el ayuno
 4. Calcular N no fecal (UN + ZN) = DN -RN_g
Energía no fecal (UE + ZE) = 24.9 * (UN + ZN)
Energía metabolizable (ME) = DE -(UE + ZE)
Producción de calor (HE) = ME -RE_g
Incremento de calor (HiE) = ME -RE_g -RE_f

$$\text{Energía neta (NE)} = \text{ME} - \text{HiE}$$

Tabla 5. Ejemplo de estimación de requerimiento de energía para producir 1 kg de biomasa de trucha arcoiris² (de Cho y Kaushik, 1990).

	Recuperado	Perdidas		Nota
		Calor	Excreción	
Energía de canal	8.0			1 kg biomasa con 70% humedad
Producción de calor en ayuno		4.4		37 kJ/kg 0.824 por día
Incremento de calor por alimentación		1.7		30 kJ/g consumo de nitrógeno digestible
Pérdidas No-fecales			0.8	25 kJ/g pérdidas de nitrógeno no-fecal
Pérdidas Fecales			5.0	ADC (energía) = 0.75
Total	8.0	6.1	5.8	Ganancia/Alimento = 1 19.9 MJ/kg alimento

² Periodo de crecimiento: peces de 1 g to 101 g en 140 días
 Temperatura del agua: 15oC bajo condiciones de laboratorio.
 RE=8.0, NE=12.4, ME=14.1, DE=14.9 y IE=19.9 MJ, respectivamente
 ADC (Energía) = Coeficiente de digestibilidad aparente de energía

Tabla 6. Predicción de crecimiento y estimación de ración alimentaria (Cho 1992)

1. Calcular el coeficiente de crecimiento por unidad térmica (TGC)

$$TGC = (BW2^{1/3} - BW1^{1/3}) / (\text{temp.}(C) * \text{días})$$

en donde: Peso corporal inicial = BW1 (g/pez) Peso corporal final = BW2 (g/pez) (Este valor es calculado con datos anteriores de crecimiento y es influenciado por genética, dietas, calidad de agua y otros aspectos de manejo, y por lo tanto deben ser chequeadas y recalculadas para diferentes lotes de peces.)

Datos de crecimiento de algunos de nuestros lotes de salmónidos dieron los siguientes valores de TGC:

Trucha arcoiris A 0.00174	Trucha de lago 0.00139	Salmon Chinook 0.00098
Trucha arcoiris B 0.00153	Trucha café 0.00099	Salmon Atlántico 0.00060

2. Estimación predictiva del peso vivo (BW2) :

$$BW2 = [BW1^{1/3} + (TGC * \text{Temp.}(C) * \text{Días})]^3$$

3. Calcular la ganancia de peso vivo esperada (BW2-BW1) y la energía retenida en función de la materia seca (DM, 20-30% del peso vivo) y del contenido en energía de la canal (25-28 kJ/g DM):

$$RE = (BW2 - BW1) * \%DM * \text{kJ/g DM}$$

4. Calcular el requerimiento aproximado de energía para mantenimiento o ayuno (HEf):

$$HEf = [(-1.04 + 3.26T - 0.05T^2) \text{kg BW}^{0.824}] \text{ kJ/día}$$

5. Atribuir el incremento aproximado del calor de alimentación para mantenimiento y crecimiento para raciones de mantenimiento y crecimiento (HiEm,g):

$$HiE_{m,g} = HEf * 0.6$$

6. Estimar las pérdidas no-fecales de energía (ZE+UE):

$$ZE + UE = (RE + HEf + HiE) * 0.06$$

7. Calcular la energía digestible (DE) en el alimento por medición directa o por sumar los coeficientes de digestibilidad aparente (CDA) de los ingredientes (Tabla 4), asumiendo que las dietas contienen 22-24 g DP/MJ DE.

$$DE = (ADC * \% \text{ ingrediente en dieta})$$

8. El requerimiento mínimo de energía digestible es:

$$RE + (HEf+HiE+ZE+UE)$$

Tabla 7. Requerimiento mínimo diario de energía digestible (DE) y alimento (17 MJ DE/kg y 22 g proteína digestible / MJ DE) para trucha arco iris a tres diferentes temperaturas (Cho, 1992) (BW= peso corporal).

Semana	5oC			10oC			15oC		
	BW g	DE kJ	%BW	BW g	DE kJ	%BW	BW g	DE kJ	%BW
0	1.0			1.0			1.0		
1	1.2	0.33	1.93	1.4	0.68	3.98	1.7	1.04	6.14
2	1.4	0.37	1.82	1.9	0.85	3.56	2.5	1.45	5.17
3	1.7	0.42	1.73	2.5	1.05	3.22	3.7	1.94	4.47
4	1.9	0.56	1.65	3.3	1.28	2.95	5.2	2.50	3.96
5	2.2	0.52	1.58	4.2	1.52	2.72	7.0	3.14	3.55
6	2.5	0.57	1.51	5.2	1.79	2.53	9.2	3.85	3.23
7	2.9	0.63	1.45	6.4	2.09	2.36	11.8	4.65	2.97
8	3.3	0.69	1.39	7.7	2.40	2.22	14.9	5.53	2.75
9	3.7	0.75	1.34	9.2	2.75	2.10	18.5	6.50	2.56
10	4.2	0.82	1.29	10.9	3.12	1.99	22.6	7.55	2.40
11	4.7	0.89	1.25	12.8	3.51	1.89	27.3	8.69	2.26
12	5.2	0.96	1.21	14.9	3.93	1.80	32.6	9.92	2.14
13	5.8	1.03	1.17	17.3	4.37	1.72	38.5	11.23	2.03
14	6.4	1.11	1.14	19.8	4.85	1.65	45.1	12.64	1.93
15	7.0	1.19	1.10	22.6	5.35	1.59	52.4	14.14	1.84
16	7.7	1.28	1.07	25.7	5.87	1.53	60.5	15.73	1.77
17	8.4	1.37	1.04	29.0	6.42	1.47	69.3	17.42	1.69
18	9.2	1.46	1.02	32.6	7.00	1.42	79.0	19.20	1.63

19	10.0	1.55	0.99	36.4	7.61	1.37	89.5	21.08	1.57
20	10.9	1.65	0.97	40.6	8.25	1.33	100.9	23.05	1.51

Tabla 8. Influencia de los niveles dietarios de proteína y lípidos sobre el consumo de oxígeno, el incremento de calor de alimentación y la partición de la energía digerible ingerida en trucha arcoiris, mostró la importancia de la ingestión de nitrógeno como factor determinante del incremento de calor de alimentación

Proteína dietaria (%)	40	60	40
Lípidos dietarios (%)	15	15	25
Consumo de oxígeno (g oxígeno/kg BW/día)			
Periodo de alimentación (promedio 8 días)	6.9	7.1	6.8
Periodo de ayuno (mínimo 3 días)	4.4	4.2	4.4
Incremento de calor por alimentación	2.5	2.9	2.4
Partición de la energía			
Energía recuperada (en % de la DE ingerida) ³	63	59	73
Incremento de calor por alimentación			
(% DE ingerida) ⁴	11	13	8
(kJ/g N digerible) ⁵	30	30	27
Producción de calor en ayuno			
(kJ/MBW/d) ⁶	40	41	41

³ Energía recuperada/Energía digerible ingerida

⁴ Incremento de calor/Energía

⁵ kJ Incremento de calor /g N digerible ingerido

⁶ Peso corporal metabólico BW (MBW) = kg BW^{0.824}

Tabla 9. Influencia de los niveles dietarios de proteína y lípidos sobre la utilización de la energía en la trucha arco iris
 —(Cho y Kaushik, 1990). —

	6	11	16	6	11	16
Proteína digestible (%)		36			47	
Lípidos digestibles (%)	6	11	16	%	6	11
Energía						
ingerida	100	100	100	100	100	100
digestible	73	74	80	83	84	88
metabolizable	67	68	74	77	78	82
neta	57	60	69	64	63	70
recuperada	39	46	52	49	52	57
Pérdidas de calor						
Incremento de calor	10	8	5	13	15	12
Ayuno	18	14	17	15	11	14

Tabla 10. Partición de la energía dietaria y eficiencias retención de energía

Lípidos %	Temperatura °C	DE	RE ⁷	UE+ZE ⁸	ME	HE ⁹	ERE ¹⁰
MJ por kg de alimento ingerido							
13	7.5	15.0	5.1	0.9	14.1	9.0	0.34
	12.5	15.1	7.1	0.8	14.3	7.2	0.47
	17.5	15.6	7.6	0.8	14.8	7.6	0.46
18	7.5	16.7	6.3	0.9	15.8	9.5	0.38
	12.5	16.8	8.6	0.7	16.1	7.5	0.51
	17.5	16.9	8.5	0.8	16.1	7.6	0.50
23	7.5	17.2	5.9	0.9	16.3	10.4	0.34
	12.5	17.8	9.8	0.7	17.1	7.3	0.55
	17.5	17.9	9.1	0.8	17.1	8.0	0.50

⁷RE (energía recuperada) = GE en canal al final -GE en canal al inicio

GE = energía bruta

⁸ZE + UE = 24.9 MJ (kg N digest. ingerido -kg N recuperado)

⁹HE (perdida total de calor) = Incremento de calor por alimentación + Producción de calor en ayuno = ME-RE.

¹⁰ERE (eficiencia de retención de la energía) = RE / DE

Tabla 11. Comparación de la pérdidas estimadas con métodos biológicos o químicos (Cho et al., 1991).

	Sólidos		Nitrógeno		Fósforo	
	Biol.	Quím.	Biol.	Quím.	Biol.	Quím.
Ingerido, kg *	252	18.5	2.45			
Ganancia, kg D.M.	65	6.3	0.95			
Desechos Sólidos % de lo ingerido	54	149	12.2	11.6	1.50	2.74
Desechos disueltos % de lo ingerido	21	59	66	63	61	112

Todos los datos están en materia seca (D.M.) y en base al alimento libre de pérdidas

* 133 kg alimento fue disipado en calor, H₂O y CO₂

D.M. = Materia seca

**EVALUACION DEL POTENCIAL DE CULTIVO DE LA LANGOSTA
DE AGUA DULCE AUSTRALIANA *Cherax tenuimanus* EN FUNCION DE
SU EFICIENCIA BIOENERGÉTICA**

Humberto Villarreal Colmenares

**Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., Unidad Guaymas.
Ap. Postal 463, Guaymas, Sonora 85400 (México)
Tel + (8622) 11253633.FAX: (622)12237
e-mail: humberto @cibnor.mx.**

RESUMEN

Las langostas de agua dulce Australianas del género *Cherax* spp. han generado gran interés por parte de los acuacultores debido a su alta tasa de crecimiento. En el presente trabajo se analizan algunos de los parámetros relacionados con el flujo fisiológico de energía en la langosta de agua dulce Australiana *Cherax tenuimanus* (marrón).

La ecuación que relaciona el flujo de la energía en la langosta se puede describir como:

$$Q_c = Q_g + Q_u + Q_n + Q_r, \text{ donde:}$$

Q_c = energía del alimento consumido

Q_g = energía utilizada para la formación de tejidos (crecimiento)

Q_u = energía en las heces fecales

Q_n = pérdidas energéticas por excreción nitrogenada

Q_r = demanda de energía para metabolismo.

El crecimiento del marrón se evaluó por 57 días a 26°C en acuarios de 30 X 25 X 25 cm, alimentados con dietas de diferente nivel de proteína a razón de 4.7% de la biomasa total. El consumo de alimento se definió después de permitir a la langosta alimentarse por dos horas. La egestión se determinó por medio de la colección de heces fecales por un total de 12 horas después de alimentarse. De manera similar, muestras de agua para determinar excreción se colectaron 4 horas después de que terminó el periodo de alimentación. El requerimiento metabólico se definió como el resultado de la diferencia entre la energía asimilada menos el crecimiento y la excreción. La energía del alimento, tejido de la langosta y heces fecales se definió por calorimetría. La energía excretada se multiplicó por 17 joule/mg NH_3 .

Los resultados mostraron que el consumo de nutrientes de la langosta aumenta significativamente cuando se alimenta con una variedad de alimentos, alcanzando niveles de alrededor de 29 joule/g de peso seco por hora. En el experimento el contenido energético de las heces fue equivalente a aproximadamente 17% de la energía ingerida, mientras que las pérdidas por excreción fueron poco significativas en el presupuesto global.

Los requerimientos metabólicos fueron de aproximadamente 5.4 joule/g peso seco por hora, generando valores de eficiencia de conversión de hasta 58% para dietas experimentales. Esta habilidad le da a la langosta una ventaja competitiva para el cultivo comercial sobre otras especies similares, que tienen una eficiencia de crecimiento más limitada.

INTRODUCCION

El cultivo de las langostas Australianas de agua dulce ha generado un gran interés durante los últimos quince años debido a su talla y a la aceptación por parte del consumidor. Las tres especies de interés comercial en Australia son el marrón (*Cherax tenuimanus*), el yabbie (*C. destructor*) y el redclaw (*C. quadricarinatus*). Morrissy et al. (1986) y Villarreal (1988) reportan que una alta proporción de marrón con tallas superiores a 40 gramos se puede obtener después de un ciclo de engorda de 12-18 meses. Lee y Wickins (1992) indican que el yabbie es capaz de alcanzar 60-100 g en ese periodo, mientras que Hutchings y Villarreal (1996) indican que el redclaw es capaz de alcanzar 100 g en 6 meses a densidades de cultivo relativamente altas (7-10 m²).

Para optimizar la estrategia de cultivo de una especie, es importante conocer las interacciones bioenergéticas de la especie. En un organismo heterótrofo (como el crayfish), el flujo de energía puede definirse mediante el establecimiento de un presupuesto en el que los nutrientes ingeridos se particionan entre crecimiento y metabolismo (Calow, 1977). El análisis de la respuesta metabólica para diferentes ingredientes nutricionales permite establecer la eficiencia del uso de energía por parte del organismo, así como el potencial de promoción de crecimiento de una dieta específica (Capuzzo, 1983).

En acuicultura, este conocimiento permitirá optimizar la formulación de raciones de costo mínimo que proporcionen niveles adecuados de energía para los procesos básicos del organismo, permitiendo la acumulación de proteína en el tejido.

Woodland (1969), Kossakowski (1975), Tcherkashina (1977), Jones y Momot (1983) y Sanganruang (1988), entre otros, han presentado presupuestos energéticos para crayfish de agua dulce, enfatizando la necesidad de entender los patrones de acumulación de energía. En el presente estudio, una serie de evaluaciones independientes fueron realizadas para construir un presupuesto energético parcial para *C. tenuimanus*, estimando las tasas de gasto de energía como una respuesta funcional del organismo (Brett y Groves, 1979). El presupuesto proporciona información básica sobre los patrones de utilización de la energía por parte del crayfish.

MATERIALES Y MÉTODOS

DIETAS

Se utilizaron 3 raciones semi-secas conteniendo 17, 33 y 48% de proteína cruda (Tabla 1). Adicionalmente, se evaluó una combinación en proporción 6:1 de una dieta con 15% de proteína cruda (PC) utilizada en la producción comercial de marrón y materia orgánica en descomposición colectada de piscinas comerciales, con un nivel de PC de 7%.

Tabla 1. Análisis proximal de las dietas experimentales.

	Dietas		
Fracción	17% PC	33% PC	48% PC
Humedad	24.1	26.3	23.1
Base seca			
Proteína	16.6	32.7	47.5
Lípidos	11.9	12.8	12.9
Carbohidratos	70.0	48.8	29.8
Cenizas	2.0	5.6	9.8

El nivel de proteína en las dietas se determinó utilizando el método de Folin y Ciocalteu descrito por Lowry et al. (1951) y modificado por Hartee (1972). Los lípidos se determinaron por el método de sulfovanilina descrito por Barnes y Blackstock (1973) y los carbohidratos se determinaron por el método colorimétrico de Kemp y Kits Van Heljningen (1954). El contenido de agua se definió como la diferencia en peso de muestras secadas en un horno a 100°C por 24 horas. La cantidad de cenizas se determinó por quemado de las muestras a 500°C durante 15 horas.

CRECIMIENTO

Para determinar crecimiento, 126 juveniles de *Cherax tenuimanus* con un peso promedio igual a 3.8 0.5 g fueron mantenidos sin alimentación por 7 días en 3 tanques de 100 litros, después de lo cual se alimentaron con una de 3 dietas experimentales por varios días. Dieciocho acuarios de 750 cm² (30 X 25 cm) con 4 cilindros de malla de nylon colocados como escondrijos para el marrón se utilizaron para la evaluación experimental. Cada acuario recibió un recambio de 250%/día con agua filtrada (5 micras) y aireada (>> 80% saturación) a 24.9 °C.

Los juveniles se pesaron (precisión = 0.01 g) y marcaron individualmente en el caparazón con tinta indeleble. Siete organismos se colocaron en cada acuario y se alimentaron con una de las 3 dietas experimentales por sextuplicado a una tasa de 4.7% de la biomasa total/día, 6 días de la semana. Los organismos muertos se removieron inmediatamente después de ser observados. La duración del experimento fue de 8 semanas, en el que los incrementos de peso individual se monitorearon semanalmente. Las diferencias entre tratamientos se establecieron por medio de análisis de varianza (Sokal y Rohlf, 1969).

CONSUMO DE ALIMENTO Y EGESTION

Se aclimataron 24 marrón (peso promedio = 69.7 8.8 g) a una de las dietas experimentales por 7 días, manteniéndose en inanición por 24 horas el día anterior a la prueba experimental. Los organismos se colocaron individualmente en acuarios de 11.5 X 15.5 cm con agua filtrada y aireada a 22 1oC; se les permitió alimentarse por un periodo de 2 horas con una mezcla (6:1) de una dieta comercial para langosta con 15% PC y materia orgánica, o una de las 3 dietas experimentales.

Después del periodo de alimentación, el alimento no consumido fue colectado. La tasa de ingestión se definió en base a la diferencia (en base seca) entre la cantidad de alimento suministrada (corregida para el porcentaje de lixiviación del alimento durante 2 horas) y el alimento no consumido después de la alimentación. Las heces fecales se colectaron utilizando una pipeta a intervalos de dos horas, por un periodo de 12 horas, colocándose en tubos de ensaye dentro de un recipiente con hielo. Las heces fueron centrifugadas a 2,500 rev/min por 3 minutos y secadas a 100oC por 24 horas.

EXCRECION

La tasa de excreción de amonia se definió después de un periodo de aclimatación de 24 horas en el que se mantuvo a los organismos experimentales sin alimento a 22 1oC en agua filtrada y aireada. Se utilizó la metodología descrita arriba para alimentación y colección de heces. Se tomó una muestra de 50 ml de agua al inicio de la evaluación, y a las 2, 4 y 6 horas después de que terminó el periodo de alimentación. El nivel de amonia se determinó por sextuplicado siguiendo la metodología de Solórzano (1969).

METABOLISMO

El gasto energético para las funciones metabólicas se calculó en base a la energía nutricional digerida menos las energías destinadas a crecimiento y excreción. Incluye las demandas de energía para el mantenimiento fisiológico y las actividades rutinarias (Capuzzo, 1983).

PRESUPUESTO ENERGÉTICO

De acuerdo a Capuzzo (1982) y Braffield (1985), la ecuación utilizada para definir el presupuesto energético se puede describir como:

$$Q_c = Q_g + Q_u + Q_n + Q_r$$

donde:

Q_c = energía del alimento consumido

Q_g = energía utilizada para la formación de tejidos (crecimiento)

Q_u = energía en las heces fecales

Q_n = pérdidas energéticas por excreción nitrogenada

Q_r = demanda de energía para metabolismo.

La energía (joule/g peso seco/hora) del alimento consumido (Qc) se determinó utilizando un calorímetro Gallenkamp, con ácido benzóico como estándar.

La energía retenida en los tejidos (Qg) se determinó de la evaluación de crecimiento y el equivalente energético para el tejido de *Cherax tenuimanus* obtenido por Villarreal (1989) de 14,853 joule/g peso seco. Los juveniles de langosta utilizados en este estudio eran sexualmente inmaduros, por lo que la utilización de energía para la producción de gametos no se incluye en el presupuesto energético. Las heces se diluyeron en ácido benzóico para determinar su contenido energético por calorimetría.

Los equivalentes energéticos de la excreción se obtuvieron de la multiplicación de los niveles de amonía registrados experimentalmente por el factor 17 joule/mg NH₃ (Smith 1971).

De estos resultados, un presupuesto energético parcial fue formulado.

La eficiencia bruta de conversión (K₁) y la eficiencia neta de conversión (K₂) para las diferentes dietas se calculó de la siguiente manera (Jones y Momot, 1983):

$$K_1 = (Qg/Qc)100$$
$$K_2 = (Qg/Qc - Qu)100$$

RESULTADOS

CRECIMIENTO

Los resultados mostraron una considerable variación en talla individual y tasa de crecimiento. La distribución de frecuencias para las tallas fue sesgada positivamente para todos los tratamientos. La Tabla 2 presenta los resultados de la evaluación de crecimiento. El análisis de varianza para los pesos finales no mostró diferencias significativas entre los tratamientos ($P >> 0.05$), aunque en la Figura 1 se aprecia que la pendiente de crecimiento de los juveniles alimentados con la dieta de 48% PC es ligeramente superior.

La Figura 2 presenta el resultado del análisis proximal de contenido de proteína en juveniles de marrón alimentados con dietas de diferente nivel de proteína.

Tabla 2. Peso promedio (d. e.) inicial y final, tasa de crecimiento, factor de conversión alimenticia aparente (FCA) y sobrevivencia para juveniles de *Cherax tenuimanus*.

Dieta P.C. (%)	No. inicial	Peso inicial (g)	Peso final (g)	Tasa de crecimiento (g/sem)	FCA	Sobrev. (%)
17	42	4.2±0.21	7.1±2.32	0.33	17.3	31.0
33	42	4.2±0.20	6.7±2.34	0.30	12.7	40.5
48	42	3.9±0.23	8.3±2.43	0.53	13.2	28.6

CONSUMO DE ALIMENTO Y EGESTION

El consumo de alimento en base seca fue equivalente a 2.1% de la biomasa total por día para las dietas con 17 y 33% PC, mientras que las langostas alimentadas con la dieta de 48% PC consumieron alimento a una tasa significativamente superior (2.8% biom/día) ($P \ll 0.05$). Por otro lado, la combinación 6:1 de una dieta comercial con 15% PC y materia orgánica de 7% PC produjo un consumo estadísticamente diferente ($P \ll 0.01$), equivalente a 4.3% biom/día.

El análisis de correlación de Spearman mostró que la producción de heces fecales está relacionada con el tamaño de la langosta, la cantidad de alimento consumido y el contenido de proteína en la dieta (Tabla 3). La tasa de egestión para la mezcla de la dieta comercial y materia orgánica fue equivalente a 7% de la cantidad ingerida.

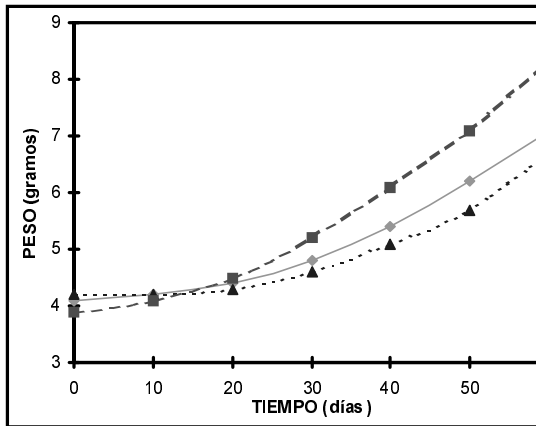


Figura 1. Incremento en el peso promedio de juveniles de *Cherax tenuimanus* alimentados con dietas de diferente nivel de proteína a través del tiempo.

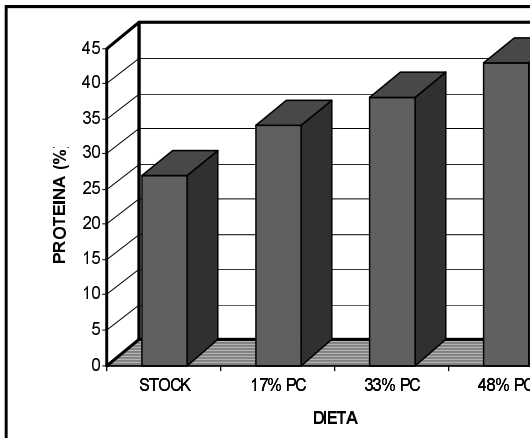


Figura 2. Contenido de proteína en el tejido de juveniles de *Cherax tenuimanus* alimentados con dietas de diferente nivel de proteína cruda.

EXCRECION

Sharma (1966) indicó que el crayfish excreta concentraciones relativamente pequeñas de amonía en agua dulce. Los resultados de la presente evaluación confirman esta tendencia en *C. tenuimanus*, ya que se detectaron niveles de excreción de NH₃ inferiores a 0.05 mg/g/hr (Tabla 3). No hubo diferencias significativas entre los tratamientos.

Tabla 3. Niveles de producción de heces fecales y desperdicios nitrogenados (excreción) para *Cherax tenuimanus* alimentados con dietas de diferente nivel de proteína.

Dieta P.C. (%)	Peso de crayfish (g)	N	Peso (mg/g/hr)	Heces		Amonía
				Equiv. energ. (joule/g/hr)	Expresión (mg/g/hr)	Equiv. energ. (joule/g/hr)
17	72.2	6	0.28±0.04	2.12	0.032±0.004	0.55
33	65.2	6	0.33±0.03	2.60	0.042±0.007	0.72
48	80.8	6	0.34±0.05	2.73	0.037±0.006	0.63
C*	60.8	6	0.53±0.05	2.05	0.028±0.005	0.48

*C: Combinación 6:1 de una dieta comercial de 15% de proteína y materia orgánica con 7% PC.

PRESUPUESTO ENERGÉTICO

La Tabla 4 presenta los niveles promedio de retención de energía de *Cherax tenuimanus* (marrón) en el laboratorio. La energía utilizada para crecimiento por langostas alimentadas con una dieta de 48% PC es equivalente a 11.76 joule/g peso seco/hr, que es 1.6 veces más alta ($P \ll 0.05$) que la utilizada por juveniles alimentados con dietas de 17 ó 33% PC.

Por otro lado, el marrón fue capaz de convertir entre 41.8 y 57.5% de la energía ingerida (K1), y 50 a 66% de la energía digestible (K2).

DISCUSION

El crecimiento del marrón en acuarios fue limitado por el tiempo experimental. En un cultivo más prolongado, las tasas de crecimiento probablemente se hubieran incrementado, ya que el desarrollo de *C. tenuimanus* sigue una curva exponencial (Morrissy et al., 1986). Aún así, se esperaría que el desarrollo del marrón fuera inferior al obtenido en cultivo comercial debido a que el alimento pelletizado era la única fuente de nutrientes (Morrissy, 1984; Villarreal, 1991).

Los niveles de consumo de alimento son superiores a los reportados por Bordner y Conklin (1981) para *Homarus americanus* (un consumidor intermitente), pero aproximadamente la mitad del consumo total estimado por Kossakowski (1975) para *Orconectes limosus*. Por otro lado, la energía ingerida por el marrón en condiciones experimentales fue similar a la obtenida por este autor, y al nivel reportado por Sanguanruang (1988) para *Procambarus* spp.

Es también evidente que la variedad en la fuente nutricional fue más importante que la cantidad de proteína para *C. tenuimanus*, siendo las tasas superiores de crecimiento reportadas para animales en piscinas de cultivo comercial (Villarreal, 1988) el resultado del acceso a mejores condiciones medioambientales, incrementos en el consumo de alimento y el aumento en la variedad de sustratos nutricionales que probablemente incluyen organismos fito- y zooplanctónicos, microorganismos bénticos, detritus y langostas muertas en descomposición. Hutchings y Villarreal (1996) han indicado que hasta el 70% de los requerimientos nutricionales de juveniles del redclaw (*C. quadricarinatus*) son cubiertos por la productividad natural en piscinas de cultivo comercial.

El crayfish de agua dulce generalmente es considerado como selectivo en cuanto a sus preferencias alimenticias (Momot et al., 1978; Cange et al., 1986; Capelli y Hamilton, 1986; Hessen y Skurdal, 1986). Sin embargo, es evidente que *C. tenuimanus* es adaptable a una variedad de alimentos (Morrissy, 1970a; 1970b, 1979, 1984; Villarreal, 1988). De los resultados de consumo de alimento en este estudio, es aparente que hay un efecto aditivo en el marrón similar al reportado por Covich (1977) para *Procambarus acutus*, en el que la ingestión de sustratos vegetales promueve el consumo de mayor cantidad y variedad de alimentos, lo que propicia una mejor eficiencia de asimilación (Calow, 1977). La eficiencia de asimilación promedio fue 85%, lo cual es consistente con los niveles esperados para un omnívoro (Kossakowski, 1975; Momot, 1984). Newell (1965) y Odum y de la Cruz (1967), entre otros, han indicado que las especies omnívoras generalmente mejoran su crecimiento cuando se alimentan de una mezcla de fuentes vegetales y animales.

El marrón utilizó hasta el 57.5% de la energía consumida para el crecimiento. Este valor es ligeramente superior a la eficiencia bruta estimada por Calow (1977) para poiquiloterms (50%). Es probable que la diferencia sea el resultado de la subestimación en la producción de heces fecales. El yabbie (*C. destructor*) también es capaz de convertir aproximadamente 50% de la energía ingerida en tejido (Woodland, 1967), mientras que la eficiencia del redclaw *C. quadricarinatus* es superior al 55% (H. Villarreal, datos no publicados; S. Watts, com. pers., 1994). Esta habilidad le da a *Cherax* una ventaja bio-energética sobre otras especies con eficiencias de crecimiento inferiores (Mason, 1975; Tcherkashina, 1977).

Tabla 4. Presupuesto energético parcial para juveniles de *Cherax tenuimanus* (joule/g/hr).

Dieta (% PC)	Alimento consumido			Heces digerido			Alimento Crecimiento		Excreción		Metabolismo K1		K2	
											(*)			
17	15.1	2.3	2.12	.3	13.0	2.6	7.3	1.9	0.6	.1	5.2	.8	48.15	56.01
33	15.6	1.4	2.60	.2	13.0	2.6	6.5	1.9	0.7	.1	5.8	.9	41.75	50.12
48	20.5	3.0	2.73	.4	17.7	3.2	11.8	2.3	0.6	.1	5.3	.8	57.48	66.33
c#	29.4	2.7	2.05	.2	27.3	3.5	21.7	3.9	0.5	.1	5.2	.8	73.72	79.25

*El requerimiento energético para metabolismo se obtuvo del resultado del cálculo de la energía digerida menos la energía destinada para el crecimiento y la excreción.

#Combinación 6:1 de una dieta comercial (15% PC) y materia orgánica (7% PC).

La eliminación de heces fecales fue equivalente a la reportada por Jones y Momot (1983) para el crayfish *Orconectes virilis*, Brown et al. (1986) para *Procambarus clarkii*, y Sanguanruang, (1988) para *P. clarkii* y *P. acutus acutus*. Sin embargo, la proporción de alimento digerido fue superior a la reportada por Moshiri y Goldman (1969), Kossakowski (1975) y Mason (1975) para varias especies de crayfish. Kleiber (1956) en su revisión sobre energía metabólica indicó que la proporción entre el metabolismo basal y la ración de mantenimiento son constantes e independientes del peso del organismo, de lo que se concluye que la eficiencia de conversión es también independiente del peso. Sin embargo, Calow (1977) en una revisión posterior menciona que la eficiencia de digestión se altera de manera sistemática con la edad y la talla.

En el presente trabajo es necesario considerar que los diferentes tamaños de langosta utilizados en las evaluaciones independientes pudieran haber afectado el presupuesto energético al subestimar la producción fecal, lo que resultaría en una sobreestimación de la eficiencia de asimilación y del requerimiento metabólico.

El nivel de energía metabólica de este estudio, calculado como la diferencia entre energía asimilada menos las energías utilizadas en el crecimiento y eliminadas por excreción, fue ligeramente superior a los valores de energía metabólica rutinaria estimados por Villarreal (1990) para *C. tenuimanus* a partir de lecturas del consumo de oxígeno del organismo (Figura 3). Debe indicarse que algunos canales de gasto energético no fueron incluidos en el presente estudio. Por ejemplo, la energía utilizada en la muda y en la acción dinámica específica (ADE) se encuentran incorporadas (pero no calculadas) en el presupuesto energético parcial. ADE puede producir incrementos en la demanda metabólica de decápodos de hasta 50% por encima del nivel rutinario (Hewitt, 1984). Por otro lado, la energía requerida para la muda produjo un costo energético de 0.2-2.5 joule/g peso seco/hora para *Procambarus* spp. (Sanguanruang, 1988), requiriendo hasta 10% de la energía ingerida (Klein Breteler, 1975; Logan y Epifanio, 1978) en otros decápodos.

La amonía es considerada como el principal producto de excreción en crustáceos (Fellows y Hird, 1979; Claybrook, 1983) con niveles superiores al 95% del total (Regnault, 1987). La

tasa de excreción amoniacal de *C. tenuimanus* fue similar a la reportada por Nelson et al. (1977) para *Macrobrachium rosenbergii* alimentado con diferentes dietas, superior a la registrada por Sharma (1966) para *Orconectes rusticus*, y aproximadamente la mitad de la estimada por Fellows y Hird (1979) para *C. destructor* inyectado con aminoácidos. En este estudio, el nivel de energía excretada fue de poca importancia para el flujo energético global. Sin embargo, fue necesario estimar directamente la energía perdida por la excreción para evitar incorporar un error acumulativo de las pruebas independientes.

La Tabla 4 presenta un avance de la dinámica energética en condiciones de cultivo. Villarreal (1988) reportó una tasa de crecimiento de 0.14 g/día para marrón en piscinas de engorda comercial alimentados con una dieta de 15% PC.

Incorporando los valores de consumo de alimento y producción de heces para la combinación 6:1 de alimento peletizado y materia orgánica, la eficiencia bruta de conversión es equivalente a 73.7%, siendo la eficiencia neta de conversión de 79.3%.

Momot (1984) concluye que especies con requerimientos metabólicos bajos generalmente utilizan menor cantidad de alimento para completar su ciclo de vida como resultado de sus tasas de crecimiento superiores, por lo que pueden soportar altos niveles de remoción de medio ambientes ricos en energía. Hutchings y Villarreal (1996) mencionan que esta característica ha permitido a *Cherax* spp. explotar eficientemente diferentes ecosistemas.

La eficiencia de conversión de *C. tenuimanus* pone en evidencia su capacidad de acumular biomasa de manera acelerada, lo que representa una ventaja para el cultivo comercial. A pesar de ello, es aún necesario evaluar diversos canales de flujo de energía en el animal, así como identificar las condiciones nutricionales y medioambientales que maximicen la utilización de energía por parte de esta especie. La información contribuirá a optimizar la producción del marrón a nivel comercial.

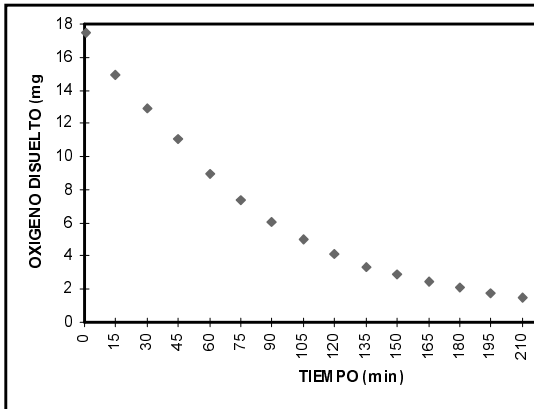
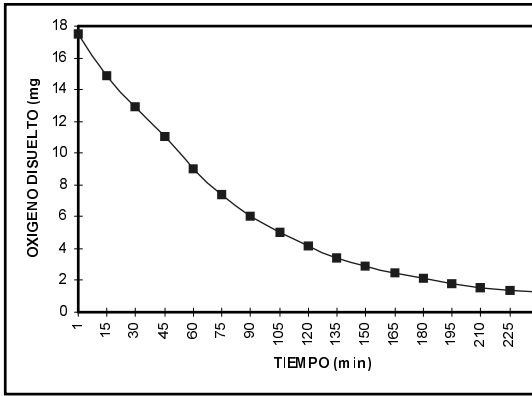


Figura 3. Disminución de la concentración de oxígeno a través del tiempo en un respirómetro de circuito cerrado utilizado para monitorear la tasa de consumo de oxígeno de *Cherax tenuimanus* a 22°C. I. Ajuste cuadrático ($Y = 17.21 - 0.15X + 0.0004X^2$). II. Ajuste lineal para consumo de oxígeno en condiciones de normoxia ($Y = 16.84 - 0.117X$) e hipoxia ($Y = 5.33 - 0.017X$), cuya frontera está definida por el punto crítico ($P_c = 2.89$ mg de O_2).

REFERENCIAS

- Barnes, H. and J. Blackstock. 1973. Estimation of lipids in marine animal tissue: detailed investigation of the sulphovanillin method for "total" lipids. *Journal of Experimental Biology and Ecology*, 12:103-108.
- Bordner, C. E. and D. E. Conklin. 1981. Food consumption and growth of juvenile lobsters. *Aquaculture*, 24: 285-300.
- Brafield, A. E. 1985. Laboratory studies of energy budgets. Pages 257-281 in P. Tyler and P. Calow, editors. *Fish energetics, new perspectives*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, U. S. A.
- Brett, J. R. and T. D. D. Groves. 1979. Physiological energetics. Pages 335-348 in W. S. Hoar, D. J. Randall and J. R. Brett, editors. *Fish physiology*, Volume 8. Academic Press, New York, New York, U. S. A.
- Brown, P. B., C. D. Williams, E. H. Robinson, D. M. Akiyama, and A. L. Lawrence. 1986. Evaluation of methods for determining in vivo digestion coefficients for adult red swamp crawfish *Procambarus clarkii*. *Journal of the World Aquaculture Society*, 18: 186-189.
- Calow, P. 1977. Conversion efficiencies in heterotrophic organisms. *Biological reviews*, 52: 385-409.
- Cange, s. W., D. Pavel, C. Burns, R. P. Romaine and J. W. Avault Jr. 1986. Evaluation of eighteen artificial crayfish baits. *Freshwater Crayfish*, 6:270-273.
- Capelli, G. M. and P. A. Hamilton. 1984. Effects of food and shelter on aggressive activity in the crayfish *Orconectes rusticus* (Girard). *Journal of Crustacean Biology*, 4(2):252-260.
- Capuzzo, J. M. 1983. Crustacean bioenergetics: the role of environmental variables and dietary levels of macronutrients on energetic efficiencies. Pages 71-86 in G. D. Pruder, C. J. Langdon and D. E. Conklin, editors. *Proceedings of the 2nd International Conference on Aquaculture Nutrition: Biochemical and Physiological Approaches to Shellfish Nutrition*. October 27-29, 1981, Lewes/Rehoboth Beach, Delaware Louisiana State University, Baton Rouge, Louisiana, U. S. A.
- Claybrook, D. L. 1983. Nitrogen metabolism. Pages 163-215 in D. E. Bliss, editor. *The biology of Crustacea*, Volume 5: Internal anatomy and physiological regulation. Academic Press, New York, New York, U. S. A.
- Covich, A. P. 1977. How do crayfish respond to plants and Mollusca as alternate food resources? *Freshwater Crayfish*, 3:165-179.

- Fellows, F. C. I. and F. J. R. Hird. 1979. Nitrogen metabolism and excretion in the freshwater crayfish *Cherax destructor*. *Journal of Comparative Biochemistry and Physiology*, 64B:235-238.
- Hartee, E. F. 1972. Determination of protein: a modification of the Lowry method that gives a linear photometric response: *Analytical Biochemistry*, 48:422-427.
- Hessen, D. O. and J. Skurdal. 1986. Analysis of food utilized by the crayfish *Astacus astacus* in Lake Steinsfjorden, S. E. Norway. *Freshwater Crayfish*, 6:187-193.
- Hewitt, D. R. 1984. Growth and bioenergetics of the freshwater prawn, *Macrobrachium australiense* (Holthius). Honours Thesis. James cook University of North Queensland, Queensland, Australia.
- Hutchings, R. W. and H. Villarreal. 1996. *Biología y cultivo de la langosta de agua dulce Cherax quadricarinatus (redclaw)*. Manual de Producción. [Biology and culture of the freshwater crayfish *Cherax quadricarinatus* (redclaw). Production Manual]. Navimar, S.A. Guayaquil, Ecuador. 374 pp.
- Jones, P. D. and W. T. Momot. 1983. The bioenergetics of *Orconectes virilis* in two pothole lakes. *Freshwater Crayfish*, 5:192-209.
- Kemp, A. and J. M. Kits Van Heljningen. 1954. A colorimetric micro-method for the determination of glycogen in tissues. *Biochemistry*, 56:646-648.
- Kleiber, M. 1956. Energy metabolism. *Annual Review of Physiology*, 6:375-394.
- Klein Breteler, W. C. M. 1975. Laboratory experiments on the influence of environmental factors on the frequency of molting and the increase in size at molting of juvenile shore crab, *Carcinus maenas*. *Netherlands Journal of Sea Research*, 9:100-120.
- Kossakowski, J. 1975. Crayfish *Orconectes limosus* in Poland. *Freshwater Crayfish*, 2:31-47.
- Lee, D. O. and J. F. Wickins, 1992. *Crustacean farming*. John Wiley and Sons, Inc. New York.
- Logan, D. T. and C. E. Epifanio. 1978. A laboratory energy balance for the larvae and juveniles of the American lobster *Homarus americanus*. *Marine Biology*, 47:381-389.
- Lowry, O. H., N. J. Rosebrough, N. J. Farr and R. J. Randall. 1951. Protein measurements with the folin phenol reagent. *Journal of Biological Chemistry*, 193:265-275.
- Mason, J. C. 1975. Crayfish production in a small woodland stream. *Freshwater Crayfish*, 2:449-479.

- Momot, W. T. 1984. Crayfish production: a reflection of community energetics. *Journal of Crustacean Biology*, 4(1):35-54.
- Momot, W. T., H. Gowing and P. D. Jones. 1978. The dynamics of crayfish and their role in ecosystems. *American Midwest Naturalist*, 99:10-35.
- Morrissy, N. M. 1970a. Spawning of marron *Cherax tenuimanus* Smith (Decapoda: Parastacidae) in Western Australia. *Fisheries Bulletin No. 10*. Department of Fisheries and Fauna, Western Australia, Australia.
- Morrissy, N. M. 1970b. Report on marron *Cherax tenuimanus* in farm dams. Report V. Department of Fisheries and Fauna, Western Australia, Australia.
- Morrissy, N. M. 1979. Experimental pond production of marron *Cherax tenuimanus* Smith (Decapoda: Parastacidae). *Aquaculture*, 16:319-344.
- Morrissy, N. M. 1984. Assessment of artificial feeds for battery culture of a freshwater crayfish, marron (*Cherax tenuimanus*) (Decapoda: Parastacidae). Report No. 63. Department of Fisheries and Fauna, Western Australia, Australia.
- Morrissy, N. M., N. Hall and N. Caputi. 1986. Bioeconomic model for semi-intensive pond grow-out of marron (*Cherax tenuimanus*). Appendix I. Pages 93-139 in P. Rogers, editor. *Fisheries management discussion paper No. 2*. The report of the fish farming legislative review committee. Department of Fisheries and Fauna, Perth, Western Australia, Australia.
- Moshiri, G. a. and C. R. Goldman. 1969. Estimation of the assimilation efficiency in *Pacifastacus leniusculus* (Dana) (Crustacea:Decapoda). *Archives of Hydrobiology*, 66:298-306.
- Nelson, S. G., A. W. Knight and H. W. Li. 1977. The metabolic cost of food utilization and ammonia production by juvenile *Macrobrachium rosenbergii* (Crustacea: Palaemonidae). *Journal of Comparative Biochemistry and Physiology*, 57A:67-72.
- Newell, R. 1966. The role of detritus in the nutrition of two marine deposit feeders, the prosobranch *Hydrobia uvulae* and the bivalve *Macoma balthica*. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 144:25-45.
- Odum, E. P. and A. A. de la Cruz. 1967. Particulate organic detritus in a Georgia salt-marsh estuarine ecosystem. Pages 383-388 in G. H. Lauff, editor. *Estuaries*. American Association Adv. Science, Washington, D. C., U. S. A.
- Regnaut, M. 1987. Nitrogen excretion in marine and freshwater crustacea. *Biological reviews*, 6:21-24.
- Sanguanruang, M. 1988. The bioenergetics of red swamp crawfish (*Procambarus clarkii*) and

- the white river crawfish (*Procambarus acutus acutus*). Doctoral thesis. Louisiana State University, baton Rouge, Louisiana, U. S. A.
- Sharma, M. I. 1966. Studies on the changes in the pattern of nitrogenous excretion of *Orconectes rusticus* under osmotic stress. *Journal of Comparative Biochemistry and Physiology*, 19A:681-690.
- Smith, R. R. 1971. A method of measuring digestibility and metabolizable energy of fish feeds. *Progressive Fish-Culturist*, 33:132-134.
- Sokal, R. R. and F. J. Rohlf. 1969. *Biometry. The principles and practices of statistics in biological research*. W. H. Freeman and Company, San Francisco, California, U. S. A.
- Solórzano, L. 1969. Determination of ammonia in natural waters by the phenol-hypochlorite method. *Limnological Oceanography*, 14:799-801.
- Tcherkashina, N. Ya. 1977. Survival, growth and feeding dynamics of juvenile crayfish (*Astacus leptodactylus cubanicus*) in ponds and the River Don. *Freshwater Crayfish*, 3:95-100.
- Villarreal, H. 1988. Culture of the Australian freshwater crayfish *Cherax tenuimanus* (marron) in Eastern Australia. *Freshwater Crayfish*, 7:401-408.
- Villarreal, H. 1989. Feeding, growth and energetics of the freshwater crayfish *Cherax tenuimanus* (Smith) with special emphasis on its potential for commercial culture. Doctoral thesis. University of Queensland, Queensland, Australia.
- Villarreal, H. 1990. Effect of temperature on oxygen consumption and heart rate of the Australian crayfish *Cherax tenuimanus* (Smith). *Journal of Comparative Biochemistry and Physiology*, 95A(1):189-194.
- Woodland, D. J. 1969. Population study of a freshwater crayfish, *Cherax albidus* Clark, with particular reference to the ecoenergetics of a population. Doctoral thesis. University of New England, New South Wales, Australia.

BIOENERGÉTICA DE CAMARONES PENEIDOS: UNA FORMA DE COMPRENDER LOS MECANISMOS FISIOLÓGICOS INVOLUCRADOS EN LA NUTRICIÓN

Carlos Rosas Vásquez

**Grupo de Maricultura
Lab. Ecofisiología, Fac. de Ciencias UNAM.
Apdo. Post. 179, Campeche, Camp. México
Tel + 5 622 4829. Fax + 5 622 4848
e-mail crv@hp.fcencias.unam.mx**

RESUMEN

La bioenergética es una rama de la ecofisiología que estudia la cuantificación de los intercambios y transformaciones de energía entre los seres vivos y el ambiente. El alimento, como un componente ambiental, es uno de los botones disparadores de los mecanismos fisiológicos involucrados en el intercambio y transformación de energía. En el ambiente acuático los estudios bioenergéticos permiten la creación de modelos útiles para la acuicultura, los cuales sirven para predecir la producción de biomasa de una especie bajo una condición determinada. Cuando se relacionan con la nutrición, los modelos bioenergéticos permiten no solamente predecir con que alimento se obtiene la mayor cantidad de biomasa sino también ayudan a explicar las razones por las cuales los animales son más eficientes en presencia de distintos componentes nutricionales. En los últimos años, diversos aspectos de la bioenergética han sido aplicados a las larvas, postlarvas, juveniles y adultos de algunas especies de camarones del Golfo de México, aunque con especial énfasis en el camarón blanco *Penaeus setiferus*. Se ha observado que el consumo de oxígeno y la tasa de ingestión es dependiente de la cantidad de alimento ofrecida a las distintas fases larvarias de *P. setiferus*. El consumo de oxígeno aumentó en relación con el estadio larval, alcanzando su nivel máximo en el estadio de Mysis III (MIII). Un pico máximo de ingestión de diatomeas fué observado en MI, mientras que el pico de ingestión máxima fué observado en el estadio de MII cuando las larvas fueron alimentadas con flagelados. La mayor tasa de ingestión de nauplios de *Artemia* fue observada en el estadio de MIII. La relación entre consumo de oxígeno y tasa de ingestión permitió proponer un nivel óptimo de alimento para el desarrollo larvario de esta especie. El efecto calorigénico del alimento, medido como incremento de calor aparente (ICA) y la excreción nitrogenada post-alimentaria (ENPA) han sido utilizadas como una forma de medir los costos asociados con las transformaciones mecánicas y bioquímicas del alimento en postlarvas y juveniles de *P. setiferus*, y postlarvas de *P. schmitti*, *P. duorarum* y *P. notialis*, alimentadas con diferentes niveles de

proteína dietética (40, 50, 60 y 65%). Se observó que el ICA y el ENPA aumentaron en relación al aumento de las proteínas de la dieta. La contribución del ENPA al ICA varió entre 6.1 y 94% con los valores menores para *P. setiferus* y los mayores para *P. duorarum*. Los resultados obtenidos sugieren que existe una estrecha relación entre el requerimiento de proteínas y la capacidad de los organismos para usar las proteínas como fuente de energía, lo cual debe de ser considerado al formular alimentos balanceados para una especie en particular. Así mismo fue posible determinar, con base en la razón atómica O:N, el sustrato metabólico utilizado por los organismos en relación a cada dieta experimental. Los mayores valores de O:N fueron observados en las postlarvas de *P. setiferus* (requerimiento de proteínas de 30-40%, O:N = 24-34; sustrato utilizado= mezcla lípidos-proteínas) y los menores en *P. duorarum* (requerimiento de proteínas de 50%, O:N= 4-11; sustrato utilizado= proteínas). Estos resultados demuestran que especies omnívoro-herbívoras como *P. setiferus* usan los lípidos y las proteínas normalmente como sustrato metabólico en contraste con aquellas omnívoro-carnívoras que, como *P. duorarum*, utilizan las proteínas como fuente de energía. El papel de la glándula digestiva (también llamado hepatopáncreas) en el metabolismo respiratorio de los machos adultos de *P. setiferus* fue determinado con el objeto de proponer un esquema de alimentación basado en el ciclo de actividad durante la alimentación. Los resultados indican que la actividad metabólica de la glándula digestiva durante la asimilación del alimento alcanzó el pico 6 horas después de alimentar a los camarones. Ocho horas después de alimentar el consumo de oxígeno de la glándula digestiva disminuyó a niveles similares a los obtenidos en animales en ayuno. La correlación entre los niveles de glucosa y glucógeno, consumo de oxígeno de los camarones y consumo de oxígeno del hepatopáncreas demuestran que el alimento debe de ser administrado cada 6 horas con el fin de que los animales lo aprovechen con máxima eficiencia

INTRODUCCION

Para el mantenimiento de la maquinaria energética los organismos acuáticos requieren energía y compuestos químicos vitales en la forma de alimento. El alimento, transformado en energía finalmente se traduce en biomasa la cual, en un sistema de cultivo puede ser cosechada o dispuesta en el ecosistema para el siguiente nivel trófico. Los procesos de alimentación involucran una serie de complejas interacciones las cuales pueden ser agrupadas en dos funciones: la percepción y captura y la ingestión y asimilación del alimento. Algunos atrayentes, sustancias químicas o factores fisiológicos (hormonas, secreciones, etc.), causarán que el organismo se oriente hacia la fuente alimenticia. Este comportamiento puede ser complejo pues inicia una serie de procesos mecánicos, bioquímicos y fisiológicos que pueden requerir de la inversión de una considerable cantidad de energía. Los mecanismos de ingestión varían con el tamaño y tipo de alimento preferido por los organismos. Diversos estudios han demostrado que los camarones peneidos prefieren distintos tipos de alimento los cuales están relacionados con los cambios morfológicos, bioquímicos, fisiológicos y de comportamiento experimentados durante su ciclo de vida. Las fases larvarias han sido alimentadas fundamentalmente con alimento vivo (algas unicelulares, rotíferos y nauplios de *Artemia*) mientras que los juveniles y los adultos crecen y se reproducen exitosamente cuando se les ofrecen fragmentos de calamar, camarón, moluscos, almejas, ostiones y alimento peletizado formulado con harina de pescado, soya etc., (para revisión vease McVey (Ed), 1993).

Después de la ingestión, el alimento llega al sistema digestivo, el cual en los camarones peneidos está compuesto de estómago y glándula digestiva o hepatopáncreas. En el estómago el alimento ingerido es fragmentado mecánicamente y bioquímicamente mediante la participación de las enzimas digestivas provenientes de la glándula digestiva. Una vez completado el proceso, el quimo y las partículas finas del alimento pasan a la glándula digestiva donde se llevan a cabo los procesos de degradación, aprovechamiento y almacenamiento de los elementos nutricionales contenidos en el material ingerido. El tiempo que los animales invierten en este proceso depende del tipo de alimento y de la especie. Se ha reportado un tiempo de 24 horas para la digestión completa de *Penaeus semisulcatus* (Al-Mohanna y Nott, 1987), mientras que para *P. setiferus* se han obtenido periodos de digestión completa en 8 horas (Rosas et al., 1995c). En la glándula digestiva una serie de mecanismos bioquímicos y fisiológicos integrados permiten que los glúcidos, los aminoácidos y los lípidos sean canalizados hacia la formación de moléculas más complejas como la quitina, las proteínas musculares o las reservas de lípidos. Mientras la energía es transformada en biomasa, el final de la digestión está caracterizado por la formación de un pelet fecal.

Desde finales del siglo XIX los estudios energéticos se llevaron a cabo con el objeto de establecer los rendimientos de las máquinas de vapor desarrolladas durante la revolución industrial. El principal objetivo de esta disciplina fue el de conocer la conversión de calor en movimiento y las formas de eficientizarlo.

La aplicación de estos conceptos a los organismos vivos dió como origen a la bioenergética, la cual puede definirse como la cuantificación de los intercambios y de las transformaciones de la energía y de la materia entre los seres vivos y el ambiente (Lehninger, 1978). Cuando esto se aplica a los organismos acuáticos de interés para la acuicultura, se tiene la posibilidad de crear modelos de predicción que conduzcan a la evaluación de los rendimientos de una especie sujeta a una condición particular (Lucas, 1993).

Los camarones peneidos se han convertido en un grupo de organismos de amplio interés para la acuicultura. La camaronicultura ha sido, en los últimos años, la biotecnología con mayor crecimiento a nivel mundial (FAO, 1995). Por esa razón una gran cantidad de investigadores se encuentran trabajando en diversos campos con el objetivo de eficientizar al máximo los rendimientos de los cultivos de camarón. En este sentido, los estudios bioenergéticos aplicados a los camarones peneidos de interés para la acuicultura se han vislumbrado como una forma de obtener modelos de predicción sobre los rendimientos de los animales en cultivo y de comprender los mecanismos fisiológicos involucrados y así promover condiciones que conduzcan hacia la optimización de las capacidades adaptativas de los organismos. Acoplados con estudios de corte nutricional, los estudios bioenergéticos permiten por un lado, comprender los mecanismos fisiológicos de intercambio de materia y energía que despliegan los organismos en presencia de algún tipo de alimento y por el otro el de establecer modelos de predicción que permitan calcular los rendimientos esperados bajo condiciones alimentarias particulares. El camarón blanco del Golfo de México *Penaeus setiferus* es una especie con amplio potencial para el cultivo. Estudios recientes han demostrado (Sandifer et al., 1993; Hopkins et al., 1993) que con *P. setiferus* pueden obtenerse producciones de 8 Ton/Ha/cosecha cuando los animales son cultivados entre

40 y 60 camarones/m², con conversiones de alimento de 2.4:1. No obstante esto existen muchas dudas con respecto a los requerimientos nutricionales y a los mecanismos fisiológicos y bioquímicos involucrados en la nutrición de la especie.

En este artículo se presentan algunas de las experiencias más recientes llevadas a cabo en el grupo de Maricultura del Laboratorio de Ecofisiología de la Facultad de Ciencias de la UNAM en relación con aspectos de la bienergética nutricional de *P. setiferus* en condiciones de laboratorio y el uso potencial de esta información para mejorar el rendimiento en el cultivo de esta especie. Los objetivos de este trabajo fueron: a) Establecer las variaciones del metabolismo respiratorio y el sustrato energético utilizado por larvas alimentadas con alimento vivo y alimento microparticulado, b) Conocer los efectos del nivel de proteínas dietéticas sobre el incremento de calor aparente (ICA; antes acción dinámica específica), la excreción nitrogenada post-alimentaria (ENPA) y el sustrato energético de postlarvas y juveniles de diversas especies de camarones del Golfo de México y el Mar Caribe y c) Establecer el papel de la glándula digestiva en el metabolismo energético durante la alimentación de adultos del camarón blanco *P. setiferus*.

REVISION DE CONCEPTOS

Un organismo vivo funciona como un sistema que recibe y cede energía y materia al ambiente que lo rodea. En este sentido Morowitz (1968) estableció que no es la energía per se la que hace posible la vida, sino el flujo de ésta a través del sistema. Los camarones son heterótrofos que realizan la biosíntesis (anabolismo) gracias a la energía que obtienen de la materia orgánica consumida (catabolismo). La unión del catabolismo y el anabolismo constituyen el metabolismo.

El flujo de energía metabólica ha sido expresada a través de la ecuación (Lucas, 1993):

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

donde C es la energía ingerida en el alimento, F es la energía perdida a través de la heces, U la energía perdida en la excreción de los productos de nitrogenados, R la energía utilizada en la respiración (catabolismo) y P la energía canalizada hacia la producción (anabolismo). De la energía ingerida (C) parte es perdida (F y U) y otra parte es metabolizada (P y R), lo cual da como resultado la ecuación fundamental de la bioenergética:

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

Cada uno de los elementos puede descomponerse para así comprender mejor los distintos mecanismos fisiológicos involucrados:

$$U = U_{rut} + U_{std} + U_{npa}$$

$$R = R_{rut} + R_{std} + R_{npa}$$

$$P = P_G + P_R + P_{s1} + P_{s2}$$

donde **U_{rut}** es la excreción nitrogenada de rutina, cuando los animales se encuentran en

actividad espontánea, **Uestd** es la excreción nitrogenada estándar, producto de los procesos fisiológicos basales y **Uenpa** que corresponde con la excreción nitrogenada post-alimentaria y que es producto de la degradación de las proteínas ingeridas en el alimento. En general la excreción nitrogenada proviene de la de-aminación y trans-aminación de los amino-ácidos de las proteínas cuyo producto final en crustáceos es mayoritariamente el amonio. Este proceso se lleva a cabo en las células R y M de la glándula digestiva, en las células musculares y en menor proporción en las branquias (Claybrook, 1983).

Una parte de la materia ingerida es catabolizada, liberando energía a través de la respiración. La respiración de un organismo puede ser cuantificada a través de la medición del consumo de oxígeno por unidad de tiempo. Debido a que el oxígeno es el último aceptor de electrones de la cadena respiratoria, el consumo de oxígeno puede ser usado para cuantificar la cantidad de energía disponible bajo una condición nutricional determinada. Se pueden reconocer tres componentes de la respiración los cuales son función de la actividad: **Restd** que es la respiración de reposo sin alimentación ni actividades motrices el cual reporta la cantidad de energía necesaria para el mantenimiento de las funciones básicas del organismo, **Rrut** que se refiere a la energía requerida por la actividad espontánea y la **RAHI** que se refiere a la energía invertida en las transformaciones mecánicas, fisiológicas y bioquímicas del alimento ingerido.

Parte de la energía metabolizada es invertida en la producción de biomasa (**P**). Parte de esta biomasa puede ser perdida en las secreciones de mucus asociadas con la producción del pellet fecal (**PS1**), ó la exuvia después de la muda (**PS2**). La biomasa muscular ganada (PG) y la biomasa invertida en la producción de gametos (**PR**) son tal vez los rubros más importantes para los acuacultores y los ecofisiólogos interesados en estos aspectos.

Los trabajos llevados a cabo con los estadios larvarios de camarones peneidos han estado limitados por la dificultad de medir muchos de los procesos fisiológicos involucrados en el proceso de la materia y la energía proveniente del alimento ingerido. En años recientes en nuestro laboratorio se han realizado diversas mediciones del consumo de oxígeno de las larvas del camarón blanco *Penaeus setiferus*.

Para obtener un protocolo adecuado de alimentación para la cría de larvas de camarones peneidos, es necesario conocer los hábitos alimenticios de cada especie. Tomando en cuenta que durante el desarrollo larval existen importantes cambios morfológicos, fisiológicos y de comportamiento; los hábitos alimenticios deben ser evaluados en cada estadio larval. A este respecto, Lovet y Felder (1989, 1990a, 1990b) han demostrado cambios importantes en la morfología, actividad enzimática y distribución de las enzimas digestivas durante el desarrollo larvario de *P. setiferus*. De acuerdo con Loya-Javellana (1989), el comportamiento de las larvas en relación con el alimento y la densidad de éste son dos factores críticos que afectan la captación de alimento, los cuales, aunados a las transformaciones asociadas al desarrollo larvario, pueden ayudar a establecer las condiciones óptimas para el cultivo. Una forma de cuantificar el comportamiento de cada estadio larval es mediante la medición de la tasa de ingestión, la cual ha sido definida como la cantidad de alimento ingerido/larva/unidad de tiempo (Paffenhofer, 1971). A pesar del volumen de información existente en relación a los efectos de una gran variedad de

alimentos para la cría de larvas, pocas investigaciones han dado detalles de la tasa de ingestión y de las concentraciones óptimas de alimento de especies de peneidos comercialmente importantes. En este sentido se cuenta con los reportes de Emmerson (1980, 1984) en *P. indicus*, Yufera et al. (1984) en *P. keratulus*, Chu y Shing (1986) en *Metapenaeus ensis*, y Lajoya-Javellana (1989) y Kurnaly y Jones (1989) en *P. monodon*. En *P. setiferus* la tasa de ingestión en función de la densidad y tipo de alimento no es conocida.

Una forma particularmente apropiada de conocer los cambios fisiológicos asociados con el desarrollo larval en crustáceos es a través de la medición del consumo de oxígeno (Conover y Corner, 1968; Dawris, 1983; Emerson, 1984; Jacobi y Anger, 1985; Johns, 1982; Logan y Epifanio, 1978). Cuando el consumo de oxígeno se mide en relación al estadio larval, la densidad y tipo de alimento es posible delimitar las condiciones fisiológicas óptimas para el crecimiento de las larvas en cultivo.

En un estudio reciente, Gallardo et al. (1995) propusieron un esquema de alimentación para larvas de *P. setiferus* basado en diatomeas (*C. ceratosporum*), flagelados (*T. chuii*) y nauplios de *Artemia*. En este esquema los mayores crecimientos, sobrevivencias y desarrollos fueron obtenidos cuando las diatomeas se proporcionaron a razón de 30 * (PI-PIII) y 40 * 10³ cel/ml (MI-MIII), los flagelados a razón de 2 (PI-PIII) y 3 * 10³ cel/ml (MI-MIII) y los nauplios de *Artemia* a razón de 0.5 (PIII), 1.0 (MI-MII) y 1.5 (MIII) naupl/ml (Tabla 1).

Con base en este esquema de alimentación se desarrollaron una serie de mediciones del consumo de oxígeno y la tasa de ingestión las cuales han permitido establecer las variaciones del comportamiento metabólico y alimenticio durante el desarrollo larvario de los animales en función de los distintos componentes de este esquema de alimentación (Rosas et al., 1995a).

Como resultado de estos experimentos una relación entre tasa de ingestión, energía metabólica (joules/larva/tiempo de permanencia en cada sub-estadio) y desarrollo larvario fue obtenida (Figura 1).

Tabla 1. Esquema básico de alimentación para larvas del camarón blanco *Penaeus setiferus*. PZ= Protozoa, MY= Mysis, PL= Postlarva.

Alimento	Estadios larvarios						
	PZ1	PZ2	PZ3	MY1	MY2	MY3	PL1
<i>Chaetoceros ceratosporum</i> , células/ul	30	30	30	40	40	40	40
<i>Tetraselmis chuii</i> , células/ul	—	2	2	3	3	3	3
nauplios de <i>Artemia franciscana</i> , nauplios/ml	—	—	0.25	0.5	0.75	0.75	0.75
Alimento microparticulado, mg/L	—	—	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5

Como se puede apreciar, la tasa de ingestión de las diatomeas (*C. ceratosporum*) aumentó en relación con el desarrollo larval, hasta alcanzar su nivel máximo en el sub-estadio de MY1, mientras que la tasa de ingestión de los flagelados (*T. chuii*) alcanzó su nivel máximo en el sub-estadio de MY2. Un aumento progresivo en el consumo de nauplios de *A. franciscana* fue registrado entre los estadios de PZ3 y MY3.

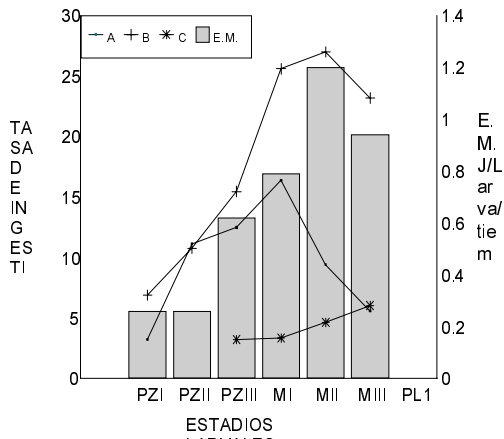


Figura 1. Cambios ontogenéticos de la tasa de ingestión y la energía metabólica (joules/larva/tiempo de permanencia en cada sub-estadio) de las larvas de *P. setiferus* alimentadas con diatomeas (A: *C. ceratosporum* cel/ml x 10 ml; B: flagelados, *T. chuii*, cel/ml x ml; C: nauplios de *A. franciscana*/larva/día).

Al observar la relación entre el comportamiento metabólico y la tasa de ingestión se puede notar que las diatomeas podrían estar asociadas con un aumento de la energía metabólica entre PZ2 y PZ3, mientras que los flagelados podrían estar relacionadas con el aumento de la tasa metabólica entre los estadios de MY1 y MY3 (Figura 1).

Para poder explicar esta relación los resultados de energía metabólica (EM) se acoplaron con los cambios ontogénicos de la actividad enzimática obtenidos para larvas de *P. setiferus* por Lovett y Felder, (1990) (Figura 2). Como se puede apreciar, los picos de proteasas y amilasas coinciden con el incremento de la EM en PZ3 y con la EM máxima en MY3, respectivamente. Esta relación puede ser interpretada en función de los sub-estadios larvales críticos y las adaptaciones metabólicas y bioquímicas asociados con éstos. De acuerdo con numerosos productores de larvas existen dos sub-estadios críticos durante el cultivo larvario (PZ3 y el de MY3), los cuales se caracterizan por mortalidades masivas. Por esta razón, al paso de PZ3 a MY1 y de MY3 a PL1 se le ha denominado paso de la muerte.

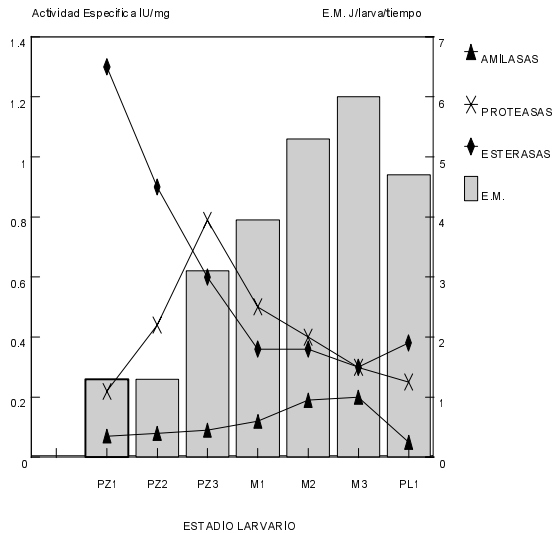


Figura 2. Cambios ontogénicos de la energía metabólica (EM) y de la actividad enzimática (Lovett y Felder, 1990) de *P. setiferus*

De acuerdo con estos resultados, lo crítico de ambos estadios está íntimamente relacionado con un cambio en las estrategias metabólicas y bioquímicas de las larvas durante su desarrollo larval. El pico de proteasas y de EM en PZ3 evidencian un ajuste bioquímico y fisiológico importante el cual podría significar una estrategia adaptativa dirigida hacia la preparación de las larvas para la transición al estadio de mysis. Cabe recordar que esta transición implica cambios en el comportamiento alimenticio (paso de hábitos filtradores a raptorales), cambios morfológicos (aparición de apéndices, y desarrollo del hepatopáncreas: cambio en la estructura del aparato digestivo) y cambios de comportamiento (natación hacia atrás y ventral), los cuales requieren que los animales obtengan energía y componentes estructurales del alimento. El aumento de la EM y el pico de la actividad de las proteasas podrían dar cuenta de esa capacidad adaptativa. Así, los cultivadores podrían aprovechar este conocimiento al mejorar las condiciones de cultivo durante el sub-estadio de PZ3 con el fin de garantizar al máximo el aprovechamiento de energía y por ende la sobrevivencia de las larvas.

Después de la última muda metamórfica existen una serie de nuevos cambios morfológicos, fisiológicos y de comportamiento, los cuales acompañan al desarrollo de los organismos durante los siguientes 40-50 días. Durante este periodo de ajustes los camarones son llamados postlarvas (PL). La relación entre los requerimientos nutricionales y el estado fisiológico ha sido uno de los objetivos de estudio que se han aplicado en nuestro grupo de trabajo a las postlarvas de las cuatro especies más importantes de camarones peneidos del Golfo de México y el Mar Caribe: *P. setiferus*, *P. duorarum*, *P. schmitti*, y *P. notialis*. Estudios recientes (Sandifer et al., 1993; Hopkins et al., 1993) han demostrado que *P. setiferus* tiene una amplia perspectiva como especie para la camaronicultura del Golfo de México, el cual puede alcanzar los niveles de productividad como los reportados para *P. vannamei*. Los estudios sobre los requerimientos nutricionales de las postlarvas de *P. setiferus* han demostrado que el requerimiento de proteínas puede variar dependiendo de la edad de los animales.

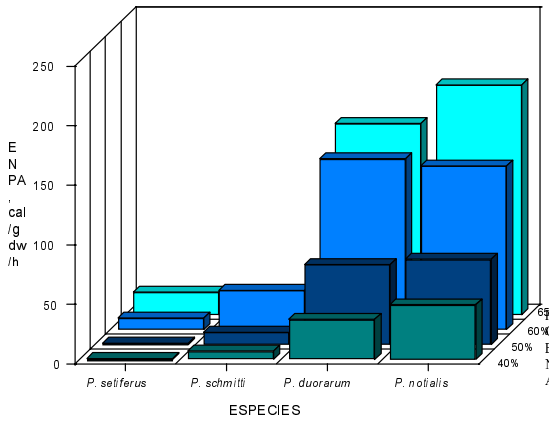
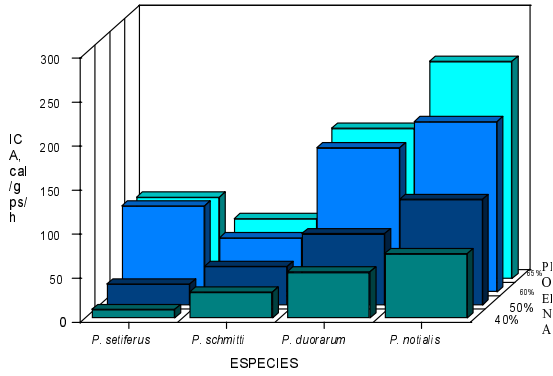


Figura 3. Incremento de calor aparente (A) (ICA cal/g de peso seco por hora) y excreción nitrogenada post alimentaria (B) (ENPA cal/g de peso seco por hora) para cuatro especies de camarones alimentados con cuatro diferentes niveles de proteínas en la dieta

A este respecto Gaxiola (1994) ha demostrado que en PL30 los animales tienen un requerimiento de 50% de proteínas mientras que las PL40 tienen un requerimiento de 40% de proteínas. Por su parte García y Galindo (1990) reportaron un requerimiento de 60% de proteínas para las postlarvas (PL30) de *P. schmitti* la cual es una especie ampliamente cultivada en Cuba, Venezuela y Brasil. Así mismo, Gaxiola (1984) encontró que los requerimientos de proteína de las postlarvas de *P. duorarum* pueden variar entre 40 y 50%, dependiendo de los niveles de carbohidratos y lípidos de la dieta. Tomando en cuenta estos estudios se diseñaron una serie de experimentos con el fin de estudiar la relación entre requerimiento proteico y metabolismo energético en las postlarvas de *P. setiferus*, *P. duorarum*, *P. schmitti* y *P. notialis*. Los objetivos planteados fueron: a) determinar las variaciones del metabolismo energético en función del requerimiento proteico y b) conocer los mecanismos fisiológicos involucrados en el uso de los nutrientes de la dieta en las fases postlarvales con el fin de explicar el cambio en el requerimiento con la edad. Se diseñaron 4 dietas isocalóricas con diferentes niveles de proteínas (40, 50, 60 y 65%). Los detalles de la confección de las dietas y las condiciones experimentales utilizadas se encuentran en Rosas et al., (1995b y 1996). La relación entre el ICA y el ENPA, el nivel de proteínas y las distintas especies se muestra en la figura 3. Como se puede apreciar ambas respuestas aumentaron en relación con el aumento de las proteínas de la dieta. Así mismo, se observó que *P. setiferus* y *P. schmitti* presentaron los valores menores de AHI y ENPA que los observados en *P. duorarum* y *P. notialis*. Estas diferencias han sido asociadas con la capacidad adaptativa de cada especie para usar las proteínas como fuente de energía metabólica. Evaluaciones hechas para la determinación de la razón oxígeno:nitrógeno (O:N) han demostrado diferencias en la capacidad de distintas especies de crustáceos para catabolizar las proteínas de la dieta. De acuerdo con Mayzaud y Conover (1988) la razón O:N puede ser usada para identificar el sustrato energético utilizado por los organismos acuáticos bajo una condición determinada. Con base en las rutas bioquímicas de la degradación de nutrientes, estos autores propusieron que una razón O:N entre 3 y 16 representa el uso de proteínas como sustrato energético. Conforme la razón O:N aumenta el sustrato energético cambia apareciendo los lípidos los cuales llegan a ser el 50% del sustrato energético cuando los valores de O:N están entre 50 y 60. Valores mayores representan sustratos mezclados donde las proteínas disminuyen y aumentan los lípidos y los carbohidratos. De acuerdo con esto y con los resultados de ICA y ENPA *P. setiferus* y *P. schmitti* están mejor adaptados para el uso de dietas con bajos niveles de proteína, mientras que *P. notialis* y *P. duorarum* están adaptados para el uso de dietas con alto nivel proteico.

De acuerdo con Chakraborty et al., (1992) y Ross et al., (1992) el ICA expresado como coeficiente es un buen indicador de la eficiencia de transformación de la energía perdida en los procesos mecánicos y bioquímicos asociados con la degradación del alimento (Tabla 2). Como se puede apreciar los coeficientes aumentan en función del aumento de las proteínas de la dieta. Así mismo, se puede notar que los menores valores fueron obtenidos con *P. setiferus* y *P. schmitti* y los mayores con *P. duorarum* y *P. notialis*. Estos resultados demuestran que las especies de camarones cuyos requerimientos proteicos son más altos tienden a usar una mayor cantidad de energía en el ICA y el ENPA como consecuencia de una mayor inversión de energía en la absorción y asimilación del alimento. Esto significa que la cantidad de energía disponible para el crecimiento de los organismos en cultivo estará directamente asociado con los costos en el ICA y en el ENPA, repercutiendo en el tamaño que los organismos pueden alcanzar en condiciones de cultivo.

Tabla 2 . Efecto de las proteínas de la dieta en los coeficientes del incremento de calor aparente (%) y de la ENPA (%). Promedio + E.S.

ESPECIE	40	50	60	65
Coeficiente del ICA				
P. setiferus	0.3±0.02*	0.6±0.07*	2.5±0.31	2.4±0.37
P. schmitti	0.8±0.08*	1.1±0.18*	1.6±0.13	1.8±0.18
P. duorarum	1.4±0.14*	2.1±0.20*	4.3±0.53	4.5±0.31
P. notialis	1.9±0.13*	2.9±0.43*	5.0±0.44*	6.4±0.93*
Coeficiente del ENPA				
P. setiferus	0.02± 0.002	0.03±0.005	0.03±0.001	0.49±0.030*
P. schmitti	0.17±0.007*	0.27±0.017	0.86±0.009*	0.32±0.008
P. duorarum	0.87±0.004*	1.75±0.020*	3.74±0.042*	4.25±0.026*
P. notialis	1.20±0.016*	1.87±0.053*	3.59±0.054*	5.04±0.190*

a Coeficientes = (ICA/energía ingerida)* 100; (ENPA/energía ingerida)*100

* significa diferencias significativas entre niveles de proteína en la dieta (p <<0.05)

Este comportamiento también ha sido observado en la fase juvenil de *P. setiferus* (Figura 4). Una vez que los organismos son alimentados, la tasa metabólica aumenta hasta alcanzar un máximo, después del cual, en la mayoría de los casos el consumo de oxígeno y la excreción nitrogenada regresan a valores similares a los iniciales.

En estos estudios se ha observado que el tiempo necesario para que el consumo de oxígeno y la excreción nitrogenada lleguen a su nivel máximo, está directamente asociado con las características de la dieta. En este estudio se demostró que el tiempo invertido en el ICA y en el ENPA resultó mayor en relación directa con un aumento en las proteínas de la dieta. En los juveniles los diferentes niveles de proteína ensayados produjeron también un cambio en el O:N, lo cual significó que en los juveniles el sustrato metabólico utilizado es controlado por el nivel de proteínas de la dieta. En este caso se encontró que el nivel óptimo de proteínas para *P. setiferus* produce que los animales utilicen una dieta mezclada con base en lípidos y proteínas mientras que en niveles mayores (40 y 50% de proteínas) el metabólico se dirige hacia las proteínas.

Biogenética de camarones penidos: una forma de comprender los mecanismos fisiológicos involucrados en la nutrición

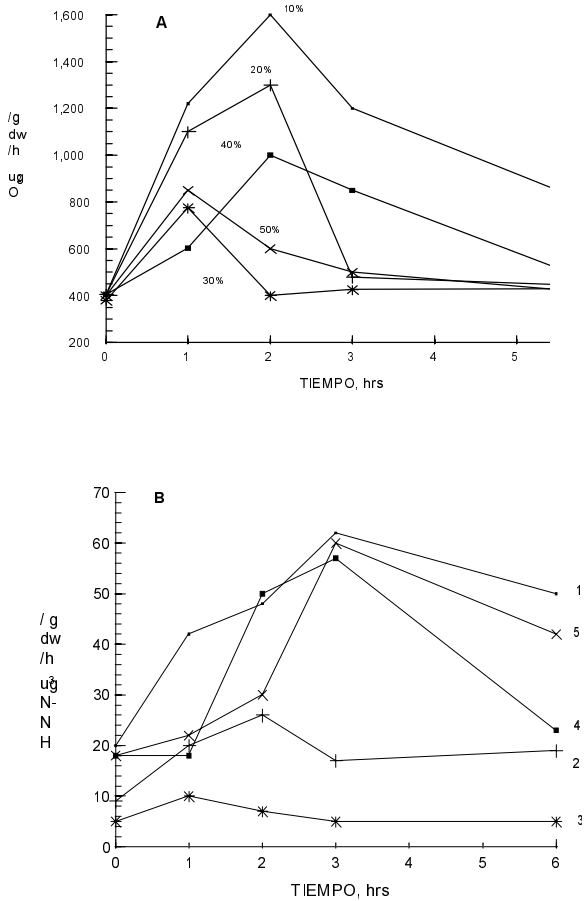


Figura 4. Efecto del nivel de proteínas de la dieta sobre el consumo de oxígeno y la excreción nitrogenada durante la alimentación de juveniles de *P. setiferus*.

De acuerdo con la información analizada en el presente artículo queda de manifiesto que los estudios de esta naturaleza permiten identificar los mecanismos de adaptación que median entre los organismos y el alimento, los cuales pueden ser de suma utilidad para la selección de especies de cultivo y para el mejoramiento de dietas. Sin embargo, es necesario seguir investigando. La relación entre los factores del medio, el alimento y las respuestas fisiológicas deben de ser investigados con mayor profundidad para poder construir los modelos que permitan predecir las variaciones de energéticas entre los organismos y su ambiente. El papel del alimento vivo en los estanques de cultivo sobre el metabolismo energético y su relación con las variaciones de los factores abióticos serán las líneas a seguir en el futuro inmediato.

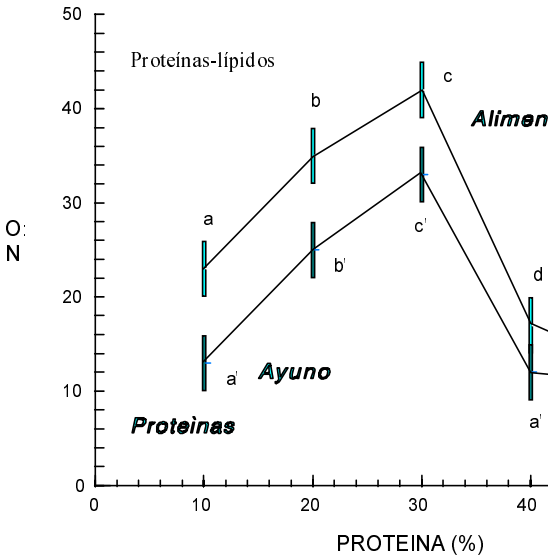


Figura 5. Efecto de las proteínas de la dieta sobre la razón O:N en juveniles de *P. setiferus*

Cuando hayamos comprendido los mecanismos bioquímicos y fisiológicos involucrados en la nutrición de los animales acuáticos y hayamos podido diseñar dietas que conduzcan hacia el aprovechamiento integral de esos mecanismos, en el concierto de la variación de los factores del medio, habremos llegado a domesticar realmente a las especies.

LITERATURA CITADA

- Al-Mohanna, S. Y. and Nott J.A., 1987. R cells and the digestive cycle in *Penaeus semisulcatus* (Crustacea: Decapoda). *Mar. Biol.* 95: 129-137
- Chakraborty S.C., L.G. Ross, and B. Ross. 1992. Specific Dinamic action and feeding metabolism in common carp, *Cyprinus carpio* L. *Comparative Biochemistry and Physiology* 103A: 809-815
- Chu, K.H. and Shing, C.K. 1986. Feeding behavior of the shrimp, *Metapenaeus ensis*, on *Artemia nauplii*. *Aquaculture* 58: 175-184.
- Conover, R.J. and Corner, E.D.S. 1968. Respiration and nitrogen excretion by some marine zooplankton in relation to their life cycle. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 48: 49-75.
- Dawris, R.R. 1983. Respiration, energy balance and developmental pattern in growing and starving larvae of *Carcinus maenas* L. (Decapoda, Portunidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 69: 105-128.
- Emmerson, W.D. 1980. Ingestion, growth and development of *Penaeus indicus* larvae as a function of *Thalssiosira weissflogii* cell concentrations. *Mar. Biol.* 58: 65-73.
- Emmerson, W.D. 1984. Predation and energetics of *Penaeus indicus* (Decapoda: Penaeidae) larvae feeding on *Brachionus plicatilis* and *Artemia nauplii*. *Aquaculture* 38: 201-209.
- FAO, 1995. Estadísticas de la producción de acuicultura 1984-1993. *FAO fisheries circular/FAO No. 815 Rev. 7.* Roma, FAO. 1995. 186p
- Gallardo, P.P., Alfonso, E., Gaxiola, G., Soto, L.A. and Rosas, C. 1995. Feeding schedule of *Penaeus setiferus* larvae based on diatoms (*Chaetoceros ceratosporum*), flagellates (*Tetraselmis chuii*) and *Artemia nauplii*. *Aquaculture* 131: 239-252
- García T., and Galindo J. 1990. Requerimientos de proteína de postlarvas del camarón blanco *Penaeus schmitti*. *Revista de Investigaciones Marinas* 11(3): 247-250
- Gaxiola G. 1991. Requerimientos nutricionales en postlarvas de *Penaeus schmitti*: Relación proteína/energía y proteína animal/vegetal. M.Sc. Thesis, Universidad de la Habana, Cuba
- Gaxiola G. 1994. Requerimientos nutricionales de las postlarvas de *Penaeus setiferus* y *P. duorarum* (crustacea; Penaeidae). Tesis Doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México. 214 pp.
- Hopkins J.S., R.D. Hamilton II, P.A. Sandifer, C.L. Browdy and A.D Stokes. 1993. Effect of water exchange rate on production, water quality, effluent characteristics and nitrogen

- budgets of intensive shrimp ponds. *Journal of the World Aquaculture Society* 24 (3): 304-320.
- Jacobi, C.C. and Anger, K. 1985. Effect of temperature and respiration of larval stages of *Hyas arenaeus* and *Hyas coarctatus* (Decapoda, Majidae). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 26: 181-186.
- Johns, D.M. (1982) Physiological studies on *Cancer irroratus* larvae. III. Effects of temperature and salinity on the partitioning of energy resources during development. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 8: 75-85.
- Kurmaly, K., Yule, A.B. and Jones, D.A. (1989) An energy budget for the larvae of *Penaeus monodon* (Fabricius). *Aquaculture*, 81:13-25.
- Lehninger J., 1978. *Bioenergetics: the molecular basis of energy transformations*. W.A. Benjamin Inc. Menlo Park. California. 238 pp
- Logan, D.T. and Epifanio, C.E. (1978) A laboratory energy balance for the larvae and juveniles of the american lobster *Homarus americanus*. *Mar. Biol.* 47: 381-389.
- Lovett, D.L., and Felder, D.L. (1989) Ontogeny of gut morphology in the white shrimp *Penaeus setiferus* (Decapoda; Penaeidae). *J. Morphol.* 201: 253-272.
- Lovett, D.L., and Felder, D.L. (1990a) Ontogenic change in digestive enzyme activity of larval and postlarval white shrimp *Penaeus setiferus* (Crustacea, Decapoda, Penaeidae). *Biol. Bull.*, 178: 144-159.
- Lovett, D.L., and Felder, D.L. (1990b) Ontogeny of kinematics in the gut of the white shrimp *Penaeus setiferus* (Decapoda, Penaeidae). *J. Crust. Biol.* 10: 53-68.
- Loya-Javellana, G.N. (1989) Ingestion saturation and growth responses of *Penaeus monodon* larvae to food density. *Aquaculture* 81: 329-336.
- Luca A. 1993. *Bioénergétique des animaux aquatiques*. Masson, Paris, 179 pp.
- McVey J. (de) 1993. *Crustacean aquaculture*. CRC Press, Boca Ratón FL, 683 pp
- Morowitz H.J., 1968. *Energy flow in biology*. Academic Press, London. 179 pp.
- Paffenhoffer, G.A., 1971. Grazing and ingestion rates of nauplii copepodids and adults of the marine planktonic copepod *Calanus helgolandicus*. *Mar. Biol.*, 11: 286-298.
- Rosas C., Sanchez A., Gallardo P.P., Gaxiola G Diaz E. and L.A. Soto. 1995a. Oxygen consumption and ingestion rate of *Penaeus setiferus* larvae fed *Chaetoceros ceratosporum*, *Tetraselmis chuii* and *Artemia* nauplii. *Aquaculture Nutrition*. 1 (1). 13-20

- Rosas C., Bolgaro-Crevenna A., A. Sanchez, G. Gaxiola L.A. Soto and E. Escobar. 1995b. Role of digestive gland in the energetic metabolism of *Penaeus setiferus*. *Biol. Bull.* 189: 168-174
- Rosas C., Sanchez A., Díaz E., Soto L.A., Gaxiola G., Brito R., Baes M.I., y Pedroza R., 1995c. Oxygen consumption and ammonia excretion of *Penaeus setiferus*, *P. schmitti*, *P. duorarum* and *P. notialis* postlarvae fed purified test diets: effects of protein level on substrate metabolism. *Aquatic Living Resources* 8: 161-169
- Rosas C., Sanchez A., Díaz E., Gaxiola G., Brito R., 1996. Effect of dietary protein level on apparent heat increment and post-prandial nitrogen excretion of *Penaeus setiferus*, *P. schmitti*, *P. duorarum* and *P. notialis* postlarvae. *J. of the World Aquaculture Soc.*, 27(1): 92-102
- Ross L.G., R.W. McKinney, S.K. Cardwell, J.G. Fullarton, S.E. Roberts and B. Ross. 1992. The effect of dietary protein content, lipid content and ratio level on oxygen consumption and specific dynamic action in *Oreochromis niloticus* L. *Comparative Biochemistry and Physiology* 103A: 573-578
- Sandifer P.A., J. S. Hopkins, A.D. Stokes and C.L. Browdy. 1993. Preliminary comparisons of the native *Penaeus setiferus* white shrimp for pond culture in South Carolina, USA. *Journal of the World Aquaculture Society* 24(3): 295-303
- Yufera, M., Rodriguez, A. and Lubian, L.M. 1984. Zooplankton ingestion and feeding behavior of *Penaeus keraturus* larvae reared in the laboratory. *Aquaculture* 42: 217-224.

