

**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 amonía 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 amonía 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.

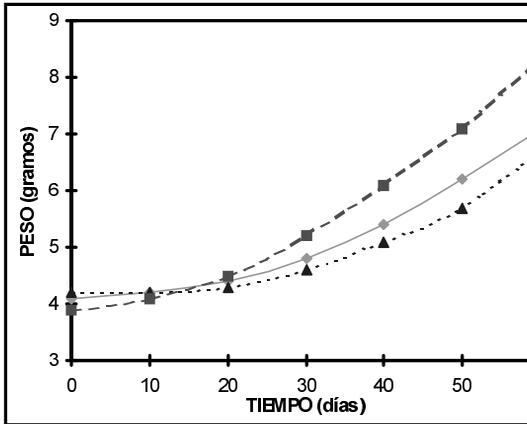


Figura 1. Incremento en el peso promedio de juveniles de *Cherax tenuimanus* alimentados con dietas de diferente nivel de proteína a través del tiempo.

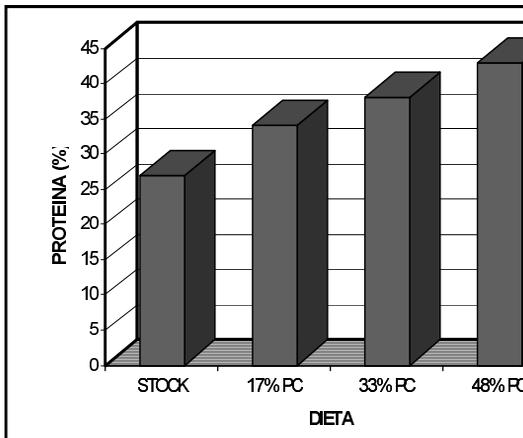


Figura 2. Contenido de proteína en el tejido de juveniles de *Cherax tenuimanus* alimentados con dietas de diferente nivel de proteína cruda.

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		Amonia
				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 peletizado 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			Alimento digerido			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.

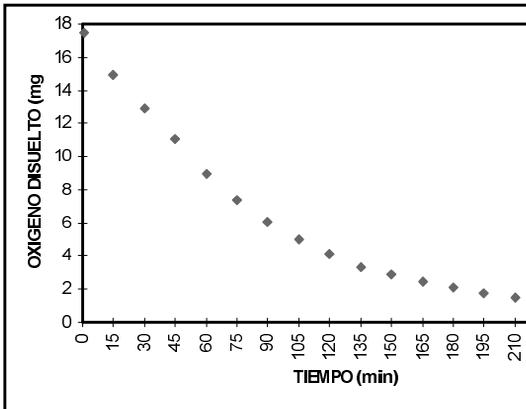
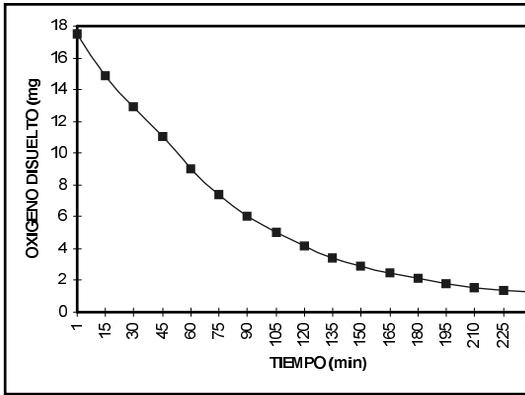


Figura 3. Disminución de la concentración de oxígeno a través del tiempo en un respirómetro de circuito cerrado utilizado para monitorear la tasa de consumo de oxígeno de *Cherax tenuimanus* a 22°C. I. Ajuste cuadrático ($Y = 17.21 - 0.15X + 0.0004X^2$). II. Ajuste lineal para consumo de oxígeno en condiciones 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. chunii*) 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 chunii</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. chunii*) 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.

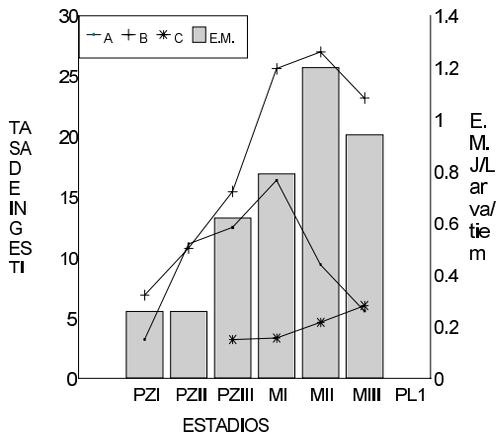


Figura 1. Cambios ontogenéticos de la tasa de ingestión y la energía metabólica (joules/larva/tiempo de permanencia en cada sub-estadio) de las larvas de *P. setiferus* alimentadas con diatomeas (A: *C. ceratosporum* cel/ml x 10 ml; B: flagelados, *T. chunii*, cel/ml x ml; C: nauplios de *A. franciscana*/larva/día).

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.

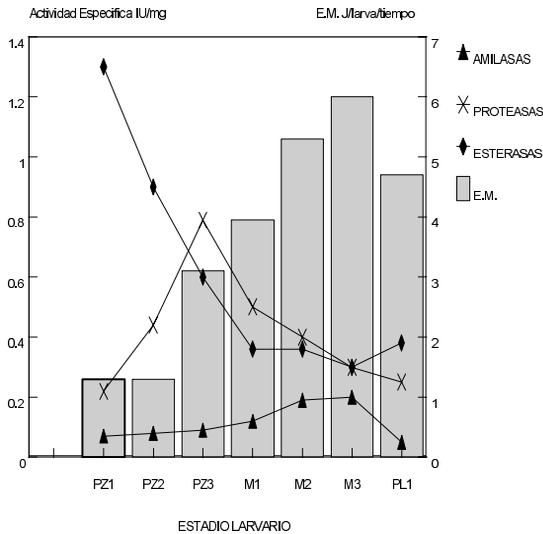


Figura 2. Cambios ontogénicos de la energía metabólica (EM) y de la actividad enzimática (Lovett y Felder, 1990) de *P. setiferus*

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.

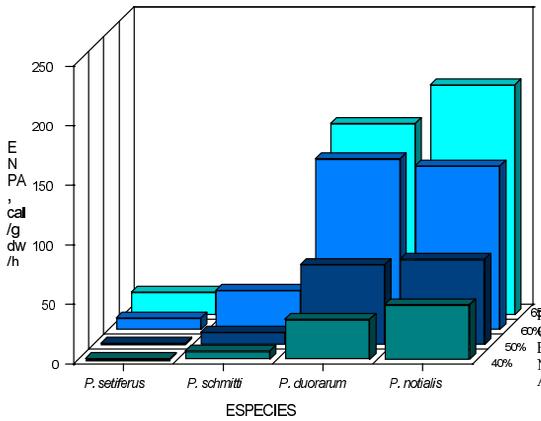
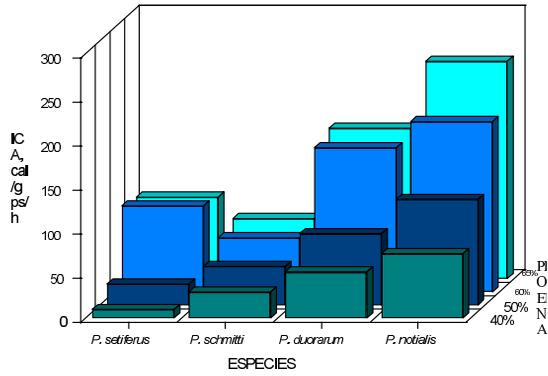


Figura 3. Incremento de calor aparente (A) (ICA cal/g de peso seco por hora) y excreción nitrogenada post alimentaria (B) (ENPA cal/g de peso seco por hora) para cuatro especies de camarones alimentados con cuatro diferentes niveles de proteínas en la dieta

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.

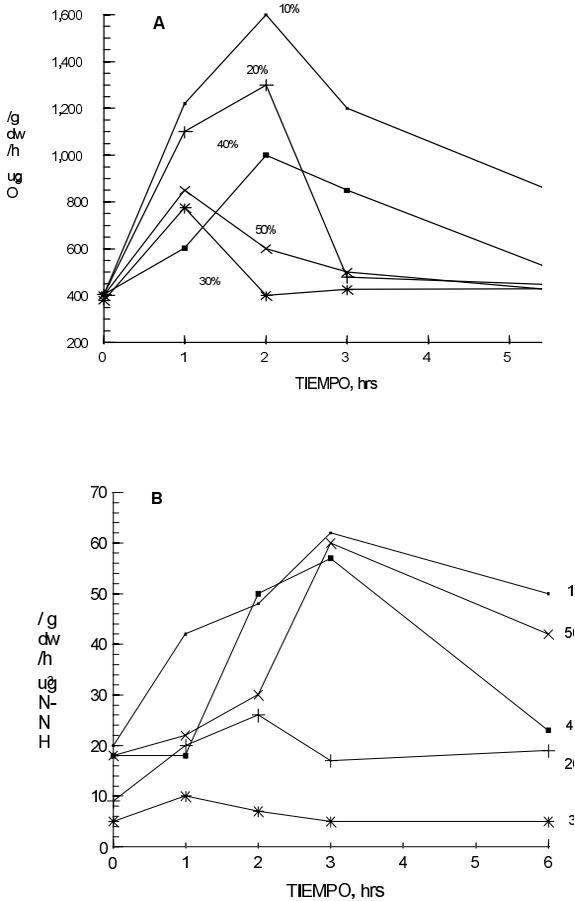


Figura 4. Efecto del nivel de proteínas de la dieta sobre el consumo de oxígeno y la excreción nitrogenada durante la alimentación de juveniles de *P. setiferus*.

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.

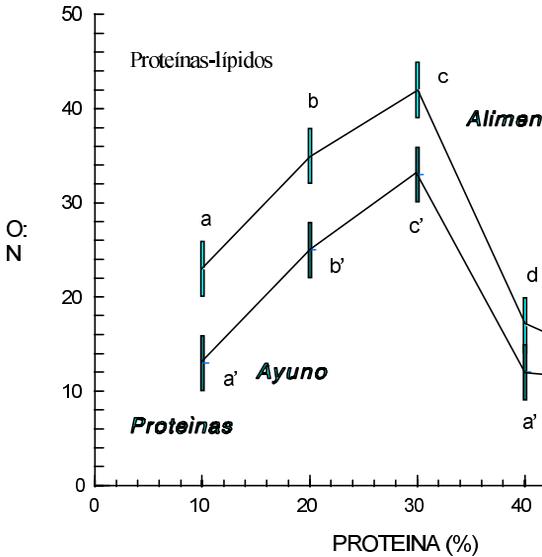


Figura 5. Efecto de las proteínas de la dieta sobre la razón O:N en juveniles de *P. setiferus*

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 Biochemstry 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.

