

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.

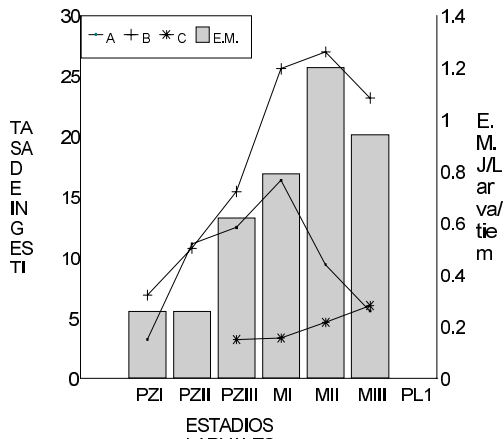


Figura 1. Cambios ontogenéticos de la tasa de ingestión y la energía metabólica (joules/larva/tiempo de permanencia en cada sub-estadio) de las larvas de *P. setiferus* alimentadas con diatomeas (A: *C. ceratosporum* cel/ml x 10 ml; B: flagelados, *T. chuii*, cel/ml x ml; C: nauplios de *A. franciscana*/larva/día).

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.

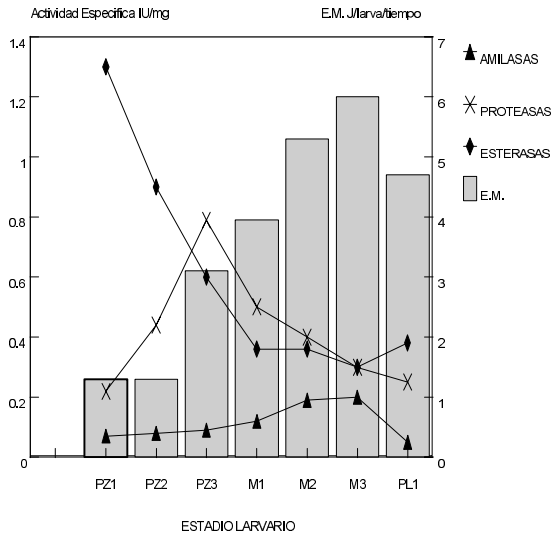


Figura 2. Cambios ontogénicos de la energía metabólica (EM) y de la actividad enzimática (Lovett y Felder, 1990) de *P. setiferus*

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.

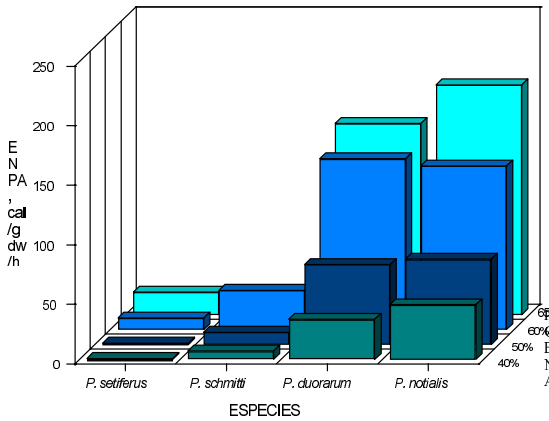
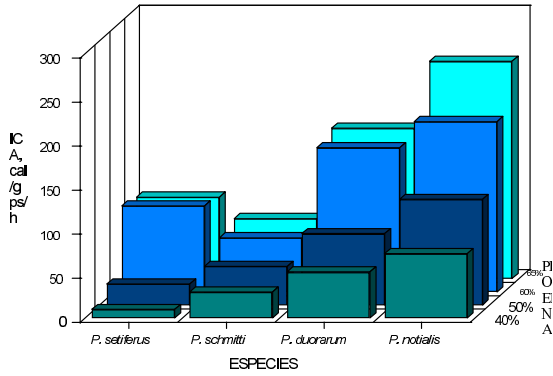


Figura 3. Incremento de calor aparente (A) (ICA cal/g de peso seco por hora) y excreción nitrogenada post alimentaria (B) (ENPA cal/g de peso seco por hora) para cuatro especies de camarones alimentados con cuatro diferentes niveles de proteínas en la dieta

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.

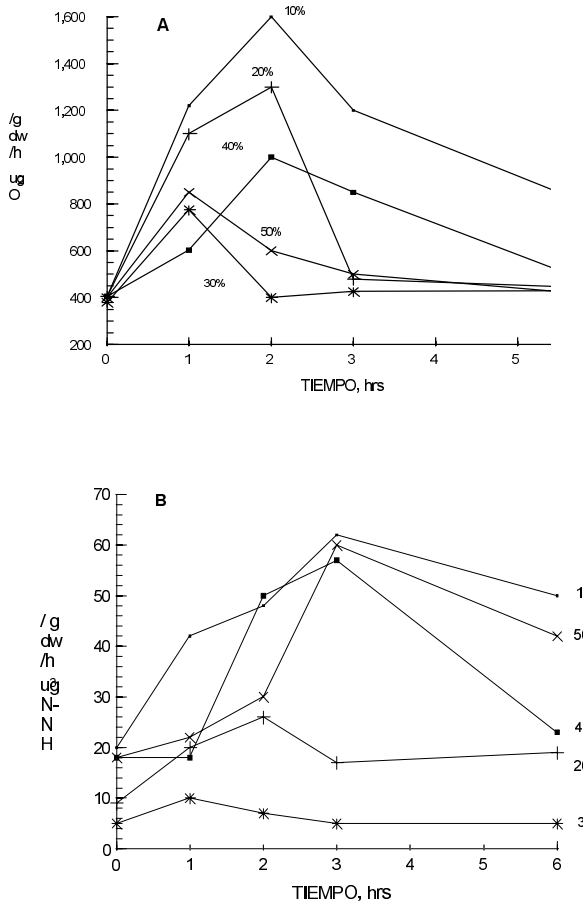


Figura 4. Efecto del nivel de proteínas de la dieta sobre el consumo de oxígeno y la excreción nitrogenada durante la alimentación de juveniles de *P. setiferus*.

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.

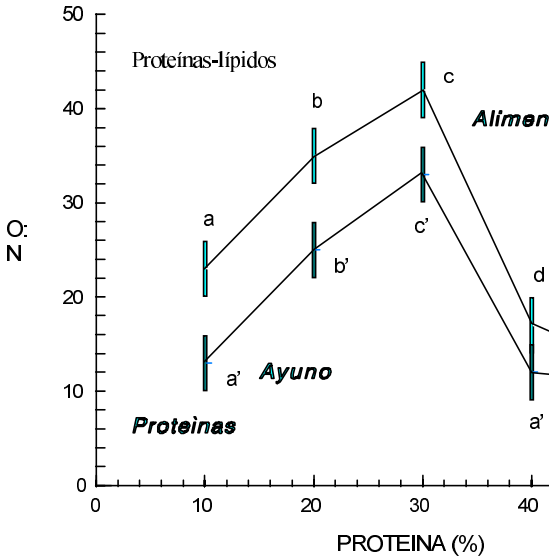


Figura 5. Efecto de las proteínas de la dieta sobre la razón O:N en juveniles de *P. setiferus*

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.

