

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

REQUERIMIENTOS NUTRICIONALES DE LAS
POSTLARVAS DE *Penaeus setiferus* y
P. duorarum (CRUSTACEA: PENAEIDAE)

TESIS DOCTORAL

MARTHA GABRIELA GAXIOLA CORTES

TUTORES: DRA. TSAI GACIA GALANO

DR. CARLOS ROSAS VAZQUEZ

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

00381
7
29:
MAY 1994
MEXICO



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

INDICE

	pag.
I INTRODUCCION.....	1
II MATERIALES Y METODO.....	20
1. Requerimientos Nutricionales.....	20
a) Diseños Experimentales.....	20
b) Obtención de los ejemplares.....	22
c) Condiciones experimentales.....	22
d) Elaboración de las dietas.....	25
2. Evaluación de la respuesta fisiológica.....	26
a) Consumo de oxígeno.....	27
b) Excreción nitrogenada.....	29
3. Análisis de los resultados.....	31
a) Requerimientos Nutricionales.....	31
b) Estado fisiológico.....	32
IV RESULTADOS.....	34
1. Requerimientos nutricionales.....	34
a) Crecimiento.....	34
b) Supervivencia.....	39
c) Índice del Incremento Relativo de la Biomasa....	42
2. Respuesta Fisiológica.....	46
a) Incremento de Calor Aparente.....	46
b) Excreción nitrogenada post-alimentaria.....	50
c) Sustrato Metabólico.....	54
V DISCUSION.....	100
VI CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.....	
VII REFERENCIAS.....	
VIII TABLAS.....	
IX FIGURAS.....	
X ANEXO.....	

RESUMEN

Con el objetivo de determinar el requerimiento de las proteínas, los carbohidratos, los lípidos y la energía dietéticas de las postlarvas de *P. setiferus* y *P. duorarum*, y en el caso del camarón blanco, el cambio de su requerimiento de proteínas en la transición de la fase postlarval a la juvenil, se realizó una serie de experimentos en los que se emplearon dietas purificadas. En todos los bioensayos se emplearon postlarvas de 10 días de edad, obtenidas a partir de desoves logrados en el laboratorio. Para la valoración del cambio del requerimiento de proteínas de los juveniles de *P. setiferus* se emplearon postlarvas de 41 días.

Para evaluar el requerimiento de proteínas en las postlarvas de 30 días, se empleó un diseño completamente aleatorizado con tres réplicas por tratamiento (Exp 1 y 4). Para evaluar la relación entre las proteínas y la energía dietéticas en las postlarvas de 40 días se empleó el diseño factorial, con tres réplicas por tratamiento (Exp 2, 3, 5 y 6). Para evaluar el requerimiento de proteínas de los juveniles de *P. setiferus* se empleó un diseño completamente aleatorizado con 5 réplicas por tratamiento (Exp 7). Los parámetros medidos en todos los bioensayos fueron: crecimiento, sobrevivencia, incremento relativo de la biomasa, incremento de calor aparente (a través del consumo de oxígeno), la excreción nitrogenada post-alimentaria y el sustrato metabólico.

Los resultados obtenidos en relación con el requerimiento de las proteínas dietéticas de las postlarvas de 30 días de *P. setiferus* y de 32 días de *P. duorarum* señalaron que éste se encuentra en 50%. El sustrato metabólico empleado por las postlarvas de *P. setiferus* fue la mezcla de lípidos y proteínas, mientras que *P. duorarum* catabolizó únicamente proteínas con fines energéticos. Los resultados del diseño factorial señalaron que el requerimiento proteico de las postlarvas de 40 días disminuyó a 40% en las dos especies, independientemente de la variación de los carbohidratos o los lípidos de las dietas. Las postlarvas de *P. setiferus* presentaron necesidades de lípidos de 8.26 a 8.5% y de los carbohidratos entre 11.48 y 12%. El sustrato metabólico de ayuno empleado por las postlarvas de *P. setiferus* fue la mezcla de lípidos y proteínas, mientras que el de alimentados fue únicamente las proteínas. Las postlarvas de *P. duorarum* presentaron un amplio rango de necesidades de lípidos (8.26-16.9%) y carbohidratos (11.48-36.47%). Las postlarvas pertenecientes a esta especie catabolizaron en ayuno las proteínas puras, mientras que las alimentadas usaron la mezcla de lípidos y proteínas con fines energéticos. Las necesidades de energía total de las postlarvas de *P. setiferus* se resolvieron con 3 kcal/g de dieta independientemente de la variación de los nutrientes energéticos no proteicos. Sin embargo las postlarvas de *P. duorarum* requirieron de 4 kcal/g de dieta cuando se variaron los niveles de inclusión de los carbohidratos, mientras que cuando se variaron los lípidos las necesidades de energía se resolvieron con 3 kcal/g. Se confirmó una disminución gradual de las necesidades de proteínas dietéticas en las postlarvas de ambas especies conforme aumentó la edad. Así las postlarvas de 30 días presentaron un

requerimiento de 50% de proteínas, mientras que las de 40 días, requirieron de 40% de proteínas dietéticas. Especialmente en P. setiferus, se logró determinar un descenso gradual de las necesidades de proteínas dietéticas, en la transición de la fase postlarval a la juvenil, en la cual se presentó un requerimiento de 30% de proteínas. El sustrato metabólico empleado por los juveniles fue la mezcla de lípidos y proteínas. Se logró establecer la importancia del uso de la razón O:N como indicador del tipo de sustrato metabólico empleado por las dos especies estudiadas, y la influencia ejercida por alimento sobre este parámetro, así como los efectos calorigénicos del alimento medidos a partir del ICA y la ENPA.

I INTRODUCCION

Uno de los principales retos que en la actualidad enfrenta la acuicultura es el manejo de la alimentación de los organismos a través de alimentos artificiales, los cuales permiten independizar el cultivo del ambiente natural e incrementar la eficiencia de la producción a partir del aumento de la densidad.

Este reto ha estimulado la investigación desde muy diversos enfoques de todos los aspectos relacionados con la nutrición de las especies acuáticas tomando en cuenta los factores ambientales, fisiológicos y ontogenéticos.

De manera particular la camaronicultura, cuyo éxito es indiscutible como alternativa ante la creciente demanda de camarón en el mundo (Arredondo 1993), ha requerido de un gran esfuerzo de investigación para plantear soluciones referentes a la alimentación de estos animales (Tacon, 1990).

Los estudios de nutrición de los camarones peneidos comenzaron con el cultivo de Penaeus japonicus iniciado en 1962 por Hudinaga y Miyamura. Deshimaru y Shigeno (1972) señalaron que a partir de la instalación de 15 granjas para el cultivo extensivo de esta especie, surgió la necesidad de resolver el problema de su alimentación, ya que hasta ese momento se mantenía a los camarones con alimento fresco que esencialmente consistía de trozos de moluscos bivalvos, lo cual elevaba los costos de producción.

Es por ello que en 1967, un grupo de investigadores de la Estación

de Investigación de Pesquerías de Kagoshima (Japón) preparó cerca de 100 dietas artificiales y estudió la relación de la composición de la dieta con el crecimiento de los camarones (Deshimaru y Shigeno, 1972).

Más tarde en Europa, San Feliu (1969) realizó las primeras investigaciones sobre las condiciones para el establecimiento del cultivo de Penaeus kerathurus.

A más de treinta años de iniciados los trabajos sobre la nutrición de los camarones peneidos, se cuenta con una extensa gama de dietas que han probado su eficiencia en la producción de numerosas especies de camarones en todo el mundo. Sin embargo el enfoque seguido en muchos casos se limitó a la búsqueda de soluciones que impactaron de manera directa el mejoramiento de las condiciones de producción de los alimentos artificiales (selección de materias primas idóneas, innovación de las técnicas de elaboración de los pellets, etc), sin integrar los aspectos más generales de la alimentación de estos crustáceos. (New, 1976 y Tacon, 1990).

Para mejorar los alimentos artificiales, se ha planteado el estudio de las dietas naturales, las cuales son indicadores de los requerimientos de las especies (Dall et al, 1991). La alimentación natural de los crustáceos, particularmente los camarones peneidos, se ha estudiado desde diversos enfoques.

Uno de ellos se basó en el análisis del contenido estomacal para determinar los hábitos alimenticios de estos organismos (Anderes, 1983; Gleason y Zimmerman, 1984), A este respecto Mc. Tighe y Zimmerman (1991) han señalado que la identificación del contenido

estomacal es alterado por el proceso digestivo y por lo tanto se hace difícil la tarea de determinación de los hábitos alimenticios. Otra forma de abordar ésto ha sido a través del análisis de los organismos que se presentan frecuentemente en el contenido estomacal de los camarones a los cuales se les ha determinado la composición proximal, con el objetivo de estimar sus necesidades de proteína, lípidos y carbohidratos (Dall et al, 1991).

Otro aspecto que ha sido ampliamente utilizado en los estudios de nutrición es el relacionado con la determinación de la composición bioquímica de los crustáceos. La composición aminoacídica del músculo de la cola de los camarones peneidos se utiliza como patrón de referencia para la elección de materias primas proteicas y dietas prácticas. Deshimaru y Shigeno (1972) concluyeron que en la medida que la dieta y/o fuente proteica se acerque a la composición aminoacídica de la proteína del músculo de P. japonicus, más se aproximará a los requerimientos de proteína de este organismo. Esta misma premisa se amplió al analizar los requerimientos de ácidos grasos (Guary, 1976; Read, 1981). Aunque este enfoque ha probado su eficacia en los estudios de nutrición, no aborda los aspectos relacionados con los requerimientos de energía de los camarones, por lo que resulta limitado.

De estos estudios se ha concluido que los camarones son animales omnívoros, incluyendo en su dieta natural una amplia variedad de entidades alimentarias tales como fito y zooplancton, vegetales y animales de mayor tamaño y detritus de diversos orígenes (Williams, 1955; Young, 1959; Darnell, 1961, Fernández et al, 1987, Anderes, 1983, Mc. Tighe y Zimmerman, 1991).

Aunque los camarones peneidos mantienen durante todas las fases de su ciclo de vida el carácter omnívoro de sus hábitos alimenticios, se conoce que una vez que inician su vida bentónica, la dieta puede ser esencialmente carnívora, marcándose esta tendencia conforme aumenta la edad (Fernández et al, 1987). En general, los peneidos se alimentan barriando la superficie de los fondos. Rader (1984) y Flegler (1985), reportaron como elementos animales de la dieta de estos crustáceos a oligoquetos y poliquetos de la infauna, así como poliquetos epibénticos, copépodos harpaticoides y pericardeanos. La presencia de entidades de origen vegetal ha sido ampliamente estudiada en los camarones, incluyendo a especies acanaladas y no acanaladas (Brison y Pace, 1978; George, 1978; Chong y Sasekumar, 1981; Hughes y Sherr, 1983; Kitting et al, 1984, Gleason y Wellington, 1988).

Entre especies, se ha observado que hay algunas que son más bien carnívoras en condiciones naturales, como es el caso de Penaeus japonicus (Deshimaru y Shigeno, 1972), o P. aztecus (Mc. Tighe y Zimmerman, 1992), mientras que otras son más bien omnívoras, como P. indicus (Colvin, 1976) o P. setiferus (Mc. Tighe y Zimmerman, 1991).

A este respecto Lovett y Felder (1989) han observado cambios ontogenéticos asociados con el desarrollo de tubo digestivo de los camarones del género Penaeus. Estos autores señalan que el tiempo que pasa para que el aparato digestivo alcance su forma adulta es de varias semanas posteriores a la última muda metamórfica (de Mysis II a postlarva 1). Esta característica hace que la fase postlarval sea un periodo de transición nutricional entre la fase

larvaria y la juvenil. Los cambios que se operan implican, entre otras cosas, la formación y el desarrollo del molino gástrico; el desarrollo de la glándula del intestino medio; los cambios de forma y función del intestino medio, que se corresponden con las variaciones de la actividad enzimática.

A estos cambios tanto morfológicos como fisiológicos de los camarones peneidos posiblemente deben corresponder necesidades nutricionales específicas, de las que dan cuenta los diversos estudios que se han realizado en animales mantenidos en condiciones de cautiverio.

Los antecedentes con los que se cuenta en este importante aspecto de la biología de los camarones peneidos se han centrado fundamentalmente en la fase juvenil, que en términos acuaculturales se denomina de engorda, mientras que son pocos los reportes sobre las necesidades nutricionales de las postlarvas.

Dentro de estos estudios destaca lo referente a la determinación del requerimiento de proteína, ya que desde el punto de vista productivo es el componente de los alimentos artificiales que encarece los costos de producción (Tacon, 1990, Akiyama, 1990).

Los requerimientos proteicos de los camarones peneidos han sido analizados por numerosos investigadores. Las especies sobre las que se ha determinado el requerimiento de proteínas de la fase postlarval son: *Peneaus aztecus* (40%, Venkataramiah et al, 1975; 43-51%, Zein-Eldin y Corliss, 1976), *P. californiensis* (31%, Colvin y Brand, 1977); *P. japonicus* (54%, Deshimaru y Kuroki, 1974); *P.*

merguiensis (34-42%, Sedgwick, 1979); P. monodon (34-40%, Khannapa, 1977; 45.8%, Lee, 1971; 35%, Bages y Sloane, 1981); P. stylirostris (30-44%, Colvin y Brand); P. schmitti (60%, García y Galindo, 1991) y P. vannamei (30-35%, Colvin y Brand, 1977).

Las necesidades de proteínas dietéticas que se han analizado para los juveniles de los camarones peneidos son: P. aztecus (23-31%, Shewbart *et al.*, 1973); P. californiensis (31%, Colvin y Brand, 1977); P. duorarum (30%, Sick y Andrews, 1973); P. indicus (43%, Colvin, 1976) P. japonicus (>60% Deshimaru y Shigeno, 1972; >40%, Balazs *et al.*, 1973; 52-57%, Deshimaru y Yone, 1978); P. merguensis (50-55%, AQUACOP, 1978), P. monodon (46%, Lee, 1971; 40%, AQUACOP, 1977; Lim *et al.*, 1982; 40-50%, Bautista, 1986 y Alava y Lim, 1983); P. orientalis (44%, Xu y Li, 1988); P. setiferus (28-32%, Andrews *et al.*, 1972; 30%, Lee y Lawrence, 1985); P. schmitti (25-30%, Galindo *et al.*, 1989; 35-45%, Fraga *et al.*, 1989) y P. vannamei (30%, Smith *et al.*, 1985).

Al contrario de la abundancia de información existente sobre las necesidades de proteína dietética, los requerimientos de carbohidratos y lípidos han recibido una menor atención.

Respecto a los requerimientos de lípidos han sido estudiados desde varias perspectivas. La primera se basó en el análisis de los niveles de inclusión totales en las dietas, sin entrar a la revisión de la composición de los mismos. Así para P. setiferus se reporta un requerimiento menor del 10% (Andrews *et al.*, 1972). Para P. japonicus del 4.4% (Kanazawa *et al.*, 1970) de 8% (Deshimaru y Shigeno, 1972), 6% (Deshimaru y Kuroki, 1974) y de 12% (Kanazawa,

Teshima y Tokiwa, 1977). Para *P. monodon* el requerimiento debe ser menor al 15% (Bautista, 1986) y para *P. schmitti* 6% (García *et al*, 1989). Algunos de estos trabajos han manejado también las proporciones óptimas de lípidos de origen animal y vegetal. Para *P. schmitti* se reportan las razones animal/ vegetal óptimas de 1:1 y 1:2 (García *et al*, 1989). Sin embargo en *P. japonicus* no se obtuvieron diferencias significativas entre las mezclas de los aceites de distinto origen y las fuentes lipídicas solas (Kanazawa *et al*, 1970).

Otros estudios se han enfocado principalmente al análisis de la composición lipídica, específicamente los requerimientos de los ácidos grasos, tomando en cuenta la composición lipídica corporal (Fenucci *et al*, 1981; Botino *et al*, 1980; Guary *et al*, 1976; Read, 1976).

Por otra parte en lo que se refiere a los requerimientos de los carbohidratos dietéticos, a pesar de haberse comprobado que los camarones presentan dentro de su aparato enzimático las enzimas responsables de su digestión (amilasas, maltasas, sacarasas, quitinasas y celulasas), su función en la nutrición, tanto de camarones, como de peces, es aún una interrogante a esclarecer, ya que se ha observado que las demandas de glucosa se suplen más bien por la gluconeogénesis, que por la glucólisis (Ruiz-Amil *et al*, 1987).

Los carbohidratos sirven también como precursores de varios intermediarios necesarios para el crecimiento, tales como los aminoácidos no esenciales, ácidos nucleicos y quitina. (Akiyama y

Dominy, 1990).

Los reportes que se tienen sobre los requerimientos de carbohidratos para camarones peneidos se han analizado tomando en cuenta no sólo los niveles de inclusión de estos en las dietas, sino el tipo más adecuado a incluir y las posibilidades de ahorro de la proteína dietética. Así para *P. setiferus*, se obtuvo que 30% de almidón resultó óptimo (Andrews *et al*). Para *P. indicus* también con almidón se reporta un 28.5% (Colvin, 1976), con un ahorro de proteína de 11%. En *P. japonicus* resultó efectivo un 15% de glucógeno incluido en la dieta (Kanazawa *et al*, 1970). En el caso de *P. merguensis* se reporta un 28.9% de almidón de trigo, con un posible ahorro de 15% de proteína. Abdel Rahman, 1979). En *P. duorarum*, se reportó como óptimo un 30% de almidón de maíz (Sick y Andrews, 1973).

El camarón *P. monodon* ha sido la especie en la que se ha estudiado con profundidad el papel que juegan los carbohidratos en su nutrición. Las postlarvas pueden tener buenos rendimientos con un rango de 10 a 30% de almidón de maíz (Bages y Sloane, 1981). En juveniles se reportó como óptimo un 30% de almidón (Shi-Yen y Chun-Yang, 1992) un 28.3% de dextrina (Alava y Chhorn, 1983) y 20% de disácaridos, como la sucrosa, la maltosa o la trehalosa.

Esta diversidad de requerimientos reportados, sobre todo en los casos en los que se han estudiado para una misma especie y fase del ciclo de vida, pudieran ser el resultado de las diferencias biológicas. Sin embargo la ausencia de estandarización en el diseño experimental, condiciones de cultivo y técnicas de análisis,

limitan el valor de la información y dificultan la comparación de los resultados de investigación (New, 1976 y Castell et al 1989).

Un aspecto que se reconoce como fundamental en la nutrición de los camarones peneidos, es la valoración de los requerimientos de energía de la dieta. El nivel de alimentación más eficiente sólo se logra cuando se dispone del suministro correcto de energía y los nutrientes esenciales en las proporciones requeridas para su mantenimiento y crecimiento (Hepher, 1993). Los camarones, al igual que los peces comen principalmente para satisfacer sus requerimientos de energía, por lo tanto dietas con exceso de energía pueden inhibir la ingestión de alimento y reducir la cantidad de proteína disponible para el crecimiento (Sedgwick, 1979; New, 1987)

De acuerdo a Ruiz-Amil (1987) aunque la energía no es un nutriente, sino más bien el producto terminal del metabolismo de los componentes energógenos (carbohidratos, lípidos y proteínas) absorbidos de la dieta, el suministro de niveles óptimos de energía en el alimento de camarón es importante porque el exceso o la deficiencia de energía puede reducir las tasas de crecimiento de los organismos (Tacon, 1990).

Se considera que los nutrientes energógenos de los cuales los camarones pueden obtener energía, son las proteínas, los lípidos y los carbohidratos (Akiyama y Dominy, 1990).

Debido a esta habilidad, y directamente relacionado con los elevados costos derivados de los altos requerimientos de proteína

que presentan estos crustáceos (Tacon 1990) se ha propuesto como una hipótesis de trabajo analizar las posibilidades de ahorro de proteína, mediante la sustitución ya sea por lípidos o por carbohidratos en las dietas (Sedgwick, 1979).

Algunos autores han analizado las relaciones entre la proteína y la energía dietéticas a través de la razón P/E o de la razón E/P. Se han reportado razones P/E diversas entre las que se encuentran: Astacus astacus (114 a 123 mg/kcal, Akerfors, et al., 1992); Procambarus clarkii 120 mg/kcal, Hubbard et al., 1986); Macrobrachium rosenbergii (64 mg/kcal, Gómez, et al., 1988); Penaeus setiferus (juveniles, 67 a 87 mg/kcal, Andrews et al., 1972); P. monodon (112 mg/kcal, Hajra et al., 1988); P. merguensis (115 mg/kcal, Sedgwick, 1979); P. schmitti (postlarvas, 177.5 mg/kcal, Gaxiola, 1991) y P. schmitti (juveniles, 119 a 147 mg/kcal, Fraga et al., en prensa).

También ha sido considerada la razón Energía/Proteína (E/P), ya que influye en el consumo del alimento, la utilización de proteína y la eficiencia de conversión del alimento (Sedgwick, 1979).

Los reportes generados en este sentido son escasos. AQUACOP (1977) reportó un contenido de energía total de 3.3 kcal/g para un óptimo crecimiento de P. monodon. Para P. indicus se reporta un requerimiento óptimo de 42.8% y 4.72 kcal/g de energía y una razón E/P de 11.02 (Colvin, 1976). Sedgwick (1979) reportó un crecimiento óptimo para juveniles de P. merguensis con un rango de proteína dietética de 34 a 42% y 2.9 a 4.4 kcal/g, siendo la razón E/P óptima de 13.8.

Dentro de los estudios de nutrición de los camarones peneidos ha

sido poco analizado un aspecto que resulta de primordial importancia que es el impacto del alimento sobre la respuesta fisiológica de los organismos acuáticos. Clifford y Brick (1979), señalaron que el objetivo principal de todos los experimentos de crecimiento con las especies cultivables es el aislamiento de los factores ambientales y nutricionales cuya interacción mejora las tasas de crecimiento. Aunque informativos, los estudios nutricionales invariablemente fallan en la descripción adecuada del procesamiento de los nutrientes en el organismo. Ello trae como consecuencia que el valor predictivo de estos experimentos sea limitado.

La cantidad de nutrientes ingeridos que un organismo puede transformar en tejido, ha sido designado como "campo de crecimiento" (Warren y Davis, 1967; Widdows, 1978).

El campo de crecimiento no solamente representa el balance energético del animal bajo condiciones específicas, sino también las proporciones de los nutrientes disponibles para los procesos metabólicos. Así, la cuantificación de los diversos componentes del metabolismo, a través de las mediciones de la actividad fisiológica pueden ayudar a esclarecer el reparto de energía y el uso del nitrógeno, componente principal del músculo de los organismos (Clifford y Brick, 1979).

Por ello el estudio de la actividad fisiológica de los organismos ha generado modelos bioenergéticos de crecimiento que intentan integrar los intercambios asociados con el procesamiento del alimento y los gastos energéticos (Beamish y Trippel, 1990).

Beamish y Trippel (1990) propusieron un modelo de flujo de energía que contempla 9 puntos terminales hacia los cuales la energía puede ser canalizada (Fig 1). Dentro de este modelo se contempla un concepto que integra en gran medida la respuesta fisiológica del organismo ante el alimento, que es el incremento de calor aparente (ICA).

El ICA es conocido también como acción dinámica específica, calor del metabolismo de nutrientes, acción termogénica o efecto calorgénico del alimento (Beamish y Trippel, 1990; Rubner, 1902; Klieber, 1975; NRC, 1981) es principalmente una medida del trabajo metabólico para el proceso postabsortivo que sigue a la ingestión del alimento. La síntesis de proteínas, lípidos y carbohidratos dentro de los tejidos a partir de las sustancias asimiladas tales como los aminoácidos y ácidos grasos así como la formación de productos nitrogenados excretados. Adicionalmente este concepto incluye también los aspectos mecánicos de la alimentación (Beamish y Trippel, 1990).

Este aspecto de la bioenergética ha sido desarrollado más ampliamente en peces, para los cuales ya se plantean conclusiones respecto a los cambios en la dieta y la respuesta fisiológica (Beamish y Trippel, 1990; Hamada e Ida, 1973; Hamada y Maeda, 1993).

Sin embargo en el caso de los crustáceos el avance ha sido menor, aunque en la actualidad se cuenta con reportes sobre el consumo de oxígeno y excreción nitrogenada para varias especies (Dall y Smith,

1986; Aldrich, 1975; Clifford y Brick, 1983; Capuzzo y Lancaster, 1979; Regnault, 1979 y 1986; Rosas, 1989; Rosas et al 1992 y Wallace, 1973). Cabe señalar que la mayor parte de los estudios realizados están dirigidos a analizar la influencia del ayuno sobre las tasas de consumo de oxígeno (Carefoot, 1987). Aunque estudios recientes han demostrado una buena relación entre el consumo de oxígeno y la actividad asociada con la alimentación en diferentes grupos de crustáceos (Rosas et al, 1992).

En contraste son pocos los reportes sobre los efectos de las dietas sobre el metabolismo de los crustáceos, a pesar de que el impacto del efecto del alimento en el consumo de oxígeno es bien conocido y resulta de la elevación de la tasa metabólica (ICA) (Beamish y Trippel, 1990). Nelson et al (1977) mostraron los efectos de la dieta sobre la acción dinámica específica o incremento de calor aparente, en el langostino Macrobrachium rosenbergii, cuando se variaron los tipos de alimento natural.

Para el camarón P. esculentus se reportó la existencia de diferencias significativas en la acción dinámica específica o ICA, debidas a las variaciones en el contenido proteico de las dietas, presentándose el valor más bajo con 40% de proteínas (Hewitt e Irving, 1990). Este valor del ICA tuvo su origen en la baja tasa de recambio de la proteína corporal (Hewitt, 1992). Así mismo en el caso de Homarus americanus, se reportó que las dietas con baja energía, produjeron altas tasas de consumo oxígeno, tanto en animales ablacionados bilateralmente, como intactos, lo cual sugirió que con esas dietas no se alcanzaron los requerimientos de energía de los organismos. Esto produjo un estres que se expresó a

través de la elevación del consumo de oxígeno (Koshio et al, 1992).

En relación con los efectos de los diferentes sustratos sobre la tasa metabólica se ha señalado que las proteínas dietéticas ejercen una gran influencia en el ICA, mientras que los lípidos y carbohidratos tienen una contribución pequeña o insignificante (Tandler y Beamish, 1981, Nedlan y Beamish, 1985).

Por la importancia que representa para el ICA en los invertebrados, la tasa de excreción de los productos nitrogenados ha sido considerada como un componente indispensable de los modelos de balance energético (Nelson et al, 1977).

El incremento de la tasa metabólica posterior a la ingestión está correlacionada con la excreción de los productos nitrogenados (Borsook y Winegarden, 1931). Se ha atribuido este efecto en buena medida a la desaminación de los aminoácidos. Krebs (1964) demostró que por medio del cálculo de la energía requerida para la formación del ATP en los procesos bioquímicos del metabolismo, se puede apoyar la teoría de que el ICA es principalmente debido al metabolismo de proteínas (Hochachaka, 1991).

Los crustáceos son considerados amonotéticos debido a que el amonio comprende entre el 40 y 90% de la excreción nitrogenada (Parry, 1960; Harstein, 1970 y Kinne, 1976) y es continuamente liberado (Regnault, 1987). La mayor parte del amonio es excretado a través del epitelio branquial (Kinne, 1976). La difusión pasiva del amonio como NH_3 y/o NH_4^+ , el intercambio de NH_3 por Na^+ del ambiente y la conversión a compuestos no tóxicos, son las tres rutas por las

cuales los crustáceos pierden el amonio de origen metabólico (Campbell, 1991).

Los factores internos y externos que pueden incidir en la tasa de excreción de amonio en crustáceos son numerosos destacando la naturaleza de la dieta, la época de muda, la temperatura, la edad (Parry, 1960).

Los efectos del alimento sobre la excreción nitrogenada en los crustáceos plantean una controversia. Algunos autores señalan que no obtuvieron diferencias significativas entre las dietas. Tal es el caso de Macrobrachium rosebergii (Nelson, 1977) y Rinchoinetes typus (Zuñiga et al, 1984). Sin embargo, Kristiansen y Hessen (1992), repotaron para Astacus astacus, que dietas peletizadas ricas en grasas y proteínas produjeron mayores tasas de excreción comparados con una dieta basada en papa.

La creciente atención sobre la excreción nitrogenada en los crustáceos es debida a la hipótesis de Harris (1959), posteriormente desarrollada por Conover y Corner (1968) de que la razón atómica O:N (oxígeno consumido:nitrógeno excretado) es un indicador útil del sustrato oxidado dentro del metabolismo energético (Snow et al, 1971; Wieser, 1972; Mayzaud y Daltot, 1973; Mayzaud 1976).

La estimación de las razones metabólicas pueden dar buenos indicadores de la estrategia nutricional a largo plazo de los camarones peneidos, debido su limitada capacidad de almacenamiento de nutrientes energógenos (Hatcher, 1991).

Existen varias razones metabólicas (O:N, O:P y P:N), las cuales se basan en la cantidad de oxígeno requerida para oxidar las tres clases de moléculas orgánicas y la cantidad esperada de nitrógeno y fósforo liberados en la oxidación, siendo la razón O:N la expresión del catabolismo de las proteínas dietéticas (Hatcher, 1991).

De acuerdo con Mayzaud y Conover (1988), los límites teóricos en los que se mueve la razón O:N pueden ser usados como indicadores de la naturaleza del sustrato metabólico utilizado. Así un rango entre 3 y 16 ha sido interpretado como el catabolismo de proteínas, mientras que el catabolismo de cantidades iguales de proteínas y lípidos implicó valores entre 50 y 60.

En este sentido se han reportado valores de O:N que indicaron el empleo de las proteínas como sustrato metabólico en especies como P. esculentus (Dall y Smith, 1986), Homarus americanus (Capuzzo y Lancaster, 1979) y Crangon crangon (Regnault, 1981), mientras que el uso de sustratos mezclados fue reportado para Macrobrachium rosebergii (Clifford y Brick, 1983).

Todos los aspectos antes señalados no se han estudiado para las postlarvas nativas del Golfo de México, especialmente P. setiferus y P. duorarum. Los juveniles mejor estudiados por su participación en el cultivo han sido analizados en función solamente de la respuesta nutricional (crecimiento y sobrevivencia) (Sick y Andrews, 1972; Andrews *et al*, 1973; Condrey *et al*, 1972; Fenucci *et al*, 1980; Lee y Lawrence, 1985; Chen *et al*, 1985; Lawrence *et al*, 1986).

Las razones por las cuales se abandonó el estudio de los requerimientos nutricionales de estos crustáceos, partieron de los estudios comparativos que se realizaron en Carolina del Sur, por Parker et al (1974), en los cuales se demostró que P. vannamei presentó tallas mayores. Ello condujo a abandonar las posibilidades de la investigación de los camarones nativos del Golfo de México, con vistas a la generación de las tecnologías de cultivo adecuadas a cada especie, y a las condiciones locales. (Sandifer, 1993).

Sin embargo, en la actualidad, y derivado de las diversas dificultades, tanto ecológicas como económicas que ha generado el cultivo comercial del camarón blanco del Pacífico occidental, se realizaron una serie de investigaciones en estanques para probar las posibilidades reales del cultivo del camarón blanco del Golfo de México. A manera de conclusión ha sido señalado que P. setiferus es una especie idónea para ser cultivada a nivel comercial, mientras que P. duorarum no alcanza tallas comerciales, aunque pudiera ser manejado como carnada (Sandifer et al, 1993). También podría cultivarse esta última especie hasta tallas que interesan en el mercado interno de nuestro País.

Este nuevo enfoque sobre las posibilidades del cultivo de las camarones peneidos nativos del Golfo de México abre un espectro grande de aspectos a investigar, entre los que se encuentra el estudio integral y comparativo de los requerimientos nutricionales de estos organismos, especialmente de la proteína que es uno de los insumos más costosos en la producción de alimentos artificiales (Tacon , 1990).

Especialmente interesante resulta el análisis de la nutrición de la fase postlarval ya que como señalaron Lovett y Felder (1989), representa una de las etapas de mayores cambios a nivel digestivo de los camarones peneidos. La elaboración de alimentos artificiales que puedan mejorar las condiciones de la precría de estos organismos, daría un nuevo impulso al cultivo de estos crustáceos. Por todo lo anteriormente expuesto se ha considerado de fundamental importancia la caracterización de las necesidades nutricionales de las postlarvas, tanto desde el punto de vista del crecimiento y la sobrevivencia, así como las manifestaciones del efecto de los alimentos sobre el estado fisiológico de las postlarvas, así como los cambios que se operan hacia la fase juvenil. Para esto se diseñó la presente investigación cuyo objetivo central fue estudiar y comparar los requerimientos nutricionales de las postlarvas del camarón blanco (Penaeus setiferus) y del camarón rosado (P. duorarum) del Golfo de México en condiciones de cautiverio. Adicionalmente se evaluaron los cambios que se operan en la transición de la fase postlarval a los juveniles de P. setiferus, en cuanto a las necesidades nutricionales de la proteína dietética.

Esta evaluación se realizó a través de el crecimiento y el sustrato metabólico, como respuestas nutricionales a largo plazo, pero también se incluyeron los aspectos referentes al estado fisiológico de los organismos, particularmente los relacionados con el efecto calorgénico de alimento (ICA y ENPA) con la finalidad de estimar los gastos asociados con el uso de los nutrientes contenidos en el alimento.

Los objetivos particulares fueron:

Penaeus setiferus

- 1.- Determinar el requerimiento de proteína de las postlarvas.
- 2.- Determinar el efecto en las postlarvas de la relación entre las proteínas y la energía dietéticas, variando los niveles de inclusión de los carbohidratos de las dietas isolipídicas.
- 3.- Determinar el efecto en las postlarvas de la relación entre la proteína y la energía dietéticas en dietas en las que se variaron los niveles de lípidos, manteniendo fijos los niveles de inclusión de los Carbohidratos.
- 4.- Determinar el requerimiento de proteína dietética de los juveniles de P. setiferus.

Penaeus duorarum

- 5.- Determinar el requerimiento de proteína de las postlarvas
- 6.- Determinar el efecto en las postlarvas de la relación entre la proteína y la energía dietéticas, variando los niveles de inclusión de los carbohidratos de las dietas isolipídicas.
- 7.- Determinar el efecto en las postlarvas de la relación entre la proteína y la energía dietéticas en dietas en las que se variaron los niveles de lípidos, manteniendo fijos los niveles de inclusión de los carbohidratos.

II MATERIALES Y METODOS

1. REQUERIMIENTOS NUTRICIONALES

Para obtener los resultados correspondientes a los requerimientos nutricionales de los organismos se efectuaron seis experimentos para las postlarvas de P. setiferus y P. duorarum y un experimento para los juveniles de P. setiferus. Debido a que la metodología de manejo y obtencion de los organismos fue exactamente igual en todos los casos referentes a la fase postlarval se planteará de manera general, y las particularidades se referirán en tablas elaboradas para este fin. El experimento correspondiente a los juveniles se detallará por separado ya que se presentaron distintas condiciones de manejo.

a) Diseños experimentales

i) Fase postlarval

Para evaluar el requerimiento de proteína de las postlarvas de P. setiferus y P. duorarum se empleó un diseño completamente aleatorizado (Zar, 1984), en el que se evaluaron 4 niveles de inclusión de proteína con tres réplicas por tratamiento, con una duración de 20 días para P. setiferus (Exp 1), y 22 días en el caso de P. duorarum (Exp. 4).

Para evaluar la relación entre la proteína y la energía total de las dietas con las postlarvas de P. setiferus se realizaron dos experimentos en los que se empleó un diseño factorial de 5 x 2 (5 para el factor proteína y 2 para el factor energía) (Sokal y Rohlf, 1980) con una duración de 30 días para cada uno (Exp 2 y Exp 3).

En el experimento 2 se variaron los niveles de inclusión de los

carbohidratos y las proteínas dietéticas, mientras que en el experimento 6 las variaciones se hicieron con los lípidos y las proteínas, fijándose el nivel de inclusión de los carbohidratos. En ambos experimentos se mantuvieron constantes las relaciones Proteína/Energía (P/E).

Con las postlarvas de *P. duorarum* se realizaron dos bioensayos en los que se empleó un diseño factorial de 4 x 2 (4 para el factor proteína y 2 para el factor energía), con una duración de 30 días para cada uno. Los niveles de inclusión de los carbohidratos, los lípidos y las proteínas y las relaciones P/E fueron manejados de igual manera que en los experimentos de *P. setiferus*.

ii) Fase juvenil

Para evaluar el requerimiento de proteína de los juveniles de *P. setiferus* se empleó un diseño completamente aleatorizado con 5 niveles de inclusión de proteína y 5 réplicas por tratamiento con una duración de 45 días.

b) Obtención de los ejemplares

i) Fase postlarval

En los 6 experimentos correspondientes a la fase postlarval se emplearon ejemplares de diez días (P₁₀) obtenidos a partir de desoves logrados en el laboratorio. En cada experimento se utilizaron organismos provenientes de un sólo desove. Las condiciones de manejo y alimentación de la fase larval se efectuaron de acuerdo con Alfonso et al (1993).

Para asegurar que el alimento fuera aceptado por las postlarvas, en la fase larval se les suministró además del alimento natural

(Chatoceros ceratosporum y Tetraselmis tetraathele y nauplios de Artemia salina un alimento microencapsulado con 50% de proteínas (Argent) ..

Las postlarvas de P. setiferus provinieron de hembras maduras del medio natural capturadas en la Zonda de Campeche frente a la Isla del Carmen a una profundidad de cuatro brasas y fueron inseminadas y desovadas en el laboratorio.

Las postlarvas de P. duorarum fueron obtenidas a partir de hembras copuladas del medio natural, capturadas en el área de Callo Arcas en la Zonda de Campeche y también fueron desovadas en el laboratorio.

ii) Fase juvenil

Se utilizó un total de 225 organismos juveniles obtenidos a partir de tres desoves provenientes de hembras maduras del medio natural capturadas en la Zonda de Campeche frente a la Isla del Carmen, a una profundidad de 4 brasas. Posteriormente las hembras fueron inseminadas y desovadas en el laboratorio. Las condiciones de manejo y alimentación de la fase larval se efectuaron de acuerdo con Alfonso et al (1993).

A partir de las postlarvas de 10 días, se disminuyó la densidad y se alimentaron con nauplios de Artemia salina y un alimento pelletizado elaborado con harina de pescado y soya, como fuentes de proteína y con un contenido proteico de 35% :

c) Condiciones experimentales

i) Fase postlarval

Las postlarvas se colocaron en recipientes de plástico blancos y de forma rectangular con una capacidad de 30 L con aereación constante a una densidad de 1.6 postlarvas/L (50 organismos/ recipiente).

Diariamente antes de proceder a alimentar, se sifoneó el fondo de los tanques con la finalidad de recoger los desechos, las heces, las mudas y los organismos muertos y se realizó un recambio diario del agua de mar del 50%. El agua de mar empleada fue pasada previamente por un filtro de arena de alta velocidad (con capacidad de filtrado de 815 pm/m²), filtros de cartucho (20 y 5 micrometros de diámetro) y luz ultravioleta (lámpara Rena Mod. RUV 300).

Diariamente por la mañana (8-9 hrs) y por la tarde (16-17 hrs) se registraron la temperatura con un termómetro de mercurio (-10 a 120°C) y la salinidad con un refractómetro (American Optical Corp). El oxígeno disuelto en el agua se midió dos veces al día y para ello se utilizó un oxímetro (YSI Mod 50B Yellow Springs, Instrument Co. Inc) antes de realizar el recambio y por la tarde. (Tabla 1).

En cada uno de los experimentos se registró el peso húmedo inicial promedio de las postlarvas el cual fue determinado con una balanza analítica (Mettler H80 con una precisión de 0.0001 g). Se tomó una muestra de 50 individuos tomados al azar, los cuales fueron secados previamente con un papel filtro (Tabla 2).

Una vez obtenido el peso inicial promedio se calculó la ración inicial de alimento, la cual fue del 120% de la biomasa de cada tanque. Cada 10 días se recalculó la ración alimenticia que fue variable según los resultados del muestreo (Tabla 3).

En todos los experimentos el tamaño de partícula del alimento suministrado osciló de 250-350 micrómetros, al inicio para

incrementarse hasta 350-870 micrómetros al final de cada bioensayo. Al finalizar cada uno de los experimentos se contaron todos los organismos y se calculó la sobrevivencia. Para obtener el peso promedio húmedo final se pesaron 25 individuos de cada recipiente, excepto en los que la sobrevivencia fue menor.

ii) Fase juvenil

El experimento se inició con postlarvas de 45 días (Pl45). De acuerdo con Lovett y Felder (1989 y 1990a y b) es en ese tiempo cuando termina la fase postlarval, tomando como base el criterio que el aparato digestivo se encuentra morfológicamente en su forma adulta. Los juveniles se colocaron a una densidad de 9 organismos/recipiente (45 camarones/m²). Los recipientes utilizados fueron similares a los empleados en los experimentos con las postlarvas. Se cubrieron con una malla de color blanco, para evitar la pérdida del organismo por salto. Se mantuvieron con aereación constante y sujetos a un fotoperiodo de 12 horas de luz y 12 de oscuridad.

Diariamente las heces y los desechos del alimento fueron retirados dos veces (8-9 hrs y 16-17 hrs) por medio de sifoneo. Los tanques fueron revisados frecuentemente durante el día y se retiraron y cuantificaron los camarones muertos y las exuvias.

Diariamente se realizó un recambio de agua de mar que en un inicio fue del 100% y en el transcurso del bioensayo se amplió hasta un 200%. El agua de mar fue previamente filtrada por un filtro de arena (85 L/min/m²), posteriormente por filtros de cartucho (20 y 5 micrometros) y finalmente esterilizada con luz ultravioleta

(lámpara Rena Mod. RUV 30).

Todos los días antes de proceder al recambio de agua se registraron los siguientes parámetros fisicoquímicos: salinidad, temperatura del agua, oxígeno disuelto y pH. Los cuales fueron monitoreados dos veces al día (8 hrs y 17 hrs) (Tabla 1).

Para calcular el peso húmedo inicial promedio, se pesaron todos los organismos empleados en el bioensayo, con una balanza digital (Ohaus Mod. con una precisión de 0.01 g). El peso inicial promedio fue tomado como base para calcular la ración inicial de alimento que fue del 15 % de la biomasa. Dicha ración se dividió en dos tomas que fueron suministradas a los tanques dos veces al día (9 hrs y 18 hrs) (Tabla 2).

El crecimiento y el recálculo de la ración fueron evaluados con base en muestreos periódicos, los cuales fueron realizados al inicio y en los días 15, 25, 35 y 45 del periodo experimental, pesando la totalidad de los camarones vivos. Al finalizar el experimento que tuvo una duración de 45 días, se pesaron y contaron todos los organismos, para obtener los resultados finales en cuanto al crecimiento y la sobrevivencia.

d) Elaboración de las dietas

La composición de las dietas experimentales empleadas en los 7 bioensayos se presentan en las Tablas 4, 5, 6, 7, 8 y 9.

El método por el cual fueron elaboradas está basado en las técnicas empleadas por Gaxiola (1991) y García (en Alfonso et al, 1993).

Para hacer esto se siguió el siguiente procedimiento :

- a) Se tamizaron los ingredientes secos, llevándolos a tamaños de partícula menores a 250 micrómetros.
- b) Se pesaron los componentes de la formulación, en una balanza digital (Ohaus Mod. con una precisión de 0. 01 g).
- c) Los ingredientes secos fueron mezclados por espacio de 15 minutos hasta completar su homogeneización.
- d) Se añadieron los aceites y se continuó el mezclado por 10 minutos más.
- e) Se pregelatinizó el aglutinante añadiendo agua caliente.
- f) Se añadió el aglutinante y se continuó con el mezclado hasta conformar una pasta homogénea.
- g) La masa así obtenida en el proceso anterior se extruyó con un molino de carne de 3mm de abertura de matriz.
- h) Los pellets obtenidos fueron secados durante 8 hrs. a 60 °C.
- i) El alimento empleado en las postlarvas se molió y tamizó de acuerdo a los tamaños de partícula requeridos en cada uno de los experimentos.
- j) Los pellets fueron almacenados en refrigeración a 10 °C, por el tiempo de duración de los bioensayos.

2.- EVALUACION DE LA RESPUESTA FISIOLÓGICA

Una vez concluidos los experimentos referentes a los requerimientos nutricionales se tomaron muestras al azar de los organismos sobrevivientes de cada bioensayo y fueron separados para la medición del consumo de oxígeno y la excreción nitrogenada.

2) Consumo de Oxígeno

i) Fase postlarval

El consumo de oxígeno de los distintos grupos se utilizó para evaluar el incremento de calor aparente (ICA), asociado a cada tipo de dieta.

Para llevar a cabo estas mediciones se emplearon frascos de plástico de 50 ml como cámaras respirométricas cerradas. En estos recipientes se determinó el consumo de oxígeno individualmente. Estas cámaras fueron colocadas en un baño termoregulador y mantenidas a $28 \pm 2^\circ\text{C}$ y 36 ppm.

Antes de comenzar los experimentos, postlarvas con 24 horas de ayuno fueron aclimatadas a las cámaras por un lapso de 60 min. para reducir los efectos de la manipulación. Resultados preliminares demostraron que con ese tiempo de ayuno y periodo de aclimatación se obtiene un metabolismo bajo y uniforme, reflejo del metabolismo de ayuno (Rosas, *et al.*, 1992).

Una vez hecho esto, se cambió de agua cuidadosamente, y se tomó una muestra inicial y se cerraron las cámaras. Por un espacio de 2.5 hrs, los respirómetros permanecieron sin aereación.

El consumo de oxígeno de los animales en ayuno fue obtenido a partir de la diferencia en la concentración de oxígeno antes y después del cerrado de las cámaras. La concentración de oxígeno antes se midió con un oxímetro digital (YSI 50B ARC) con sensor polarográfico (± 0.01 mg/L) previamente calibrado con agua de mar saturada de aire. Estos resultados fueron corregidos con los datos

obtenidos de las cámaras control sin postlarva.

Obtenido el metabolismo de ayuno, las postlarvas de las cámaras fueron alimentadas con la dieta de prueba a razón de 3 mg/animal. Los experimentos en los que se estudió la relación de la proteína con la energía total de la dieta, se administraron 2 mg/animal. La misma cantidad de alimento fue suministrada a las cámaras control. Para la medición del consumo de oxígeno en animales alimentados se siguió el mismo procedimiento descrito anteriormente. Experimentos preliminares llevados a cabo en el laboratorio demostraron que durante las tres primeras horas después de alimentar a los camarones, éstos alcanzan la tasa máxima de consumo de oxígeno asociada con el procesamiento del alimento ingerido.

Una vez terminados los experimentos los camarones fueron sacrificados, secados y pesados a 60°C hasta peso constante.

ii) Fase juvenil

Animales con 24 horas de ayuno fueron colocados individualmente en cámaras respirométricas de 250 ml conectadas a un sistema de circulación de agua de mar (Martínez-Otero y Díaz-Iglesia, 1975). Para evitar los efectos de la manipulación, los camarones fueron aclimatados al respirómetro por 4 horas antes de cualquier medición. El consumo de oxígeno se determinó por la diferencia entre la concentración de oxígeno a la entrada y salida de cada cámara, multiplicada por el flujo de agua de mar (0.1 L/min). La concentración de oxígeno disuelto se determinó con electrodo polarográfico de un Oxímetro digital (YSI 50B ARC). Los resultados así obtenidos fueron corregidos por el consumo de oxígeno en una

cámara control sin animal. Esta medición se consideró como el consumo de oxígeno de ayuno.

Una vez hecho esto, cuidadosamente se agregó a cada cámara 50 mg de alimento (el alimento suministrado fue en todos los casos el mismo empleado en los experimentos de nutrición), incluyendo la cámara control. El alimento de la cámara control fue usado para eliminar una fuente de error debido a la descomposición o la acción bacteriana sobre el alimento no ingerido. Posteriormente se hicieron mediciones de consumo de oxígeno a 1, 2, 3 y 6 hrs de haber alimentado. En casi todos los casos el consumo de oxígeno de las cámaras control fue menor al registrado por el oxímetro.

Una vez concluidas las mediciones, los camarones fueron sacrificados, pesados inmediatamente y posteriormente secados a 60°C hasta peso constante para obtener el peso seco.

b) - Excreción nitrogenada

i) Fase postlarval

Para la evaluación de la excreción nitrogenada post-alimentaria (ENPA) se realizaron mediciones de la excreción nitrogenada de animales en ayuno y alimentados. Para esto se tomaron muestras de agua de mar simultáneamente a las mediciones de oxígeno. Igual que en el consumo de oxígeno, la concentración de amonio se determinó antes y después del cerrado de las cámaras. La concentración de amonio se midió con un electrodo de amonio conectado a un multianalizador de iones (ORION 720 A) y calibrado de acuerdo a las recomendaciones de Dall y Smith (1986).

ii) Fase juvenil

Simultáneamente a las mediciones del consumo de oxígeno se realizaron las mediciones de la excreción nitrogenada, tanto antes como después de alimentar a los camarones. Para esto se utilizó un procedimiento similar al descrito por Dall y Smith (1986) en el que el respirómetro funciona como un sistema semicerrado. Una vez hechas las mediciones de consumo de oxígeno, se tomó una muestra de las cámaras y se cerró el flujo. Una segunda muestra fue obtenida 30 min después. Resultados preliminares obtenidos por Rosas *et al* (1993) indicaron que este tiempo es el adecuado para la obtención de la excreción nitrogenada sin alterar la calidad del agua en las cámaras respirométricas. Una vez tomada la segunda muestra se restituyó el flujo. Para la determinación de la concentración de amonio se utilizó un electrodo específico de iones ORION (720 A). Una curva de calibración para cada tratamiento fue preparada para obtener las concentraciones de amonio de las muestras. La excreción nitrogenada fue obtenida de la diferencia entre la concentración de amonio antes y después del cerrado de las cámaras.

Los resultados así obtenidos fueron corregidos por la cantidad de amonio producido por una cámara control sin organismo. Estas mediciones se realizaron en animales con 24 horas de ayuno y a la 1, 2, 3 y 6 hora de alimentación. Para evitar la posible interferencia de la actividad bacteriana sobre el alimento agregado a cada cámara se utilizó agua de mar esterilizada con luz ultravioleta.

3.- ANALISIS DE LOS RESULTADOS

a) Requerimientos nutricionales

1) Fase postlarval

En los experimentos en los que se empleó el diseño completamente aleatorizado, se aplicó al ANDEVA de una sola vía y la prueba de rangos múltiples LSD (Least Significant Difference, Sokal y Rohlf, 1980), para detectar las diferencias entre los tratamientos.

En los experimentos en los que se empleó el diseño bifactorial de 2 x 4 se aplicó el ANDEVA multifactorial (Sokal y Rohlf, 1980) para valorar la interacción entre el factor energía y el factor proteínas. Para detectar las diferencias entre los tratamiento se realizó un ANDEVA de una vía y la prueba de rangos de múltiples LSD.

En todos los experimentos los porcentajes de sobrevivencia fueron transformados a arcsen y se les aplicó el ANDEVA de una sola vía y la prueba de rangos múltiples de LSD (Zar, 1980)

Para estimar el rendimiento de todos los experimentos se aplicó la siguiente ecuación (Díaz-Iglesia et al, 1991):

$$IRB = \frac{(P_{fin} \times n) - (P_{ini} \times n)}{(P_{ini} \times n)} \times 100 \times 1/T$$

donde IRB = Incremento Relativo de la Biomasa

P_{in} = peso promedio inicial

P_{fn} = peso final promedio

n = número de organismos

T = tiempo transcurrido en días.

ii) Fase juvenil

En este experimento el crecimiento fue evaluado con base en muestreos periódicos del peso en cada tratamiento. Estos muestreos fueron realizados al inicio, a los 15, 25, 35 y 45 días. La tasa de crecimiento fue usada para comparar al crecimiento entre los distintos tratamientos y en los diferentes muestreos (Chen et al, 1985) y fue definida como :

$$G = \ln (W_1/W_0)$$

donde W_1 = peso final al tiempo T_1

W_0 = peso inicial a un tiempo T_0 .

Los porcentajes de sobrevivencia fueron transformados a arcsen y se les aplicó el ANDEVA de una sola vía y la prueba de rangos múltiples LSD.

En todas las pruebas estadísticas se trabajó con una probabilidad de 0.05.

Para evaluar el rendimiento en cada condición experimental se empleó un índice de rendimiento (IR) el cual fue estimado como el producto de la sobrevivencia por la tasa de crecimiento (G). Este índice es una modificación al empleado por Díaz-Iglesia et al (1991).

b) Estado fisiológico

i) Incremento de calor aparente (ICA) y excreción nitrogenada post-alimentaria (ENPA).

El ICA y el ENPA fueron calculados a partir de la diferencia entre

el consumo de oxígeno y la excreción nitrogenada antes y después de la alimentación. En el experimento de los juveniles de P. setiferus estas diferencias se tomaron considerando las máximas tasas obtenidas durante el periodo de 6 hrs de medición. Los resultados fueron expresados como cal/g/h de peso seco, usando el coeficiente calórico de Brody (1945) de 3.53 cal/mg de oxígeno consumido y el coeficiente calórico para el amonio de Elliot y Davison (1975) cuyo valor es de 5.94 cal/mg N-NH₄.

El ICA y el ENPA fueron transformados en sus respectivos coeficientes calóricos (ICA/E Y ENPA/E), con la finalidad de estimar los requerimientos adicionales de oxígeno, subsecuentes a la alimentación y las pérdidas de energía debidas a la ingestión, procesamiento y utilización del alimento (Ross et al, 1992).

Para determinar el papel del metabolismo nitrogenado en el ICA, se calculó la razón ENPA/ICA que fue expresada en porcentaje.

(i) Razón O:N

La razón atómica fue calculada tanto de los animales con 24 hrs de ayuno como alimentados. Para el caso de los animales alimentados se consideraron los máximos de consumo de oxígeno y excreción nitrogenada obtenidos durante el periodo de experimental.

IV RESULTADOS

1.- REQUERIMIENTOS NUTRICIONALES

a) Crecimiento

i) Fase postlarval

Experimento 1 P. setiferus : Efecto de la variación de los niveles proteicos empleando dietas isocalóricas.

Los cambios en el nivel proteico de las dietas afectaron significativamente a los pesos finales promedio de las postlarvas de P. setiferus. Los mejores pesos se obtuvieron con 50% de proteínas (25.56 ± 1.3 mg). Los pesos obtenidos en 60 y 65% de proteínas no mostraron diferencias significativas, siendo 2 veces menores que en 50 % de proteínas (Tabla 10).

Experimento 2: Efecto de la relación entre las proteínas y la energía, empleando dietas isolípidicas en P. setiferus.

La variación de las proteínas y la energía total dietéticas produjeron un efecto significativo y una fuerte interacción en los pesos finales de las postlarvas de P. setiferus. ($p < 0.05$).

Los pesos finales promedio se incrementaron conforme aumentó el contenido proteico de las dietas, tanto en las dietas con alta energía, como en las de baja energía, hasta el tratamiento con 40% de proteínas. Por encima de este nivel proteico, los pesos finales disminuyeron en los tratamientos con 50 y 60% de proteínas. Sin embargo en las dietas con baja energía no se apreciaron diferencias significativas en los valores de los tratamientos con 40 y 50% de proteínas ($p > 0.05$), mientras que en las dietas con alta energía,

una caída significativa de los pesos finales entre 40 y 50% de proteínas fue observada ($p < 0.05$) (Fig 2).

Cabe aclarar que en este bioensayo las diferencias en la energía total de las dietas están dadas por los niveles de inclusión de los carbohidratos, ya que los lípidos se mantuvieron fijos (Tabla 5).

El peso promedio final más elevado se obtuvo con 40% de proteína, 37% de carbohidratos y 3 kcal/g (63.3 mg). El peso final promedio más bajo se obtuvo en la dieta con 20% de proteínas 34% carbohidratos y 4 kcal/g (20.2 ± 2.2 mg). Si se toma en cuenta que los lípidos dietéticos se mantuvieron constantes (8.5 %), y los carbohidratos variaron muy poco (37 y 34 %), las diferencias en el peso entre los dos tratamientos está dada fundamentalmente por la proteínas (40 y 20%).

Cabe señalar que la energía mantuvo una influencia que denota que entre 20% y 40% de proteínas, los crecimientos fueron mayores en las dietas con baja energía (3 kcal/g), mientras que en los niveles proteicos de 50 y 60% de proteínas, los pesos finales más elevados se obtuvieron con dietas con alta energía (4 kcal/g).

Experimento 3. Efecto de la relación entre las proteínas y la energía en dietas en las que se mantuvieron fijos los carbohidratos en P. setiferus.

Los pesos finales de las postlarvas de P. setiferus se vieron influenciadas por las proteínas dietéticas. Se obtuvo también una interacción de este factor y la energía total de la dieta sobre los pesos finales ($p < 0.05$).

El peso final más elevado se obtuvo con 40 % de proteínas, 8.3%

lípidos y 3 kcal/g de dieta (28.2 ± 2.2 mg), mientras que el menor se presentó en el tratamiento con 60% de proteínas, 9.5% lípidos y 4 kcal/g (15.2 ± 0.5 mg) (Fig 4).

Aunque se observa un buen crecimiento de los camarones con la dieta con 60% de proteínas en la que se suministró un bajo nivel lipídico (1.5 %) (23.5 ± 1.4 mg), éste pudiera ser resultado de un alto consumo de proteínas (60 %). Como se observará más adelante, las proteínas pudo suplir energéticamente a los lípidos.

Experimento 4 : Efecto de la variación de los niveles proteicos utilizando dietas isocalóricas *P. duorarum*.

Los cambios en el nivel proteico de las dietas influyeron de manera significativa en el crecimiento de las postlarvas de *P. duorarum* ($p < 0.05$). El mejor tratamiento fue 50% de proteínas (15.75 ± 0.89 mg), mientras que las otras 3 dietas no mostraron diferencias significativas ($p > 0.05$) (Tabla 11).

Experimento 5 : Efecto de la relación entre las proteínas y la energía con dietas isolípidicas en *P. duorarum*.

Los pesos finales promedio fueron influenciados tanto por las proteínas como por los cambios en la energía total de la dieta. En este experimento se presentó una interacción y por lo tanto una fuerte interdependencia entre los niveles proteicos y la energía dietética sobre el crecimiento de los camarones ($p < 0.05$).

En las dietas con baja energía, el aumento del contenido proteico de la dieta afectó negativamente a los pesos finales (Fig 4). Pero

en el caso de las dietas con alta energía, aunque el valor más elevado se obtuvo con 40% de proteínas (45.6 mg), disminuyendo en 45% de proteínas (29.2 ± 0.2 mg). Se produjo un ligero aumento de los pesos finales en 50 y 55% de proteínas. Este mejoramiento pudo deberse a la presencia de una mayor concentración de carbohidratos en la dieta en esos niveles proteicos, lo cual parece confirmarse al observar los crecimientos con esos mismos aportes proteicos, pero en dietas en donde están ausentes los carbohidratos (Tabla 7).

El peso promedio final más elevado se obtuvo con 40% de proteínas y 4 kcal/g (45.6 ± 1.6 mg), mientras que el más bajo se presentó en 55% de proteínas y 3 kcal/g.

Experimento 6 : Variación de las proteínas y los lípidos dietéticos en las postlarvas de *P. duorarum*.

Los cambios en el nivel proteico de las dietas fueron significativos sobre los pesos finales promedio de las postlarvas de *P. duorarum* ($p < 0.05$). Además se presentó una interacción con la energía dietética, a pesar de que esta última no mostró un efecto significativo ($p > 0.05$).

En las dietas con baja energía (3 kcal/g) se aprecia una disminución de los pesos finales, conforme se incrementó el contenido de proteínas dietéticas. Es interesante destacar como al incrementarse la proteína dietética de 50 a 55 %, manteniéndose constantes los lípidos y la energía, los pesos disminuyen (Fig 5)

En las dietas con alta energía (4 kcal/g) el peso final promedio

más elevado se obtuvo con 45 % de proteínas (48.08 ± 2.3 mg) y no mostró diferencias significativas con 50% de proteínas (46.3 ± 2.1 mg).

El peso promedio mayor se obtuvo con 40 % de proteínas y 3 kcal/g (49.6 ± 1.9 mg) que fue el valor más alto obtenido en todos los tratamientos incluyendo los correspondientes a baja como alta energía. Los valores más bajos se obtuvieron en 55 % de proteínas, siendo 24.1 ± 2.0 mg para las dietas con alta energía, y 23.5 ± 1.8 mg para baja energía.

ii) Fase juvenil

Como se mencionó en la metodología, en este experimento se realizaron muestreos que permitieron hacer un seguimiento detallado del crecimiento de los camarones (Tabla 12). Para el día 15 de experimentación se presentaron diferencias significativas en los diferentes pesos de los juveniles de *P. setiferus* debidas a los cambios en el contenido proteico de las dietas. Los pesos promedio obtenidos con 40 y 50% de proteínas fueron 20% mayores que los obtenidos con 10, 20 y 30% de proteínas (Tabla 12). Para el día 25 los pesos promedio alcanzados con los tratamientos con 30, 40 y 50% de proteínas fueron mayores en un 18% respecto a los tratamientos con 10 y 20% de proteínas. Después del día 35 y hasta el final del periodo experimental, los camarones que alcanzaron el mejor peso promedio fueron los alimentados con 30% de proteínas (Tabla 12).

La tasa instantánea de crecimiento (G) estimada para los camarones alimentados con las diferentes dietas se muestra en la Figura 6. En ella que se puede apreciar una reducción de la G con respecto al

tiempo en todos los tratamientos, siendo más evidente en las dietas con 10, 20, 40 y 50% que en 30% de proteínas (Fig 6).

La G total significativamente más elevada (1.15 g/45 días) se obtuvo en la dieta con 30% de proteínas, mientras que la tasa menor se obtuvo con 10% de proteínas (Tabla 12 y Fig 7).

b) Supervivencia

ii) Fase postlarval

Experimento 1. P. setiferus

La supervivencia fue influenciada por los cambios en el nivel proteico de las dietas. El porcentaje más elevado se presentó en el tratamiento con 50% de proteínas (97%), y no presentó diferencias significativas con 40% de proteínas (82.2%) ($p < 0.05$). Los porcentajes menores se obtuvieron en 60% (36%) y 65% (43.6%) de proteínas (Fig 8).

Experimento 2. P. setiferus

La variación de los carbohidratos y las proteínas dietéticas afectaron la supervivencia de las postlarvas de P. setiferus. Como se puede observar en la Fig. 9 en 20% de proteínas los porcentajes de supervivencia fueron influidos por el nivel de energía total de la dieta, siendo menor el valor obtenido con 4 kcal/g (26.3%) comparado con el tratamiento con 3 kcal/g de energía (67.4%). Ello pudiera evidenciar un exceso de carbohidratos en el alimento.

En las dietas con alta energía el máximo porcentaje de supervivencia obtenido fue con 30% de proteínas (73.3%), aunque no

se presentaron diferencias significativas con 40 y 50% de proteínas (66.1 y 65.51%, respectivamente). En las dietas con baja energía (3 kcal/g), las sobrevivencias fueron muy similares entre 20 y 40% de proteínas. Por encima de ese nivel proteico, ésta disminuyó conforme aumentaron las proteínas dietéticas. Cabe señalar que en 60% de proteínas, los valores de sobrevivencia de alta y baja energía fueron muy similares (30.9 y 29.1 %, respectivamente), lo que pudiera indicar que el factor que influyó fue el exceso de proteínas de la dieta (Fig 9).

Experimento 3 P. setiferus

Los resultados de la sobrevivencia se muestran en la Fig 10. Los porcentajes obtenidos en las dietas con baja energía (3 kcal/g) fueron menores en todos los niveles proteicos, comparados con los obtenidos en las dietas con alta energía. La sobrevivencia tendió a disminuir conforme aumentó el nivel proteico tanto en baja como en alta energía. El valor máximo obtenido se situó en el tratamiento con 20 % de proteínas y 4 kcal/g (72.9%), mientras que los porcentajes menores se obtuvieron en 40% de proteínas con 4 kcal/g (11.9%) y 60% de proteínas con 3 kcal/g (12.3%), respectivamente.

Experimento 4 P. duorarum.

La influencia del nivel proteico de la dieta sobre la sobrevivencia de las postlarvas de P. duorarum se puede apreciar en la Fig. 11. El máximo porcentaje se obtuvo con 50% (92.5%) de proteínas, mientras que los valores menores fueron con 60 y 65% de proteínas (23.3 y 9.5%, respectivamente).

Experimento 5 : P. duorarum

En este bioensayo la sobrevivencia de las dietas con alta energía (4 kcal/g) se incrementó conforme el contenido proteico de las dietas aumentó hasta un 50% en donde se obtuvo el porcentaje más elevado (78.5%).

En las dietas con baja energía, se aprecia una situación contraria, ya que la sobrevivencia disminuyó a medida que se incrementó el nivel proteico dietético hasta un 50%, el cual fue el porcentaje más bajo (50%). Esto pudo ser motivado por los bajos contenidos de carbohidratos en dichas dietas (0 - 6 %) (Fig 12).

Experimento 6. P. duorarum

En las dietas con alta energía (4 kcal/g) la sobrevivencia de las postlarvas de P. duorarum tendió a disminuir con el aumento de las proteínas dietéticas y la consiguiente disminución de los lípidos. El valor más elevado se obtuvo en 40% de proteína y 4 kcal/g (80.8%).

En las dietas con baja energía (3 kcal/g) el nivel proteico de las dietas no afectó de manera significativa la sobrevivencia de los organismos, aunque se aprecia una tendencia a aumentar conforme se incrementaron las proteínas ($p > 0.05$). El porcentaje de sobrevivencia menor se obtuvo en el tratamiento con 40% de proteínas y 3 kcal/g (57.35 %) (Fig 13). Es interesante señalar que con 50 y 55% de proteínas, los valores obtenidos tanto en las dietas con alta energía, como en las de baja energía fueron muy similares. Esto evidencia el efecto determinante de las proteínas sobre la sobrevivencia de las postlarvas.

Fase juvenil

El incremento en el contenido proteico de las dietas afectó de manera significativa a la sobrevivencia de los juveniles de P. setiferus. El porcentaje más elevado se obtuvo en el tratamiento con 10% de proteínas (80%), mientras que el valor más bajo se presentó en 50% de proteínas (55%). En los tratamientos con 20 y 30% de proteínas la sobrevivencia no mostró diferencias significativas ($p > 0.05$) (Fig 14).

c) Índice de Incremento Relativo de la Biomasa (IRB)

1) Fase postlarval

Para evaluar de manera integral los resultados obtenidos en el crecimiento y la sobrevivencia se calculó el Índice del Incremento Relativo de la Biomasa (IRB).

Experimento 1 P. setiferus

El IRB máximo se obtuvo con 50% de proteínas (68 mg % día⁻¹), coincidiendo con el mejor crecimiento y la más alta sobrevivencia. Sin embargo a diferencia de los pesos finales, en los tratamientos de 60 y 65% de proteínas, los rendimientos fueron muy bajos, lo que implicó que la sobrevivencia incidió de manera definitiva en los resultados en biomasa de estos tratamientos, evidenciando el efecto negativo del exceso de proteína sobre las postlarvas de P. setiferus (Fig 15).

Experimento 2 P. setiferus.

El máximo IRB obtenido en este experimento en el que se variaron los carbohidratos y la proteína dietética se obtuvo en el

tratamiento con 40% de proteínas y 3 kcal/g de energía (38.54 mg % día⁻¹). En general en las dietas con baja energía (3 kcal/g) el IRB se incrementó con el aumento de la proteína dietética hasta 40%, y disminuyó por encima de este nivel proteico. Los índices estimados para las dietas con alta energía fueron mucho menores que los obtenidos en las dietas con baja energía y fueron muy similares entre 30 y 50% de proteínas. El IRB más bajo se obtuvo en el tratamiento con 20% de proteínas y 4 kcal/g (2.38 mg % día⁻¹) (Fig 16)

Tanto en las dietas con alta como con baja energía, los rendimientos obtenidos en 60% de proteína fueron bajos y muy similares (5.8 y 4.12 mg día⁻¹, respectivamente). Los resultados obtenidos permiten señalar que las dietas con 4 kcal/g, en las que se analizó el efecto combinado de la proteína y los carbohidratos dietéticos, no produjeron buenos rendimientos en las postlarvas de *P. setiferus* (Fig 16).

Experimento 3 *P. setiferus*

Como se puede observar en la Fig 17, los valores de IRB de los tratamientos con alta y baja energía, disminuyeron conforme se incrementó el nivel proteico de las dietas. En general los rendimientos de todos los tratamientos resultaron ser bajos y oscilaron entre 14.8 y 0.75 mg % día⁻¹. Los rendimientos más elevados correspondieron al tratamiento con 20% de proteína, tanto con alta como con baja energía (14.85 y 12.63 mg % día⁻¹, respectivamente). Los valores más bajos se presentaron en 60% de proteína con alta y baja energía (4.29 y 0.75 mg % día⁻¹, respectivamente). Resulta interesante señalar que el tratamiento

con 40% con baja energía aunque presentó el crecimiento más elevado (28.2 mg de peso final promedio) se vió fuertemente afectado al evaluarse de manera integral a través del IRB (1.06 mg % día⁻¹).

Experimento 4 P. duorarum

El IRB fue afectado de manera significativa por el nivel proteico de las dietas. El IRB máximo (96.31 mg % día⁻¹) se obtuvo en 50% de proteínas, coincidiendo con el crecimiento y sobrevivencia más elevados. Por encima de 50% de proteínas el IRB disminuyó significativamente conforme se incrementó el contenido proteico de las dietas. El IRB más bajo se presentó en el tratamiento con 65% de proteínas (3.26 mg % día⁻¹) (Fig 18).

Experimento 5 P. duorarum

En este experimento se pudo observar la influencia de los niveles proteicos y la energía dietéticas. Tanto en las dietas con 4 kcal/g como con 3 kcal/g, el IRB mayor se obtuvo con 40% de proteína (87.44 y 99.34 mg % día⁻¹, respectivamente). Los valores del IRB disminuyeron en 45% de proteínas, tanto en las dietas con alta como en baja energía. Sin embargo en 50 y 55% los IRB de las dietas con alta energía, mostraron una tendencia a incrementarse, mientras que en las dietas con baja energía estos siguieron la tendencia manifiesta desde el tratamiento con 45% de proteínas, probablemente debido a la influencia de a energía total de la dieta (Fig 19).

Experimento 6 P. duorarum

Como se puede observar en la Fig. 20, los valores del IRB de las dietas con alta energía fueron mayores que los obtenidos en las

dietas con baja energía, los niveles de proteínas de 45 y 50%.

En las dietas con baja energía se aprecia una disminución de los valores del IRB conforme se incrementó el contenido de proteínas de las dietas. En los niveles de 40 y 55% de proteínas los IRB fueron muy similares en ambos tipos de dietas.

El IRB máximo se obtuvo en 45% de proteínas con 4 kcal/g de dieta (34.29 mg % día⁻¹). El valor menor de este índice se presentó en 55% de proteínas con 3 kcal/g (12.8 mg % día⁻¹).

ii) Fase juvenil

Los valores del IRB calculados para los juveniles de *P. setiferus*, se muestran en la Fig. 21. El IRB más elevado se presentó en la dieta que contenía 30 % de proteínas (0.81 ± 06 g día⁻¹). El IRB se incrementó conforme aumentó el contenido proteico de las dietas hasta 30%. Por encima de este nivel de proteínas, los valores del IRB disminuyeron (Fig 21).

2.- RESPUESTA FISIOLÓGICA

a) Incremento de Calor Aparente

i) Fase postlarval

Experimento 1. P. setiferus.

El ICA se incrementó conforme aumentaron las proteínas de la dieta. Un ICA estadísticamente menor se obtuvo en el tratamiento con 40% de proteínas (9.9 ± 1.4 cal/g/h), mientras que en los niveles de 60 y 65% de proteínas no se obtuvieron diferencias significativas ($p < 0.05$) (Fig 22).

En cuanto al coeficiente del ICA, los porcentajes oscilaron entre 0.26 y 2.42%, aumentando también de forma progresiva conforme aumentó el nivel de las proteínas de la dieta (Tabla 13).

Experimento 2 P. setiferus.

En este experimento, se observó que el nivel de proteínas afectó significativamente al ICA ($p < 0.05$). Se presentó también una interacción de las proteínas y la energía de las dietas sobre el ICA, aunque el efecto de ésta última no fue significativo ($p > 0.05$) (Fig 23).

Las dietas con 4 kcal/g, no presentaron diferencias significativas en los valores del ICA, al cambiar el nivel de inclusión de las proteínas ($p > 0.05$). En las dietas con baja energía (3 kcal/g), los valores del ICA resultaron menores en los tratamientos con 20, 40 y 50% de proteínas que los obtenidos con 30 y 60% de proteínas (Tabla 14).

El coeficiente del ICA en la energía ingerida osciló entre 1.9 y 12.4%. En las dietas con alta energía, se pudo apreciar estos

coeficientes fueron muy similares, mientras que en las dietas con baja energía existieron fuertes variaciones.

Experimento 3 P. setiferus

En este experimento, las variaciones de las proteínas dietéticas fueron el factor determinante en los cambios en el ICA, mostrándose una tendencia al aumento de los valores conforme aumentó el nivel de inclusión de este nutriente (Fig 24).

En las dietas con alta como con baja energía el ICA se incrementó conforme aumentó el nivel de proteínas de la dieta. En las dietas con alta energía el ICA más elevado se presentó en el tratamiento 60% de proteínas (383.7 ± 58 cal/g/h). En las dietas con baja energía el valor más elevado se obtuvo en el tratamiento con 50% de proteínas, y no difirió significativamente de 60% de proteínas ($p > 0.05$) (Tabla 15).

En lo que se refiere los coeficientes de ICA, los porcentajes oscilaron entre 3.9 y 10.7%. Tanto en las dietas con alta como con baja energía se aprecia un incremento de la participación del ICA en la energía ingerida conforme aumentaron los niveles de las proteínas dietéticas (Tabla 15).

Experimento 4. P. duorarum.

El ICA de las larvas de P. duorarum, aumentó progresivamente con el incremento del nivel proteico de las dietas. El ICA más elevado se obtuvo con 65 % de proteínas (170.8 ± 7.7 cal/g/h) aunque no difirió significativamente de 60% de proteínas (163.7 ± 3.9 cal/g/h). El ICA más bajo se obtuvo en el tratamiento con 40% de

proteínas (Fig 25).

El coeficiente del ICA aumentó de 1.37% en el tratamiento con 40% de proteínas a 4.5% en el tratamiento con 65% de proteínas (Tabla 16).

Experimento 5 de P. guorarum.

En este experimento se observó la existencia de una interacción entre los niveles de proteína y la energía total de la dieta y por una interdependencia entre estos dos factores. A partir de 45% de proteínas, los valores del ICA se incrementaron con el nivel proteico (Fig 26). En general los valores de las dietas con baja energía (3 kcal/g) fueron más bajos que los correspondientes a las dietas con alta energía (4 kcal/g). Tanto en las dietas con alta energía como con baja energía el ICA fue afectado por el nivel de proteína de la dieta.

En las dietas con alta energía el menor ICA se obtuvo en 45% de proteínas (128.8 ± 73.6 cal/g/h) y el más elevado en 55% de proteínas (594.3 ± 59.6 cal/g/h). En estas dietas la energía influyó al ICA, observándose un incremento de los valores obtenidos en los tratamientos con 50 y 55% de proteínas, comparados con los valores obtenidos en estos tratamientos de las dietas con baja energía. En las dietas con baja energía (3 kcal/g) el menor valor del ICA también se ubicó en 45 % de proteínas (87.52 ± 45 cal/g/h), mientras que el valor más elevado se obtuvo en 40% de proteínas (318.6 ± 32 cal/g/h).

El ICA menor (87 ± 4.5 cal/h/g) se obtuvo en la dieta con 45% de

proteínas y 3 kcal/g y el valor más alto correspondió a la dieta con 55% de proteínas y 4 kcal/g (594.3 ± 59.6 cal/h/g). Como se pudo observar el coeficiente del ICA en este experimento osciló entre el 2.92 (45% de proteínas y 3 kcal/g) y el 14.86% (55% de proteínas y 4 kcal/g) (tabla 17).

Experimento 6 *P. duorarum*.

En este experimento el análisis factorial señaló la existencia de diferencias significativas de la proteínas como efecto principal y también una interacción significativa con los niveles de energía ($p < 0.05$). Sin embargo no se obtuvieron diferencias significativas en cuanto al efecto principal de la energía ($p > 0.05$) (Fig 27).

Los resultados obtenidos en las dietas con alta energía (4 kcal/g) el ICA significativamente mayor se obtuvo con 45% de proteínas (345 ± 25.2 cal/h/g) mientras que los valores más bajos se obtuvieron en las dietas con 50 y 55% de proteínas (91.1 y 93.9 cal/h/g, respectivamente).

Por otra parte las dietas con baja energía el tratamiento con 40% de proteínas presentó el ICA significativamente más elevado (403.8 ± 60.5 cal/h/g) y los otros tres tratamientos no mostraron diferencias significativas, aunque se aprecia una tendencia a la disminución del ICA conforme aumentó el nivel de proteínas.

En lo que respecta al coeficiente del ICA se obtuvieron valores que variaron de 2.28% (50 % de proteínas y 4 kcal/g) a 13.46% (40% de proteínas y 3 kcal/g) (Tabla 18).

Los resultados de los ANDEVAS aplicados a ambas series de dietas

del Experimento 6 señalan que ICA fue más afectado por los cambios de nivel de inclusión de las proteínas en las dietas con alta energía que en las dietas con baja energía.

b) Excreción nitrogenada post-alimentaria (ENPA)

i) Fase postlarval

Experimento 1. P. setiferus

La ENPA, se incrementó de manera progresiva (de 0.6 a 18.9 cal/g/h), conforme aumentaron los niveles de proteínas en la dieta ($p < 0.05$) (Fig 28).

La ENPA máxima se obtuvo en el tratamiento con 65% de proteínas (18.9 \pm 3.5 cal/g/h). El valor más bajo se presentó en la dieta con 40% de proteínas (0.6 \pm 0.08 cal/g/h)

La participación de la ENPA en el ICA fue menor en el tratamiento con 40% de proteínas (6.06%), para luego incrementarse hasta el 20.4% en la dieta con 65% de proteínas (Tabla 13).

Experimento 2. P. setiferus

Los cambios en el ENPA de las postlarvas de P. setiferus obedecieron a una interacción entre los niveles proteicos y la energía de las dietas, aunque ésta última no afectó de manera significativa ($p > 0.05$). Esto produjo una respuesta de espejo (Fig 29).

Las proteínas afectaron de manera significativa a la ENPA, tanto para las dietas con alta energía, como con baja energía. Los valores promedio de este factor señalaron que los valores más

elevados se presentaron en 20 y 60% de proteínas.

En las dietas con alta energía (4 kcal/g) la ENPA significativamente mayor se obtuvo en el tratamiento con 20% de proteínas (89.4 ± 11.3 cal/g/h), mientras que la menor se obtuvo en la dieta con 30% de proteínas (34.26 ± 9.5 cal/g/h) ($p < 0.05$). Los tratamientos con 40, 50 y 60% de proteínas no mostraron diferencias significativas ($p > 0.05$) (Tabla 14).

En las dietas con baja energía (3 kcal/g) la ENPA más elevada se presentó en 60% de proteínas (85.7 ± 10.9 cal/g/h), mientras que menor le correspondió al tratamiento con 50% de proteínas (42.54 ± 7.7 cal/g/h) que no mostró diferencias significativas con 40% de proteínas (46.15 %) (Tabla 14).

En este experimento el porcentaje de participación del ENPA en el ICA osciló entre el 13.28 (30% de proteínas con 4 kcal/g) y 74.61% (50 % de proteínas con 3 kcal/g) (Tabla 14).

Experimento 3 P. setiferus

En este bioensayo no se presentaron diferencias significativas en lo que se refiere a los efectos principales de las proteínas y la energía ($p > 0.05$). Sin embargo si se presentó una interacción de ambos factores sobre el ENPA ($p < 0.05$) (Fig 30).

Cuando se valoró por separado la incidencia de las proteínas dietéticas en las dietas con alta energía, la ENPA significativamente menor se presentó en 30% de proteínas (8.7 ± 2.25 cal/g/h), que no mostró diferencias significativas con el

tratamiento con 40% de proteínas (19.15 ± 3.8 cal/g/h). La ENPA más elevada se obtuvo en el tratamiento con 60% de proteínas (113.5 ± 16.04 cal/g/h), que no difirió significativamente de la dieta con 20% de proteínas (96.07 ± 48.45 cal/g/h) (Tabla 15).

La ENPA se modificó en los tratamientos extremos (20 y 60% de proteínas) con la energía de la dieta, obteniéndose los valores menores en las dietas con baja energía. Sin embargo entre 30 y 50% de proteínas, los resultados de las dietas con alta energía fueron menores (Fig 30).

Cuando se analizaron los tratamientos correspondientes a la serie de dietas con baja energía, no se presentaron diferencias significativas en la ENPA al variarse el nivel de inclusión de las proteínas (Tabla 15).

El coeficiente de la ENPA estimado para este bioensayo osciló entre 0.02 y 2.4%

La participación de la ENPA en el ICA osciló entre el 7.42% (este porcentaje se presentó en 30% de proteínas en ambas series de dietas) y el 55.61% (20% de proteínas y 4 kcal/g) (Tabla 15).

Experimento 4. *P. duorarum*.

Los resultados de la ENPA, mostraron un aumento progresivo de los valores obtenidos conforme se incrementaron los niveles de inclusión de la proteínas dietéticas (Fig 31). La ENPA más elevada se obtuvo en el tratamiento con 65% de proteínas (160.7 cal/g/h), mientras que el valor significativamente menor se presentó en la dieta con 40% de proteínas (33.5 ± 5.2 cal/g/h) ($p < 0.05$).

Los coeficientes de la ENPA mostraron la misma tendencia, siendo el menor el correspondiente a 40% de proteínas (Tabla 16).

La ENPA participó en porcentajes elevados dentro del ICA en este bioensayo, en un intervalo que va de 63.93% en la dieta con un 40% de proteínas hasta 94.09% en 65% de proteínas (Tabla 16).

Experimento 5. P. duorarum.

La variación de los carbohidratos y las proteínas dietéticas produjeron un efecto significativo y una fuerte interacción sobre la ENPA. En las dietas con alta energía se observó un aumento de la ENPA al incrementarse los niveles de inclusión de las proteínas. La ENPA más elevada se obtuvo en 40% de proteínas y 3 kcal/g de energía (65.5 ± 8.9 cal/g/h) y no presentó diferencias significativas con el tratamiento con 55% de proteínas y 3 kcal/g de energía (60.32 ± 9.3 cal/g/h). Es interesante hacer notar que en 40% de proteínas, la ENPA de la dieta con baja energía fue 5.5 veces mayor que el obtenido en el tratamiento con alta energía (Fig 32 y Tabla 17).

Los coeficientes de la ENPA de este experimento se mantuvieron entre 0.45 y 2.18%

Al estimarse la participación del ENPA dentro del ICA se obtuvieron valores que oscilaron entre el 9.45 % (40 % de proteína y 4 kcal/g) hasta el 35.99% (55% de proteína con 3 kcal/g). En general en las dietas con alta energía (4 kcal/g) presentaron porcentajes de participación de la ENPA en el ICA menores que las dietas con baja energía (Tabla 17).

Experimento 6 P. duorarum

Aunque la ENPA no fue significativamente afectada por la energía total de las dietas, las proteínas sí mantuvieron una influencia. En este experimento se observó una interacción significativa de estos dos factores ($p < 0.05$) (Fig 33).

En las dietas con alta energía (4 kcal/g) el valor más elevado le correspondió a la dieta con 55% de proteínas (9.87 ± 5.1 cal/h/g) y el menor a la dieta con 45% de proteínas (37.45 ± 6.5 cal/h/g) (Tabla 18).

En lo que respecta a las dietas con baja energía, el valor de ENPA menor se obtuvo en 40% de proteínas, para luego aumentar hasta casi diez veces en 45% de proteínas (163.91 ± 36.4 cal/g/h). Este valor resultó ser el más elevado de todos los tratamientos (Tabla 18). Por encima de 45% de proteínas la ENPA disminuyó conforme aumentó el nivel proteico de la dieta (Fig 33).

El rango en el que se movieron los coeficientes de la ENPA de este bioensayo es de 0.469 a 5.46%.

El porcentaje de participación del ENPA en el ICA en este experimento osciló de 3.9 (40% de proteínas y 4 kcal/g) a 98.93% (55% de proteínas con 4 kcal/g) (Tabla 4).

c) Sustrato metabólico (Razon O:N)

El análisis de los resultados del sustrato metabólico se realizó de acuerdo con Mayzaud y Conover (1988) quienes señalan que un intervalo de la razón O:N de 3 a 16 implica el catabolismo de proteínas. Un rango de 50 a 60 manifiesta catabolismo de iguales

cantidades de lípidos y proteínas.

Dos suposiciones se hacen con base en los planteamientos de estos autores. La primera se relaciona con el intervalo entre 16 y 50 que presumiblemente implica una intervención creciente de los lípidos y por consiguiente una disminución de las proteínas como sustratos metabólicos. La segunda se refiere a los valores de O:N superiores a 60, en los que se supone un catabolismo de lo que Dall y Smith (1986) definieron como dieta mixta (intervención de carbohidratos, lípidos y proteínas).

ii) Fase postlarval

Experimento 1 P. setiferus

En la figura 33 se presentan los resultados referentes a la razón O:N tanto de los camarones en ayuno, como alimentados. En ambos casos se puede observar una disminución del O:N conforme aumentó el nivel de proteína en la dieta (Fig 34)

Las razones tanto de ayuno como de los organismos alimentados, de los tratamientos con 40 y 50% de proteínas, dan cuenta de que las postlarvas usaron como sustrato metabólico a los lípidos y las proteínas de la dieta. En los tratamientos con 60 y 65% de proteínas las postlarvas utilizaron a las proteínas como sustrato metabólico exclusivamente las proteínas. En resumen se puede señalar que tanto en condiciones de ayuno como post-alimentarias, el cambio en el sustrato metabólico fue afectado por el aumento del contenido proteico de las dietas.

Experimento 2. P. setiferus

Los cambios de nivel proteico y una interacción significativa con la energía sobre las razones O:N de ayuno fueron observados en este bioensayo, aunque la energía no produjo un efecto significativo ($p > 0.05$) (Fig 35).

En general tanto en las dietas con alta y con baja energía se obtuvieron valores de O:N de ayuno correspondientes al intervalo del catabolismo de lípidos y proteínas. Unicamente los tratamientos con 50% de proteínas con 4 kcal/g y 40% de proteínas con 3 kcal/g usaron la dieta mixta como sustrato metabólico (Fig 35).

En lo que respecta a la razón O:N de organismos alimentados (Fig 36), al igual que en ayuno, la energía total de la dieta no produjo un efecto significativo ($p > 0.05$) sobre las razones, aunque si persistió la interacción significativa ($p < 0.05$) de ésta con las proteínas dietéticas. En todos los tratamientos los valores de O:N se ubicaron dentro del intervalo correspondiente al catabolismo de proteínas, exceptuando la dieta con 30 % de proteínas y 4 kcal/g, en la que la razón manifestó el caabolismo de lípidos y proteínas (Fig 36).

La influencia del alimento, particularmente las proteínas, se observó en este bioensayo. En condiciones de ayuno los organismos emplearon la combinación de lípidos y proteínas para obtener energía. Como producto de la ingestión del alimento las postlarvas usaron fundamentalmente a la proteína como sustrato metabólico.

Experimento 3 P. setiferus

La razón O:N de ayuno fue afectada por las proteínas y energía dietéticas así como por la interacción de estos dos factores ($p > 0.05$) (Fig 37).

En las dietas con alta energía (4 kcal/g) el sustrato metabólico fue influenciado por las proteínas dietéticas, disminuyendo los valores de la razón O:N conforme aumentó el nivel de inclusión de este nutriente en las dietas. En el tratamiento con 50% de proteínas, los camarones emplearon como sustrato metabólico la mezcla de lípidos y proteínas (O:N 20.96 ± 3.1). Sin embargo, los camarones que fueron alimentados con dietas con 20, 30, 40, y 60% de proteínas, emplearon la dieta mixta como sustrato metabólico, con una participación mayor de los lípidos y probablemente los carbohidratos conforme disminuyó el contenido proteico de las dietas (Fig 37).

En las dietas con baja energía, los valores de O:N de los tratamientos con 20 y 40% de proteínas se ubicaron dentro del intervalo del catabolismo de lípidos y proteínas (O:N de 26.6 ± 6.6 y 38.01 ± 6.8 , respectivamente). Los resultados de los tratamientos con 30, 50 y 60% de proteínas correspondieron al catabolismo de dieta mixta (Fig 37). Ello implicó una mayor participación de los lípidos y posiblemente la intervención de los carbohidratos como sustrato metabólico de los organismos sujetos a estos tratamientos. Puede apreciarse además que en general los valores de la razón O:N de las dietas con baja energía fueron menores a los obtenidos con las dietas con alta energía en el intervalo de 20 a 40% de proteínas, como producto de la influencia

de la energía de la dieta. La situación inversa se observó en los tratamientos con 50 y 60% de proteínas, en los cuales los valores de O:N de las dietas con baja energía (65.9 ± 3.9 y 123.59 ± 9.01 , respectivamente) fueron superiores a los obtenidos en las dietas con alta energía (20.96 ± 3.1 y 79.48 ± 5.4 , respectivamente).

Las razones O:N de los organismos alimentados, al igual que los resultados de ayuno, fueron afectados tanto por las proteínas como por la energía dietéticas y mostraron una interacción significativa ($p < 0.05$) (Fig 38). En las dietas con alta energía las razones quedaron ubicadas dentro del intervalo del catabolismo de lípidos y proteínas en los niveles proteicos de 20, 30 y 40%, mientras que los niveles de proteínas superiores señalan el catabolismo de proteínas

En las dietas con baja energía las razones de todos los niveles proteicos fueron menores a los obtenidos en las dietas con alta energía, (excepto en el tratamiento con 60% de proteínas en el cual el O:N fue menor con alta energía). Los tratamientos con 40 y 50% de proteínas mostraron el catabolismo de proteínas ($13.7 \pm .0009$ y 12.6 ± 0.24 , respectivamente). Los valores de O:N obtenidos en 20, 30 y 60% de proteínas (16.29 ± 1.25 , 18.4 ± 1.35 y 19.1 ± 1.28 , respectivamente) se encuentran en el intervalo correspondiente al uso de lípidos y proteínas como sustratos metabólicos (Fig 38).

Al comparar los resultados de la razón de O:N de ayuno y de organismos alimentados, se detectó una influencia del alimento en los cambios del sustrato metabólico. Los valores de O:N de ayuno quedaron ubicados en general en el intervalo del catabolismo de

dieta mixta, excepto los tratamientos con 20 y 40% de proteínas con baja energía y el correspondiente a 50% de proteínas con alta energía. En los organismos alimentados los valores de O:N que se situaron en el intervalo del catabolismo de lípidos y proteínas fueron 20, 30 y 40% de proteínas con alta energía y 30 y 60 % de proteínas con baja energía. Los tratamientos que se situaron en el catabolismo de proteínas fueron: 20, 40 y 50 % de proteínas con baja energía y 50 y 60 % de proteínas con alta energía (Figs 37 y 38).

Experimento 4 P. duorarum.

En este bioensayo las razones O:N obtenidas tanto de los animales en ayuno como alimentados se mantuvieron en el intervalo correspondiente al catabolismo de las proteínas, aunque se observó una disminución, conforme se incrementó el nivel de las proteínas dietéticas (Fig 39). Cabe señalar que en general los valores de O:N de ayuno fueron superiores a los obtenidos en los organismos alimentados.

Experimento 5. P. duorarum.

En este bioensayo, el factor que determinó los cambios en la razón O:N de ayuno en las postlarvas de P. duorarum fue el contenido proteico de la dieta y no hubo una interacción significativa con la energía total ($p < 0.05$) (Fig 40). Las razones más elevadas se situaron en el tratamiento con 40% de proteínas, lo que señala que los organismos sujetos a este tratamiento emplearon la dieta mixta como sustrato metabólico.

Por encima del 40% de proteínas no se presentaron diferencias en los valores de O:N, quedando en el rango del catabolismo de

proteínas y lípidos. El tratamiento con 45% de proteínas y 3 kcal/g, presentó un valor de O:N de 21.13 ± 5 , lo que indicó el uso de lípidos y proteínas como sustrato energético.

El análisis del O:N de las postlarvas alimentadas no manifestó una interacción significativa entre los niveles de las proteínas y la energía total de la dieta ($p > 0.05$). Sin embargo cada uno de estos factores por separado incidió de manera significativa sobre la razón O:N ($p < 0.05$) (Fig 41).

En general las dietas con 4 kcal/g presentaron valores de O:N superiores a las dietas con 3 kcal/g, excepto en 50% donde esta razón se mantuvo con valores muy similares dentro del rango del catabolismo de proteínas, independientemente de la energía total (9.91 ± 2.6 con alta energía y 9.59 ± 5.7 con baja energía) (Fig 41)

En las dietas con baja energía (3 kcal/g), se observó una tendencia a la disminución de esta razón, cuando se aumentó el nivel de proteínas dietéticas, quedando los valores correspondientes a 45, 50 y 55% en el rango de catabolismo de proteínas (12.85 ± 2.3 , 9.59 ± 5.7 y 8.67 ± 1 , respectivamente) El tratamiento con 40% de proteínas produjo una razón de 21.86 ± 1.83 que implicó el uso de los lípidos y las proteínas como sustrato metabólico (Fig 41).

En este experimento la influencia del alimento sobre los cambios en el sustrato metabólico de las postlarvas fue diferencial, dependiendo del contenido proteico y la energía de las dietas. Si se examina cada uno de los niveles proteicos por separado se pueden hacer una serie de consideraciones. En 40 % de proteínas, tanto

con alta como con baja energía, el alimento provocó que el sustrato metabólico pasara de dieta mixta a catabolismo de lípidos y proteínas. En los tratamientos con 50% de proteínas, solamente en la dieta con alta energía el sustrato cambió de proteínas a proteínas y lípidos (de 14.6 ± 4.9 a 23.05 ± 5.6). En 50 % de proteínas tanto en ayuno como alimentados, el sustrato metabólico se mantuvo en el intervalo del catabolismo de proteínas. En los tratamientos con 60% de proteínas, la dieta con alta energía pasó de un valor de 12.29 ± 1.8 a 20.02 ± 1 , lo que implicó un cambio de sustrato hacia el catabolismo de proteínas y lípidos (Figs 40 y 41).

Experimento 6. *P. duorarum*.

La razón O:N de ayuno fue influenciada por el cambio del nivel de energía total. Se observó también una interacción significativa entre ésta y los niveles de inclusión de la proteína ($p < 0.05$). Sin embargo, las proteínas no produjeron un efecto significativo sobre los cambios de las razones O:N ($p > 0.05$) (Fig 42).

En las dietas con alta energía las razones O:N de los tratamientos con 45 y 55% de proteínas se ubicaron en el intervalo correspondiente al catabolismo de proteínas (3.6 ± 0.6 y 2.38 ± 0.34 , respectivamente). En los tratamientos con 40 y 50% de proteínas los resultados correspondieron al catabolismo de lípidos y proteínas (43.87 ± 26.2 y 27.6 ± 9.6 , respectivamente). En las dietas con baja energía las razones O:N correspondieron al catabolismo de proteínas (Fig 42).

El sustrato metabólico de los camarones alimentados resultó

afectado significativamente por las proteínas y la energía dietéticas, mostrando una interacción significativa de estos dos factores sobre las variaciones de las razones O:N ($p < 0.05$) (Fig 43).

Los valores correspondientes a las dietas con alta energía (4 kcal/g) estuvieron dentro del intervalo del catabolismo de las proteínas, excepto en el tratamiento con 45% de proteína cuya razón O:N correspondió al catabolismo de proteínas y lípidos (16.98 ± 0.34).

En las dietas con baja energía (3 kcal/g) la razón O:N mayor se presentó en 40% de proteínas (38.8 ± 4.8), lo que implicó que las postlarvas usaran como sustrato metabólico a los lípidos y las proteínas. Los otros tres tratamientos no mostraron diferencias significativas, indicó el empleo de las proteínas como sustrato metabólico por parte de los organismos ($p > 0.05$).

En este bioensayo se pudo observar que el sustrato metabólico se mantuvo en el intervalo correspondiente al uso de las proteínas, aunque se presentaron algunos hechos interesantes. En primer lugar, en los tratamientos con 40% de proteínas, se observó una respuesta diferencial debido a los cambios de la energía total de la dieta. La dieta con baja energía, en condiciones de ayuno produjo una razón que evidencia el catabolismo de proteínas (4.48 ± 1.25), mientras que el valor de O:N de los organismos alimentados se ubicó dentro del rango correspondiente al catabolismo de proteínas y lípidos (38.8 ± 4.8). Por otro lado, el tratamiento con 40 % de proteínas y 4 kcal/g respondió de manera inversa. La

razón de ayuno fue de 43.87 ± 26.2 , disminuyendo a 8.29 ± 0.53 en los organismos alimentados.

ii) Fase juvenil

a) Consumo de Oxígeno y excreción nitrogenada de ayuno

El consumo de oxígeno de ayuno en los juveniles de *P. setiferus* que estuvieron sujetos a dietas en las que se varió el contenido de proteínas, mostró diferencias significativas ($p < 0.05$). El consumo de oxígeno de ayuno promedio significativamente mayor se obtuvo en los organismos que previamente fueron alimentados con 40% de proteínas, mientras que los valores significativamente menores se presentaron en los tratamientos con 30 y 50% de proteínas (Fig 44a) ($p < 0.05$). La excreción nitrogenada de ayuno fue menor en los tratamientos con 20 y 30% de proteínas, mientras que los otros tres tratamientos no mostraron diferencias significativas ($p > 0.05$) (Fig 44b).

b) Consumo de oxígeno y excreción nitrogenada en animales alimentados

El consumo de oxígeno de los animales alimentados fue significativamente mayor en los tratamientos con 10, 20 y 40% de proteínas, que en las dietas con 50 y 30% de proteínas (44a). De manera similar la excreción nitrogenada de los camarones alimentados fue mayor en los tratamientos con 10, 40 y 50% de proteínas (44b). Tanto el consumo de oxígeno como la excreción nitrogenada de los animales alimentados fueron del orden 1.5 a 3.1 veces mayores que las obtenidas en ayuno.

c) Incremento de Calor Aparente (ICA) y Excreción nitrogenada post-alimentaria (ENPA)

La figura 45 muestra los incrementos del consumo de oxígeno y la excreción nitrogenada post alimentaria promedio, obtenidas en los diferentes niveles de proteína dietética aquí empleados. En todos los casos se observó un notable aumento en el consumo de oxígeno y la excreción nitrogenada, entre la primera y la segunda horas después de la alimentación, para regresar a la tasa obtenida previamente a la ingestión del alimento. Los camarones alimentados con 10 y 40% de proteínas no retornaron a la tasa de consumo de oxígeno previa a su alimentación. Esto mismo se notó en los tratamientos con 10 y 40% en lo que se refiere a la excreción nitrogenada (Fig 45).

El porcentaje del incremento del consumo de oxígeno y la excreción nitrogenada respecto al ayuno se muestran para cada nivel proteico en la figura 45. En conjunto las respuestas son relativamente rápidas, alcanzando un pico de consumo de oxígeno entre 1 y 2 horas después de la alimentación, declinando a valores cercanos a los obtenidos en ayuno a las 6 horas de alimentación. El porcentaje máximo obtenido en el consumo de oxígeno correspondió al tratamiento con 10 % de proteínas (400%) (Fig 45a). La excreción nitrogenada máxima (340 %) se observó en camarones alimentados con 50% de proteínas y fue obtenida 4 horas después de la alimentación (Fig 45b).

Los camarones alimentados con la dieta con 30% de proteínas alcanzaron el pico de consumo de oxígeno en el menor tiempo (1 hora) (Fig 45a). En cambio en los otros tratamientos el pico de

consumo de oxígeno se alcanzó en el rango entre 1 y 2 horas.

En lo que respecta al pico correspondiente a la excreción nitrogenada fue de 3 horas para todos los tratamientos, excepto en 30% de proteína cuyo pico fue significativamente menor en magnitud y se alcanzó en 1 hora, al igual que el pico de consumo de oxígeno (Fig 46b).

Una buena comparación de los efectos de la dieta en el ICA y la ENPA se puede establecer por medio del cálculo de los coeficientes calóricos, para ambos parámetros (Tabla 19). El coeficiente del ICA fue menor (0.97%) en los juveniles alimentados con la dieta con 30% de proteínas, que con los alimentados con 10 y 20% de proteínas (valor promedio de 2.3%) y 40-50% de proteínas (valor promedio de 1.28%).

El coeficiente del ENPA también fue menor en 30% de proteínas (0.02%) que el obtenido en los camarones alimentados con los otros 4 tratamientos.

La razón ENPA/ICA fue menor en los organismos alimentados con 20 y 30% de proteína (2.4%) que el obtenido en 10% (5.6%), 40% (9.7%) y 50% de proteína (12.2%) (Fig 46).

d) Sustrato metabólico (Razon O:N)

Tanto la razón O:N de los animales en ayuno como la de los alimentados se incrementaron conforme aumentaron las proteínas dietética entre 10 y 30% y luego decrecieron en 40 y 50% de proteínas (Fig 47). En los juveniles de *P. setiferus* los sustratos metabólicos cambiaron en función de la alimentación y los niveles

de las proteínas dietéticas. Los camarones provenientes de los tratamientos con 10% (ayuno) y 40 y 50% (ayuno y alimentados) usaron como sustrato metabólico las proteínas. En los tratamientos con 10% (alimentados) y 20 y 30% (ayuno y alimentados) los organismos utilizaron una mezcla de lípidos y proteínas (Fig 47).

✓ DISCUSION

Como se ha podido observar en los resultados, la variaciones de las proteínas, los carbohidratos y los lípidos, así como la energía dietéticos afectaron a las postlarvas de *P. setiferus* y *P. duorarum* y a los juveniles de *P. setiferus*.

Los efectos producidos por el alimento se pudieron constatar, no solamente a través de los parámetros típicos de los estudios de nutrición (crecimiento y la sobrevivencia), sino también a través del efecto calorigénico del alimento (ICA y ENPA) y el sustrato metabólico (razón O:N).

El crecimiento ha sido considerado como un indicador de amplio espectro, debido a que refleja el efecto neto de las condiciones ambientales, incluido el alimento, sobre las respuestas fisiológicas de los individuos (Beamish *et al*, 1975). Por lo tanto se puede usar como un índice de la adecuación de los organismos en un ambiente determinado (Vanegas, 1992). Debido a esto, en el presente trabajo, se eligió como uno de los principales factores para la determinación de los requerimientos nutricionales de las especies aquí estudiadas.

También se ha considerado la razón O:N como un indicador de la estrategia nutricional de largo plazo (Hatcher, 1991), lo cual es importante ya que refleja el catabolismo de los nutrientes contenidos en el alimento para la producción de energía. Los cambios naturales en la razón O:N no son solamente el reflejo

del tipo de sustrato metabólico oxidado, sin que también muestre las relaciones metabólicas entre los animales y su fuente alimenticia (Mayzaud y Conover, 1988).

Esto es particularmente importante en los camarones peneidos, ya que los altos niveles de proteína de su dieta natural (Dall et al., 1991) aportan evidencia sobre el metabolismo dependiente de los niveles de proteínas dietéticas (Dall y Smith, 1986).

La estimación del ICA y el ENPA y los coeficientes calculados a partir de la energía digestible de las dietas (Ross et al., 1992) han servido para estimar las pérdidas de energía derivadas de los cambios en la composición del alimento suministrado tanto a las postlarvas, como a los juveniles de los camarones peneidos aquí estudiados.

P. setiferus

En el experimento 1, cuyo objetivo fue evaluar el requerimiento de proteínas dietéticas en las postlarvas de P. setiferus de 30 días, el crecimiento, sobrevivencia y IRB mejores se alcanzaron con 50% de proteínas (Tabla 10). Con este nivel proteico, se obtuvo un ICA relativamente bajo, siendo 4.1 veces menor al obtenido con 60% de proteínas, en donde se ubicó el valor más alto y una ENPA 17.1 veces menor a la obtenida con 65% de proteínas (Tabla 13).

Los coeficientes obtenidos en relación con la energía digestible señalan que en las postlarvas alimentadas con 50% de proteínas,

las pérdidas de energía fueron mínimas, siendo del 0.62% para el caso del ICA y de 0.029% para la ENPA (Tabla 13). Estos datos sugieren además que las postlarvas pudieron degradar el alimento a un costo relativamente bajo.

Las razones O:N tanto de los organismos en ayuno como alimentados (24.07 ± 1.8 y 34.06 ± 4.2 respectivamente) dan cuenta de que las postlarvas emplearon una mezcla de proteínas y lípidos de la dieta como sustratos metabólicos.

Estos valores contrastan con los resultados obtenidos en los tratamientos en los que se obtuvieron pobres crecimientos y sobrevivencias (60 y 65% de proteínas), en los cuales los valores obtenidos quedaron ubicados en el rango correspondiente al catabolismo de proteínas (7.05 ± 0.7 y 15.8 ± 1). Este uso diferencial de los sustratos metabólicos explica, al menos en parte, los valores altos obtenidos en lo que se refiere al ICA y a la ENPA. (Tabla 13). A este respecto Ross et al (1992) señalan que la ingestión de la proteína ejerce una fuerte influencia en el consumo de oxígeno post-alimentario, al contrario de los lípidos y los carbohidratos que contribuyen en menor medida.

Vistos en conjunto, estos resultados muestran que las postlarvas de 30 días de *P. seriferus* requieren 50% de proteínas dietéticas, cuando la energía digestible (ED) de la dieta fue de 3.83 kcal/g.

La integración de las distintas respuestas obtenidas sugieren,

por otra parte, que el exceso de proteína produjo efectos deletéreos en el metabolismo de las postlarvas, como lo demuestran los altos valores del ICA y la ENPA obtenidos con 60 y 65% de proteínas. Estas pérdidas de energía, que posiblemente pudieran estar asociadas al catabolismo de proteínas, lo cual puede ser una de las razones de los crecimientos pobres obtenidos en estos tratamientos (Fig 34 t Tabla 10).

Al evaluar el efecto de la relación entre las proteínas y la energía empleando dietas isolípidicas en las postlarvas de 40 días de *P. setiferus* (Exp 2), los mejores resultados en crecimiento e IRB se obtuvieron con 40% de proteínas y 3 kcal/g de ED y un nivel de inclusión de carbohidratos del 12%. El porcentaje de sobrevivencia, aunque no fue el más elevado, no presentó diferencias significativas con el máximo valor obtenido (Tabla 2 del Anexo).

Desde el punto de vista energético, se puede apreciar que en correspondencia con el crecimiento óptimo, el efecto calorgénico del alimento fue relativamente bajo como lo demuestra el ICA obtenido el cual resultó ser 2.3 veces menor que el valor máximo del bioensayo obtenido con 60% de proteínas y 3 kcal/g. La misma tendencia se presentó en cuanto a la ENPA que resultó ser 1.93 veces menor al máximo valor obtenido con la dieta con 20% de proteínas y 4 kcal/g (Tabla 14). El sustrato metabólico empleado por las postlarvas en ayuno que fueron previamente alimentadas con 40% de proteínas y 3 kcal/g se ubicó en el catabolismo de lípidos y proteínas (O:N de 74.4) mientras que los camarones

alimentados degradaron unicamente proteínas con fines energéticos (O:N de 12.2) (Fig 35 y 36).

Cabe señalar que, aunque con diferencias de orden cuantitativo, las razones O:N de ayuno obtenidas en general en este experimento, pueden ser consideradas dentro de los límites teóricos establecidos para el catabolismo de lípidos y proteínas (Fig 35). Sin embargo el alimento provocó un cambio en el sustrato metabólico, el cual se movió hacia el uso de proteínas puras (Fig 36).

Esta respuesta de las postlarvas puede tener dos posibles explicaciones. Una de ellas podría estar relacionada con lo reportado por Adams y Childress (1983) al estudiar los efectos sobre los índices metabólicos de los periodos alternantes de ayuno y alimentación del mysido Ganthophausia ingens. Estos autores demostraron que se produjeron razones de O:N con predominio del catabolismo de lípidos para ayuno, mientras que los valores de O:N post-alimentarios se ubicaron en el catabolismo de proteínas. La conclusión a la que llegaron es que los cambios en el uso de sustratos metabólicos pudieran reflejar la "experiencia trófica" previa de los animales y que dentro de sus condiciones experimentales, hay una clara relación entre la excreción nitrogenada y el contenido proteico del alimento asimilado.

Otra posible explicación se podría estar relacionada con el papel que jugó la arginina adicionada en las dietas. En la presente

investigación se empleó una fuente proteica que es deficiente en arginina (la caseína). Se adicionó L-arginina-HCL en forma cristalina para ajustar al porcentaje de este aminoácido presente en el músculo de la cola de P. setiferus, de acuerdo con Teshima et al (1986). A este respecto Chen y Roelant (1992), obtuvieron, que a pesar del incremento de los niveles de inclusión de arginina dietética, no se encontraron niveles altos de este aminoácido en la hemolinfa de los juveniles de P. monodon, pero si se manifestó un aumento abrupto y agudo de los niveles de urea en este fluido. El porcentaje de inclusión de este aminoácido fue de 40 g/Kg de dieta, que correspondió al 9.34% del requerimiento de proteína para las postlarvas de P. setiferus (Tabla de aa). Este valor fue superior al reportado por Chen y Roelant, para P. monodon que fue de 25 g/kg de dieta, representando el 5.47% de la proteína dietética requerida.

En este experimento se pudo observar que a pesar de que los coeficientes calóricos del ICA y ENPA fueron bajos en relación con los demás tratamientos (de 1.9 a 12.4% de la energía digestible para el ICA, y de 0.86 a 2.67% para el ENPA), los pesos finales fueron afectados por las variaciones del alimento, particularmente los carbohidratos.

En los crustáceos en general los carbohidratos son utilizados tanto como fuente de energía como estructural. La glucosa, almacenada como glucógeno es la base para la formación de la quitina, molécula básica en la estructura del exoesqueleto (Chang y O'Connor, 1983).

De los valores de la razón O:N obtenidos, tanto en condiciones de ayuno, como en los organismos alimentados, no se observó la intervención de los carbohidratos con fines energéticos. Sin embargo el efecto producido por el exceso de la dextrina, que fue la fuente de carbohidratos empleada, se puede apreciar a partir de los resultados de crecimiento y sobrevivencia (Fig 1 y Fig 8).

El diseño factorial mostró una interacción significativa entre los niveles de proteína y la energía total de las dietas. Lo que subyace a este resultado, es el efecto producido por los carbohidratos de las dietas. Se puede concluir que las dietas con alta energía (4 kcal/g), presentan niveles de inclusión de los carbohidratos muy elevados, entre 20 y 40% de proteína (59, 48 y 37%).

Los efectos del exceso de carbohidratos han sido reportados para otras especies de camarones peneidos. Pascual *et al* (1983) demostraron que el exceso (40% de carbohidratos (específicamente la dextrina), causó daños histológicos, tanto en la glándula del intestino medio, como en la cutícula de los filamentos branquiales de los juveniles de *P. monodon*. Así mismo Bages y Sloane (1981) concluyeron que un exceso de energía proveniente de los carbohidratos resultó negativa para el desarrollo de las postlarvas de *P. monodon*, cuando el contenido de proteínas resultó insuficiente.

Por otra parte Condrey *et al* (1972) al estudiar la asimilación

de dietas en P. setiferus concluyeron que los alimentos ricos en carbohidratos mostraron una menor asimilación que los alimentos ricos en proteínas y lípidos. Ello puede estar relacionado con las diferencias de digestibilidad de ambos tipos de dietas.

Este efecto delétero de los carbohidratos dietéticos puede ser observado en el nivel de inclusión de 40% de proteínas de este bioensayo, ya que con 37% de carbohidratos, el peso final promedio obtenido fue de 37.1 ± 1.9 mg, mientras que con 12% de carbohidratos el peso fue de 63.3 ± 2.9 mg, siendo el mejor crecimiento ($p < 0.05$). Al respecto se han reportado deficiencias en el crecimiento y la sobrevivencia, debidas a la insuficiencia de carbohidratos dietéticos en P. monodon (Bages y Sloane, 1981) y P. schmitti (Gaxiola, 1991)

El efecto de la insuficiencia de los carbohidratos dietéticos combinado con el exceso de proteína en el crecimiento de las postlarvas también se pudo apreciar en este experimento. En las dietas con baja energía los tratamientos con 50 y 60% de proteínas (donde los niveles de inclusión de los carbohidratos fueron de 1.3 y 0.3%, respectivamente), los crecimientos fueron menores (27.1 ± 2.4 y 25.4 ± 2.5 mg, respectivamente), que en las dietas con alta energía, pero con 25.4 y 14.3% de carbohidratos (Fig 1).

Sin embargo, numerosos investigadores han señalado que la insuficiencia de carbohidratos se relaciona con las demandas energéticas de éstos (Sedgwick, 1979; Bautista, 1986; Bages y

Sloane, 1981). Esto se contrapone con los resultados obtenidos en este estudio en cuanto a los sustratos metabólicos utilizados por las postlarvas. Las razones O:N no reflejan que la demanda de este nutriente sea para fines energéticos, sino que sugieren estaría situada más bien el mantenimiento de los niveles de glucógeno, para la síntesis de la glucosamina, que es el sillar de la quitina (Prosser, 1973).

Sería necesario, por lo tanto, valorar las variaciones en las actividades enzimáticas responsables de la síntesis de quitina, así como de las carbohidrasas, para poder establecer alguna conclusión más definitiva al respecto.

Por otra parte al evaluar las variaciones de las proteínas y la energía, en dietas en las que se variaron los niveles de inclusión de los lípidos (Exp 3), los mejores crecimientos se presentaron en el tratamiento con 40% de proteínas, 3 kcal/g y 8.26% de lípidos (Tabla 3 del Anexo)

A este crecimiento correspondió un ICA que representó el 8.6% de la energía dietética, y resultó 1.9 veces menor que el máximo valor obtenido en el bioensayo, que fue en 60% de proteínas con 4 kcal/g. La ENPA representó el 1.53% de la energía de la dieta y resultó 2.5 veces menor que el máximo valor obtenido con 60% de proteínas y 4 kcal/g de energía.

La razón O:N de ayuno de los organismos alimentados con 40% de proteínas y 3 kcal/g, sugiere la degradación de los lípidos y

las proteínas en partes iguales. La razón O:N post-alimentaria se encontró en el límite teórico superior del catabolismo de proteínas (Fig 37 y 38).

Aunque los resultados obtenidos en este bioensayo señalan que el tratamiento con 40% de proteínas, 8.26% de lípidos y 3 kcal/g puede ser el óptimo para las postlarvas de *P. setiferus*, la elevada mortalidad que se presentó plantea una contradicción que es necesario analizar.

Durante la realización de este experimento se presentó un frente frío que produjo un cambio brusco de la temperatura, la cual bajó de 30 a 25.5°C entre la tarde del día 17 y el día 18 de experimentación. La mínima temperatura registrada se presentó el día 19 de experimentación con 21.5°C. Esta pudo ser la causa de las altas mortalidades registradas en general en este bioensayo.

Por ello no se pudo valorar con precisión los efectos de las dietas sobre la sobrevivencia de las postlarvas, ya que el descenso tan brusco de temperatura pudo ocasionar un estrés en los organismos. Por ello se recomienda la repetición de este experimento, con la finalidad de corroborar los resultados aquí obtenidos, para su posible publicación.

Sin embargo, a reserva de confirmar los resultados de la sobrevivencia se puede plantear una discusión preliminar, ya que los demás parámetros empleados para valorar la respuesta de las postlarvas ante las dietas brindan información valiosa para el

análisis.

La sobrevivencia de este bioensayo presentó una tendencia a disminuir, conforme aumentó el contenido de proteínas dietéticas, tanto en las dietas con alta energía, como con baja energía. Los porcentajes de las dietas con 3 kcal/g fueron menores que en las dietas con 4 kcal/g (Fig 8).

Esta situación contrasta con la hipótesis planteada en el presente estudio, ya que se esperaba que en los niveles de 20 y probablemente 30% de proteínas se presentaran mortalidades más elevadas por la insuficiencia de las proteínas dietéticas y el exceso de lípidos incluidos en estas dietas. Sin embargo, se obtuvieron sobrevivencias relativamente altas, pero los crecimientos de los organismos sometidos a estos tratamientos fueron pobres (Fig. 2).. Aparentemente, los lípidos pudieron aportar la energía necesaria para el mantenimiento, aunque la proteína fue insuficiente para el crecimiento de estas postlarvas. A este respecto se ha planteado que en general los organismos se alimentan para satisfacer sus requerimientos energéticos inmediatos, independientemente del contenido proteico de la dieta (Sedgwick, 1979).

Para poder establecer las relaciones entre los lípidos y las proteínas dietéticas fue necesario estimar la razón energía/proteínas ya que con ésta se pudieron inferir algunos elementos importantes en cuanto al papel jugado por los lípidos en relación con el crecimiento de las postlarvas (Sedgwick,

1979).

Las dietas ricas en lípidos pero pobres en proteínas (cuyas razones E/P fueron de 20 y 13.3 para 20 y 30% de proteínas con 4 kcal/g, y de 15 y 10 para los tratamientos sugieren la posibilidad de que los crecimientos fueron limitados por las tasas de ingestión de las postlarvas alimentadas con estas dietas. A este respecto Sedgwick (1979) planteó que el crecimiento de los juveniles de *P. merguensis* estuvo relacionado con la tasa de ingestión del alimento, ya que las dietas ricas en lípidos pero pobres en proteínas fueron ingeridas en menor proporción que las dietas libres de lípidos, pero con altos niveles de proteínas. La razón fundamental de las variaciones en las tasas de ingestión está relacionada con las calorías que aportan los lípidos al ser oxidados, con respecto a las proteínas y los carbohidratos.

A pesar del comportamiento tan errático de las postlarvas de 40 días *P. setiferus* en este bioensayo, y sumando los resultados del obtenidos en el experimento en el que se variaron los niveles de inclusión de los carbohidratos, se puede concluir que el requerimiento de proteínas para las postlarvas de 40 días de *P. setiferus* se mantuvo en 40%. Las necesidades de lípidos dietéticos se ubicaron en un rango de 8.26-8.5% , mientras que los carbohidratos resultaron óptimos en un 12%.

Tal como se planteó en la introducción, uno de los objetivos centrales de la presente investigación fue evaluar los cambios

que se operan en el requerimiento de las proteínas en la transición de la fase postlarval a la juvenil de P. setiferus.

En los juveniles de P. setiferus, se pudo apreciar que el crecimiento se vio favorecido con 30% de proteínas. La sobrevivencia fue del 71.4% y el IR más elevado se obtuvo con 30% de proteínas (0.81g/45 días).

A estos resultados correspondió un ICA cuyo coeficiente calórico fue 0.9% el de la ENPA fue de 0.02% , los cuales fueron los más bajos de todos los tratamientos. Las razones O:N tanto de ayuno como post-alimentaria obtenidas con 30% de proteínas indicaron, el catabolismo de lípidos y proteínas (35.2 ± 2.4 y 43.8 ± 2.4 , respectivamente).

El comportamiento de los juveniles de P. setiferus, tanto desde el punto de vista nutricional, como fisiológico, confirman que las necesidades de proteína dietética se encuentran en 30% de proteína. A este respecto Andrews et al (1972) reportó que el requerimiento proteico de estos organismos se encontró dentro un rango de 28 a 32%.

Dado que los juveniles de P. setiferus emplearon como sustrato metabólico a los lípidos y las proteínas, lo cual se reflejó en los coeficientes calóricos estimados para el ICA (0.9) y la ENPA (0.02%), puede deducirse que los costos de degradación del alimento fueron bajos, y que la mayor parte de la proteína fue canalizada hacia el crecimiento. Se puede también señalar que la

razón E/P 11.6 resultó ser la más adecuada para los juveniles de P. setiferus. Este valor resultó más elevado que el reportado para P. monodon (7.4%, Sedgwick, 1979), mientras que se mantuvo dentro del intervalo reportado para P. japonicus (6 a 12%, Deshimaru y Kuroki, 1974).

El nivel de inclusión de lípidos fijado en 6%, promovió una adecuada y balanceada respuesta de los juveniles de P. setiferus. Andrews *et al* (1972), reportaron que 10% de lípidos inhibe el crecimiento de los juveniles de P. setiferus, mientras que Forster y Beard (1973) mostraron que 15% de lípidos resultó perjudicial en el crecimiento de Palaemon serratus. Sin embargo para juveniles de P. duorarum se reportó un mejoramiento del crecimiento con 10% de lípidos dietéticos (Sick y Andrews, 1973).

Ahora bien, en la presente investigación se pudo constatar la disminución del requerimiento de proteínas dietéticas con el cambio de la fase postlarval a la juvenil en el camarón P. setiferus. Los resultados obtenidos en este estudio señalan que esta disminución no es abrupta sino gradual. Las postlarvas de 30 días mostraron un requerimiento de proteínas de 50%, mientras que a los 40 días fue de 40% y el de los juveniles descendió a 30%.

A este respecto, Lovett y Felder (1989) han señalado una serie de cambios morfológicos, cinemáticos y de actividad enzimática del aparato digestivo que se correlacionan cercanamente con los cambios en las necesidades de proteína observadas en este

trabajo. Las postlarvas de 30 días aún no terminan de desarrollar ni el molino gástrico, ni la glándula del intestino medio, ya que los conductos de esta glándula que se conectan con el intestino medio se encuentran aislados.

Las postlarvas de 40 días ya presentan los túbulos de la glándula del intestino medio completamente ramificados, tal como se encuentran en la forma adulta.

Desde el punto de vista cinemático, Lovett y Felder (1990a) reportaron que durante los primeros subestadios de la fase postlarval, aunque alguna parte del quimo entra a la glándula del intestino medio vía la glándula del filtro, la mayor cantidad pasa directamente del intestino medio hacia ésta. Cuando los camarones tienen acceso ilimitado al alimento, siguen alimentándose a pesar de que el intestino medio se encuentra lleno de quimo. En este caso el alimento no utilizado se convertirá en heces. Estos autores han observado que en estas condiciones puede darse una actividad de rejurgitamiento de una parte del quimo hacia la glándula del intestino medio, aunque el alimento que se encuentra a partir del segundo segmento abdominal, no es regurgitado y por lo tanto es desperdiciado afectando directamente a la asimilación del mismo.

Los cambios ontogenéticos de la actividad enzimática están correlacionados con el desarrollo de la glándula del intestino medio (Lovett y Felder, 1990b). Las actividades enzimáticas expresadas en función de la proteína soluble de la glándula del

intestino medio siguen un patrón que es interesante detallar para poder establecer algunas comparaciones con los requerimientos de proteínas, carbohidratos y lípidos obtenidos en la presente investigación.

Lovett y Felder (1990 b) han reportado para larvas y postlarvas de P. setiferus que las actividades de las proteasas son bajas en Nuaplio V, y se incrementan ligeramente durante el resto del desarrollo larval. Posteriormente estas actividades permanecen relativamente constantes, hasta la fase postlarval de 21-28 días, y luego se incrementan en las postlarvas 35 días. La actividad de amilasa se mantiene esencialmente constante (y baja) durante el desarrollo larval, pero después de las postlarvas de 4 días, la actividad se incrementa constantemente durante el resto de la fase postlarval. La actividad estereolítica es la única que presenta un pico durante los subestadios de Mysis, y durante el desarrollo postlarval se incrementa ligeramente.

Hasta el momento se han planteado diversas hipótesis acerca de las posibles relaciones que se pueden establecer entre la digestión del alimento y los requerimientos nutricionales en estos crustáceos. Particularmente importante es el análisis del contenido proteico de los alimentos y la actividad de las enzimas proteolíticas. Al respecto se ha planteado que los alimentos con insuficiente contenido proteico, estimulan la actividad enzimática de los camarones (Le Vay et al, 1993, Lee y Lawrence, 1985). También se ha señalado que el requerimiento proteico óptimo está correlacionado positivamente con la actividad de las

enzimas proteolíticas y negativamente con respecto a la actividad de las α -amilasas (Chen, 1993).

Sin embargo Lovett y Felder (1990b) señalan que aunque la dieta altera la actividad enzimática, no parece ser el principal factor que regula el cambio ontogenético de esta .

Se ha señalado que existe una correlación entre el estado nutricional y la ultraestructura de las células de la glándula del intestino medio (Storch, et al, 1984). El estado de las células de este órgano es un indicador sensible del valor nutricional de las dietas, especialmente las células R, que son las encargadas de la absorción de nutrientes (Vogt et al, 1985)

En conclusión, y según la evidencia aportada por Lovett y Felder (1989, 1990a y 1990b) el aparato digestivo de las postlarvas de 49 días ha alcanzado la forma adulta, tanto desde el punto de vista morfológico, como funcional.

Sin embargo en este estudio se pudo apreciar un desfase entre los cambios estructurales y funcionales y los requerimientos de proteínas en los juveniles de P setiferus (Tabla 12). Las tasas de crecimiento más elevadas observadas en el día 15 de la investigación, se obtuvieron con 40 y 50% de proteínas, que resultaron 20% mayores que con los otros tres niveles de proteínas probados. Esto correspondería a organismos de 57 días posteriores a la última muda metamórfica. Para el segundo muestreo, el valor más elevado se obtuvo en 30% de proteínas,

aunque no se presentaron diferencias significativas con 40 y 50% de proteínas. Sin embargo a partir del tercer muestreo, se observó una diferencia significativa entre la tasa de crecimiento estimada para el tratamiento con 30% de proteínas, con respecto a los demás tratamientos ($p < 0.05$).

A partir de los valores óptimos de las tasas de crecimiento se construyó una curva hipotética de crecimiento de las postlarvas y los juveniles de *P. setiferus* (Fig 78). Esta curva pone de manifiesto el caracter gradual del cambio de las necesidades de proteínas para esta especie. Esta estimación, puede tener implicaciones de importancia para la producción de alimentos artificiales, ya que los niveles de inclusión de las proteínas deberían ajustarse al cambio ontogenético del requerimiento de este nutriente de estos crustáceos.

Penaeus duorarum

En el experimento 4 donde se evaluaron las necesidades de proteínas de las postlarvas de 32 días de edad de *P. duorarum*, se observó que con 50% de proteínas se obtuvo el peso final, sobrevivencia e IRB mejores en comparación con los obtenidos en los otros niveles proteicos (Tabla 11). El ICA representó el 2.12% de la energía digestible y fue 2.1 veces menor que el máximo valor obtenido. La ENPA resultó 2.5 veces menor que la máxima obtenida y le correspondió el 1.63% de la energía digestible. Tanto la razón O:N de ayuno como la post-alimentaria indicaron que estas postlarvas catabolizaron proteínas puras. (Fig 39)

Aunque el efecto calorígeno producido por el alimento mantuvo una tendencia a aumentar conforme se incrementó el contenido proteico de las dietas (Tabla 16), los valores mayores superiores se presentaron en los niveles de 60 y 65% de proteínas. La misma tendencia se pudo apreciar en cuanto a la excreción nitrogenada post-alimentaria. Es interesante señalar que a diferencia de P. setiferus las postlarvas de P. duorarum degradaron una mayor cantidad de proteína dietética con fines energéticos, lo cual se pudo observar a través de la alta proporción de la participación de la ENPA en el ICA, del coeficiente del ENPA en relación con la energía digestible y de las razones O:N (Tabla 16 y Fig 39).

En cuanto a los valores de O:N de ayuno y alimentados indicaron que los camarones catabolizaron únicamente proteínas (Fig 39), lo cual contrasta con lo reportado para los juveniles de esta especie (Shafer, 1968). En contraste los juveniles de P. duorarum cuando se encontraron en ayuno utilizaron principalmente las reservas de lípidos y proteínas. Esto sugiere que posiblemente un nivel de lípidos del 6% fue insuficiente para proporcionar la energía necesaria para las funciones metabólicas. Así que las postlarvas tendrían que emplear la proteínas más con fines energéticos que para la formación de nuevo tejido. Esto se constató con el experimento 6, dedicado a verificar el requerimiento de lípidos en relación con las proteínas dietéticas.

En el experimento en el que se analizó la relación entre las

proteínas y la energía por medio de la variación de los carbohidratos dietéticos (Exp 5), se obtuvo el crecimiento más elevado con 40% de proteínas y 4 kcal/g, el cual no fue significativamente diferente del tratamiento con 40% de proteínas y 3 kcal/g ($p > 0.05$). Esto sugiere que el contenido proteico fue un factor determinante en el crecimiento de las postlarvas, independientemente de la energía de las dietas.

La tendencia al mejoramiento del crecimiento que se observó con 40% de proteínas y 4 kcal/g de energía puede estar relacionada con el aumento de la energía total de la dieta, y particularmente debida al incremento en el nivel de inclusión de los carbohidratos dietéticos. Por esto es necesario analizar los costos de degradación de ambas dietas para poder determinar el requerimiento no sólo de las proteínas, sino de la energía total y los carbohidratos para estos organismos.

El valor del ICA obtenido con 40% de proteínas y 4 kcal/g fue 1.7 veces menor que con 40% de proteínas y 3 kcal/g. Esto señala que a pesar de que estos dos tratamientos contenían el mismo contenido de proteínas (40%), los cambios en la energía total de las dietas provocaron cambios en los costos asociados con su degradación. Así cuando el nivel de carbohidratos fue de 11.48%, la cantidad de energía requerida fue mayor que cuando el alimento contenía 36.47% de carbohidratos.

Esto se observó más claramente al contrastar los resultados de los coeficientes calóricos de ambas dietas, ya que en 40% de

proteínas con 4 kcal/g el coeficiente del ICA en la energía digestible fue del 4.78%, mientras que en 40% de proteínas con 3 kcal/g el coeficiente calórico del ICA fue de 10.62%.

Los valores del incremento de calor aparente parecen ser resultado en buena medida de la excreción nitrogenada, como se puede constatar en el análisis de la ENPA.

La participación de la ENPA en el ICA indicó que la excreción nitrogenada post-alimentaria contribuyó más fuertemente cuando los carbohidratos de la dieta fueron bajos (11.47%), que cuando éstos se elevaron a 36.47% (tabla 16). Los coeficientes calóricos de la ENPA mantuvieron la misma tendencia en estos tratamientos, siendo el valor más bajo (0.45%) el correspondiente a la dieta con alta energía, y el más elevado se presentó en la dieta con baja energía (2.18%). Esto indicó que la excreción nitrogenada fue más elevada, cuando los carbohidratos de la dieta fueron relativamente bajos (11.47%). La base de los efectos calorigénicos del alimento en las postlarvas se encuentra en los sustratos empleados para la obtención de energía.

En relación con el sustrato metabólico de ayuno, el tratamiento con 40% de proteínas y 4 kcal/g quedó ubicado en el rango del catabolismo de proteínas puras. En cambio el tratamiento con 40% de proteínas y 3 kcal/g la razón O:N de ayuno (96.7 ± 16.9) manifestó el catabolismo de lípidos y proteínas, con un posible predominio de los primeros.

En los organismos alimentados las razones O:N, fueron bastante similares siendo de 32.3 para el tratamiento de 40% de proteínas con 4 kcal/g y de 24.4 para la dieta con 40% de proteínas, pero con 3 kcal/g. Esto sugiere que en las postlarvas alimentadas el sustrato metabólico, fue la mezcla de lípidos y proteínas.

Lo realmente interesante de este experimento es que las postlarvas de 40 días de *P. duorarum* admiten en su dieta, con buenos resultados, un rango amplio de carbohidratos que va de 11.48 a 36.47%,.

Cabe destacar que al contrario de lo observado en las postlarvas de *P. setiferus*, en *P. duorarum* se presentó un efecto benéfico de niveles de inclusión relativamente elevados de los carbohidratos dietéticos. A este respecto, Sick y Andrews (1973), reportaron un nivel de inclusión óptimo de 30% de almidón de maíz, en los juveniles de *P. duorarum*, el cual quedó dentro del rango obtenido en la presente investigación.

Aunque no se cuenta con evidencia directa sobre el mecanismo que explica el requerimiento relativamente elevado de los carbohidratos dietéticos en las postlarvas de *P. duorarum*, se pudiera señalar que se ha detectado una mayor digestibilidad de la quitina en los juveniles de esta especie, cuando fue comparado con *P. setiferus* y *P. vannamei* (Clark *et al*, 1993). Esto podría sugerir que *P. duorarum* debería poseer una mayor capacidad de almacenamiento de glucógeno en las células R de la glándula del intestino medio.

Por otra parte, el amplio rango de carbohidratos obtenido en las postlarvas de P. duorarum sugiere la necesidad del estudio de las enzimas responsables de la degradación de este nutriente, ya que los requerimientos nutricionales de cada fase del ciclo de vida pueden reflejarse a través de las actividades enzimáticas (Lee-Shing y Bonn-Ning, 1992).

El carbohidrato incluido en las dietas usadas en todos los experimentos fue la dextrina, la cual es un producto intermediario de la degradación del almidón en la secuencia almidón - dextrina- maltosa- glucosa (Tacon 1990). Aunque en general en los invertebrados no está clara la correlación entre las actividades de las carbohidrasas y la dieta (Barnard, 1973), se ha reportado para las postlarvas y juveniles y adultos de P. monodon un aumento importante en la actividad de la α -amilasa (Lee-Sing y Bonn-Ning, 1992).

También se ha reportado la presencia de elevadas actividades específicas de la maltasa (α -glucosidasa) en juveniles de la jaiba Callinectes sapidus. Esto sugiere la posibilidad de la digestión del almidón (cuyo componente clave es la maltosa) contenido en las plantas vasculares presentes en su dieta (Mc Cintock et al, 1991). Aunque para P. monodon, se reportó un pico de la actividad de la maltasa en Protozoa III, para luego disminuir en las siguientes fases de su ciclo de vida (Lee-Shing y Bonn-Ning, 1992).

La variación de los lípidos y las proteínas en las dietas con

niveles fijos de carbohidratos (12%) (Exp 6) produjeron los pesos finales más elevados en las postlarvas alimentadas con 40% de proteínas con 3 kcal/g de energía (46.3 ± 3 mg). Sin embargo no se presentaron diferencias significativas con 45% de proteínas y 4 kcal/g de energía (45.6 ± 1.2 mg).

Estos resultados sugieren que el requerimiento de proteínas de las postlarvas 40 días de *P. duorarum* podría situarse en un rango entre 40 y 45%. La aparente poca definición de las necesidades de proteínas en las postlarvas de este bioensayo sugiere que se produjeron dos situaciones de equilibrio entre los nutrientes energéticos de estas dietas, para obtener crecimientos similares.

De acuerdo con Beamish et al (1975), se puede sugerir que la tendencia al mejoramiento del crecimiento de las postlarvas alimentadas con 40% de proteínas y 3 kcal/g, podría indicar que esos niveles dietéticos son los requeridos por estos organismos. Al analizar las respuestas fisiológicas medidas se puede determinar de manera integral las necesidades nutricionales de los camarones.

Al analizar los resultados obtenidos en cuanto a la sobrevivencia, se observó que se produjo una mortalidad mayor con 40% de proteínas y 3 kcal/g que en 45% de proteínas con 4 kcal/g. La misma tendencia de la sobrevivencia se presentó en los valores de IRB obtenidos para estos dos tratamientos, siendo el más elevado el de 45% de proteínas y 4 kcal/g (Fig 20).

En lo que se refiere al ICA, el valor obtenido para el tratamiento con 40% de proteínas y 3 kcal fue mayor que el de la dieta con 45% de proteínas y 4 kcal/g. Los coeficientes estimados en relación con la energía digestible de la dieta fueron los más elevados del bioensayo (13.46 y 8.63%, respectivamente). Esto podría implicar que una proporción importante de la energía ingerida fue canalizada hacia la degradación, absorción y asimilación de los nutrientes (Tabla 18).

Sin embargo, el incremento de calor aparente relativamente alto obtenido en las postlarvas de P. duorarum alimentadas con estas dietas, no afectó su crecimiento, aunque este último fue mayor para el tratamiento con 40% de proteínas y 3 kcal/g con respecto a la dieta con 45% de proteínas y 4 kcal/g.

Los valores de la ENPA obtenidos en estos tratamientos sugieren que la excreción nitrogenada fue relativamente baja si se le compara con el resto de las dietas probadas (Tabla 18). Los coeficientes de la ENPA en relación con la energía digestible mantuvieron esta tendencia (0.47 y 0.9%, respectivamente), lo cual indica que efectivamente en términos proporcionales los costos de la energía invertida en la excreción nitrogenada fueron bajos, con respecto a los demás tratamientos de este experimento (Tabla 18). Esto podría constituir un elemento importante para explicar valores del crecimiento obtenidos, ya que a pesar de que los valores del ICA fueron elevados, fue canalizada relativamente poca energía en la excreción nitrogenada.

Lo anterior queda corroborado con el análisis de los sustratos metabólicos empleados por las postlarvas de P. duorarum. Las razones O:N de ayuno de los camarones alimentados con 40% de proteínas y 3 kcal/g y 45% de proteínas y 4 kcal/g correspondieron al catabolismo de las proteínas puras (3.4 y 2.8, respectivamente). Sin embargo los valores de O:N post-alimentarios señalan que las postlarvas utilizaron como sustratos metabólicos a los lípidos y las proteínas. Los resultados de la razón O:N post-alimentaria muestran que los lípidos dietéticos pudieran ser los responsables principales del aporte de energía para las necesidades de mantenimiento de estos organismos (Tabla 22 del Anexo).

En términos generales ambos tratamientos no manifiestan diferencias importantes en cuanto a los efectos calorigénicos del alimento, salvo la referida a la ENPA, que en el caso de la dieta con 40% de proteínas, y 3 kcal/g fue menor a la que se obtuvo con 45% de proteínas y 4 kcal/g.

Sin embargo vistos de conjunto los resultados obtenidos en este bioensayo, se puede proponer que las postlarvas de P. duorarum, mantienen un requerimiento de proteínas del 40%, ya que aunque no hubo diferencias significativas con 45% de proteínas, si se manifestó una mejoría en el crecimiento. Las necesidades de lípidos de estuvieron dentro de un rango comprendido entre 8.26 y 16.9%, cuando las dietas contenían 12% de carbohidratos.

Al integrar los resultados obtenidos en los experimentos

realizados con las postlarvas de P. duorarum, se puede señalar que al igual que en P. setiferus, se verifica un cambio gradual del requerimiento de proteína. En las postlarvas de 32 días fue de 50%, mientras que en las postlarvas de 40 días, el requerimiento de proteína bajó a 40% de proteínas.

El requerimiento de lípidos se situó en el intervalo de 8.26 a 16.9%, cuando los carbohidratos se suministraron en 12%. Cabe aclarar que el nivel inclusión de los lípidos del experimento 5 fue de 8.5% y el rango de los carbohidratos fue de 11.48 a 36.47%. Estos valores sugieren que las postlarvas de P. duorarum admiten un amplio rango de ambos nutrientes en su dieta.

Por otra parte las necesidades de carbohidratos de las postlarvas de 40 días se ubicaron en un rango que va de 11.48% (o 12%) a 36.47%, mientras que el intervalo del requerimiento de lípidos fue de 8.26 (8.5) a 16.9%.

Aunque la comparación directa de los resultados obtenidos para las postlarvas de P. setiferus y P. duorarum no es posible debido a que son experimentos diferentes, si se podrían establecer algunos planteamientos de orden general que son de interés tanto para la biología de las especies aquí estudiadas, particularmente los referentes a sus necesidades nutricionales en condiciones de cautiverio.

Para tal fin, se estimó la tasa instantánea de crecimiento (TIC) de los tratamientos óptimos de cada experimento (Tabla 20). Este

parámetro ha sido empleado para poder establecer algunas comparaciones entre los distintos experimentos de nutrición en otras especies de camarones peneidos (Castille et al, 1993).

En general se puede señalar que las postlarvas de P. setiferus y P. duorarum presentaron tasas de crecimiento menores conforme aumentó la edad (Tabla 20). Este mismo comportamiento fue reportado por Castille et al (1993), para las postlarvas tempranas de P. vannamei. Estos autores demostraron que el crecimiento en las postlarvas tempranas se ajusta mejor al modelo exponencial que al modelo lineal.

El cálculo de este parámetro evidenció también que cuando se modificaron los niveles de inclusión de los lípidos en las dietas (Exp 3 y 6), se produjeron crecimientos menores, tanto en las postlarvas de P. setiferus como en las de P. duorarum.

Aunque de manera general se ha señalado que los camarones menores a los 5 g de peso pueden ser alimentados con piensos que contengan 45% de proteína (Akiyama y Dominy, 1990), esta investigación demostró que el requerimiento de proteínas cambia con la edad y que tiende a disminuir gradualmente. Además el exceso de proteínas resultó perjudicial para los organismos, como se pudo observar a través del análisis de su respuesta nutricional y fisiológica

A partir de los resultados de este estudio se puede señalar que tanto el requerimiento de las postlarvas de P. setiferus como

las de P. duorarum, está entre 40 y 50% de proteínas, según su edad . Este requerimiento resultó ser menor al que se reportó para especies como P. monodon, el cual se ubicó en 55% de proteínas (Bages y Sloane, 1981), P. japonicus con 54% de proteínas (Deshimaru y Kuroki, 1974).

Particularmente notoria es la diferencia entre el requerimiento de proteínas reportado para las postlarvas de P. schmitti, las cuales requieren 60% de proteína (García y Galindo, 1990 y Gaxiola, 1991) y el obtenido para P. setiferus. A pesar de haberse utilizado dietas muy similares esta diferencia llama la atención pues se ha demostrado que ambas especies son genéticamente cercanas y pueden producir híbridos (Bray *et al*, 1990). Posiblemente diferencias ecológicas provoquen requerimientos nutricionales distintos.

Por otra parte, los requerimientos de proteínas de las postlarvas de P. setiferus y P. duorarum fueron similares a los reportados para P. aztecus con 45% de proteínas (Hysmith *et al*, 1972); P. indicus con 44% (Colvin, 1976); P. californiensis con 44% (Colvin y Brand, 1977); P. merquiensis con un rango entre 34 y 42% (Sedgwick, 1979); P. stylirostris, con 44% (Colvin y Brand, 1977). Sin embargo el requerimiento de P. vannamei con un rango entre 30 y 35% de proteínas fue menor (Colvin y Brand, 1977).

Las necesidades de carbohidratos dietéticos obtenidas para las postlarvas de P. setiferus (12%) se encuentran muy por debajo con respecto a las reportadas para otras especies de camarones. Para

P. monodon se reportó que un 20% de carbohidratos puede satisfacer sus necesidades (Bautista, 1986). Para las postlarvas de *P. schmitti* se reportó un rango de 20-22% de este nutriente (Gaxiola, 1991). Estos resultados contrastan con el amplio rango del nivel de inclusión de los carbohidratos permisible en las postlarvas de *P. duorarum* (11.47-36.47%).

Para los juveniles de las dos especies aquí estudiadas, se ha reportado el mejoramiento de las tasas de crecimiento cuando se incluyó almidón de maíz en dietas (particularmente 40% en los juveniles de *P. duorarum*) donde los niveles proteicos se mantuvieron constantes y los lípidos bajos (1-2%) (Andrews *et al*, 1972; Sick y Andrews, 1973).

En cuanto a los lípidos, debe señalarse que de las distintas clases que existen, se mantuvieron fijos los niveles de inclusión del colesterol (0.5%) y la lecitina (rica fuente de fosfatidilcolina, en 1.0%), por lo que las variaciones que se establecieron se relacionaron con los ácidos grasos polinsaturados. En todos los experimentos se mantuvo fija la proporción de ácidos grasos de la serie w6 y w3, a través de la inclusión en partes iguales del aceite de girasol y el aceite de hígado de bacalao. A este respecto se ha reportado que los camrones peneidos requieren de estas dos series de ácidos grasos, debio a que no poseen la habilidad de sintetizarlos de novo (Tacon, 1990).

Esto se estandarizó de esta manera porque el objetivo principal del análisis de los niveles totales de inclusión de los lípidos

totales, estuvo encaminado a avanzar en el conocimiento del balance energético de estos crustáceos.

El nivel de inclusión de los lípidos óptimo reportado para las postlarvas (8.26 a 8.5%) y juveniles de P. setiferus (6%) fueron menores al 10%, tal como reportó Andrews et al (1972). Estos valores coincidieron con diversas especies de camarones peneidos, tales como P. japonicus 8% (Deshimaru y Shigeno, 1972). Y contrastan con P. schmitti cuyas postlarvas presentaron un requerimiento del 3%. el cual es el valor más bajo reportado para los camarones peneidos (Gaxiola, 1991).

Por el contrario las postlarvas de P. duorarum mostraron un requerimiento de lípidos dentro de un amplio rango (8.26 a 16.9%). El nivel superior de este rango, fue superior al límite máximo reportado para P. monodon, el cual fue del 15%. Como antecedente se puede mencionar que Sick y Andrews (1973), reportaron buenos crecimientos en los juveniles de esta especie con una dieta en la que se incluyó un 10% de lípidos.

Por último, en lo que respecta a la energía total de las dietas, se pudo apreciar que las postlarvas de P. setiferus requirieron de 3 kcal/g de energía total. Cuando se variaron los carbohidratos las postlarvas de P. duorarum presentaron necesidades de energía de 3 kcal/g. Sin embargo cuando se variaron los lípidos el requerimiento de energía dependió del nivel proteico, ubicándose en 3 kcal/g, cuando el nivel proteico fue de 40%, y de 4 kcal/g cuando el nivel proteico fue de 45%.

Es interesante señalar de acuerdo con Sedgwick (1979), que el control de consumo de alimento por medio de la energía dietética, convierte al nivel proteico óptimo en un concepto dinámico y dependiente de la cantidad de energía no-proteica.

Esta puede ser la causa de las variaciones en el requerimiento de proteínas y energía de las postlarvas de P. duorarum.

Por otra parte la razón Proteína/Energía demostró también ser un concepto dinámico, que no se mantiene, cuando se varían los nutrientes energógenos no proteicos. Esto quedó ampliamente demostrado, cuando se analizaron a la luz de esta razón los resultados del crecimiento de las postlarvas de P. setiferus.

En los experimentos 2 y 3, se mantuvieron fijas las razones P/E, aunque se variaron los nutrientes energógenos no proteicos. Así la razón de 100 mg de prot/kcal, resultó de la combinación de 30% de proteínas con 3 kcal/g, mientras que un segundo valor emergió de 40% de proteínas con 4 kcal/g. Esta razón produjo valores en crecimiento diferentes (Fig 2 y 3). Estas variaciones en el crecimiento de las postlarvas demostraron que en la razón proteína/energía, la naturaleza de los nutrientes energógenos no proteicos, define en buena medida el valor óptimo, y no sólo se rige por el nivel proteico.

A manera de resumen se puede señalar que tanto las postlarvas de P. setiferus, como las de P. duorarum, se comportaron de la misma manera en cuanto a la disminución gradual del requerimiento de proteínas. Las postlarvas de 30 días siendo requirieron de 50%

de proteínas. Las postlarvas de 40 días, requirieron 40% de proteínas, lo cual quedó confirmado con los experimentos realizados.

Sin embargo, en lo que se refiere a las necesidades de carbohidratos y lípidos, se manifestaron claras diferencias entre las dos especies. Las postlarvas de *P. setiferus* mostraron requerimiento de carbohidratos de 12% y de lípidos 8.26 a 8.5, a diferencia de *P. duorarum*, cuyos requerimientos de carbohidratos oscilaron entre 11.48 a 36.47% para los carbohidratos y de 8.26 a 16.9% de lípidos.

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

El estudio de las necesidades nutricionales de las postlarvas de P. setiferus y de P. duorarum así como de los juveniles de P. setiferus ha demostrado la existencia de diferencias tanto específicas, como a nivel de los cambios ontogénéticos dentro del ciclo de vida. Por ello se recomienda la elaboración de alimentos artificiales, tomando en cuenta estas diferencias, para poder mejorar las condiciones de cultivo de estas especies de camarones peneidos.

Estas necesidades nutricionales pueden ser desglosadas de la siguiente manera:

- 1.- El requerimiento de proteínas dietéticas de las postlarvas de 30 días de P. setiferus y de 32 días de P. duorarum, se situó en 50% de proteínas, cuando la energía dietética fue de 3.83 kcal/g.
- 2.- Sin embargo, mientras que las postlarvas de P. setiferus emplearon como sustrato metabólico, tanto en condiciones de ayuno, como alimentadas la mezcla de lípidos y proteínas, las postlarvas de P. duorarum catabolizaron únicamente proteínas. Esto se reflejó en las diferencias obtenidas respecto al efecto calorigénico del alimento.
- 3.- El requerimiento de proteínas dietéticas de las postlarvas de 40 días de P. setiferus fue de 40% y 3 kcal/g de energía digestible.

4.- Las necesidades de lípidos dietéticos de las postlarvas de 40 días de P. setiferus se mantuvieron en un rango muy estrecho entre 8.26 y 8.5%.

5.- Los carbohidratos dietéticos de las postlarvas de 40 días P. setiferus fueron requeridos en un 12%.

6.- Independientemente de la variación de los carbohidratos (Exp 2) y los lípidos (Exp3) dietéticos, las postlarvas de P. setiferus de 40 días, catabolizaron con fines energéticos la mezcla de lípidos y proteínas en condiciones de ayuno, y las proteínas puras como producto de la alimentación.

7.- Se recomienda la repetición del Experimento 3, para poder descartar la influencia del descenso brusco de la temperatura, producido por el frente frío, sobre los porcentajes de sobrevivencia de estas postlarvas.

8.- Al igual que P. setiferus las postlarvas de 40 días de P. duorarum mostraron un requerimiento de proteínas dietéticas de 40% y 4 kcal/g de energía digestible total, aunque cuando se variaron los lípidos dietéticos (Exp 6) las necesidades de este nutriente se situaron en un rango de 40 a 45%, lo cual podrá ser resultado de distintos equilibrios establecidos entre los nutrientes energéticos de ambas dietas.

9.- En particular el tratamiento con 45% de proteína produjo una excreción nitrogenada mayor que la obtenida en 40% de proteína, producto del uso de proteínas puras como sustrato metabólico.

Esto se vio reflejado en el coeficiente calórico de la ENPA en relación con la energía digestible.

10.- Sin embargo, en lo que se refiere a las necesidades de los carbohidratos, a diferencia de P. setiferus las postlarvas de P. duorarum se mantuvieron en amplio rango que fue de 11.48 a 36.47%.

11.- Las necesidades de lípidos dietéticos de las postlarvas de P. duorarum también se ubicaron en rango bastante amplio que fue de 8.26 a 16.9%

12.- En cuanto al sustrato metabólico, las postlarvas de P. duorarum emplearon solamente proteínas para fines energéticos en condiciones de ayuno, mientras que las alimentadas emplearon una mezcla de lípidos y proteínas.

13.- Se demostró que existe una disminución gradual de las necesidades de proteínas dietéticas conforme avanza la fase postlarval de las dos especies de camarones peneidos aquí estudiadas. Para las postlarvas de 30 días fue de 50% de proteínas y las postlarvas de 40 días mostraron un requerimiento de 40%.

14.- En el caso específico de P. setiferus el requerimiento de proteínas disminuyó hasta 30% en la fase juvenil. Cabe señalar que esta disminución de las necesidades de proteína en la transición de la fase postlarval a la juvenil ocurre de manera desfasada con los cambios estructurales, reportados por Lovett

y Felder (1989, 1990a y 1990b).

15.- Las necesidades de proteínas de los juveniles de P. setiferus se ubicaron en 30% de proteínas, con 3.5 kcal/g de energía digestible total.

16.- Los sustratos metabólicos empleados por los juveniles de P. setiferus tanto en ayuno como alimentados fue la mezcla de proteínas y lípidos. Esto se reflejó en el efecto calorgénico del alimento evaluado a través del coeficiente calórico del ICA.

17.- Se recomienda la profundización del estudio de las necesidades nutricionales de las postarvas y los juveniles de P. setiferus y P. duorarum a través del seguimiento de las actividades de las enzimas digestivas, con la finalidad de detectar los posibles mecanismos que están involucrados en la digestión, asimilación y utilización de los nutrientes, especialmente los lípidos y para el caso específico de P. duorarum de los carbohidratos.

18.- Estas investigaciones básicas son imprescindibles para la correcta formulación de las dietas artificiales que son la columna vertebral del mantenimiento y crecimiento de los camarones peneidos en condiciones controladas, especialmente del cultivo intensivo de estos organismos, en donde el alimento artificial es el responsable único de la alimentación de estos organismos.

REFERENCIAS

- Ackefords, H., J.D. Castell, L.D. Boston, P. Råfi y M. Svensson. 1992. Standard experimental diets for crustacean nutrition research II. Growth and survival of juvenile crayfish Astacus astacus (Linne) fed diets containing various amounts of protein, carbohydrates and lipid. Aquaculture 104: 341-356.
- Akiyama, D.M. y W.G. Dominy. 1989. Penaeid shrimp nutrition for the commercial fed industry. Texas Shrimp Farming, Manual 1: Growth Technology. tech. Report fo Texas Agriculture Extension Service and Texas A and M University. Sea Grant College Program. USA: 50 pp.
- Alava, V.R. y C. Lim. 1983. The quantitative dietary protein requirements of Penaeus monodon in a contolled environment. Aquaculture 30: 53-61.
- Aldrich, J.C. 1975. An imporved method for the measurement of CO₂ in marine animals. applied to three species of decapods. Mar. Biol. 29: 227-282.
- Alfonso, E., L. Ramos, E. Díaz-Iglesia, T. García y C. Rosas. 1993. Manual del II Curso Internacional de Producción de Postlarvas de camarones Peneidos del Atlántico de América, Campeche, Cam, México. Coordinación de Servicios Editoriales de la Fac. de Ciencias, UNAM, México: 133 pp.
- Anderes, B. 1983. Espectro alimentario de los camarones rosado y blanco (Penaeus notialis y P. schmitti) en la Ensenada de la Broa. Rev. Cub. Inv. Pesq. 8(1): 51-64.
- Andrews, J.W., L.V. Sick y J. Baptist. 1972. The influence of dietary and energy levels on growth and survival of penaeid shrimp. Aquaculture 1: 431-347.
- AQUACOP. 1977. reproduction in captivity and growth of Penaeus monodon Fabricius in Polynesia. Proc. World. Maricult. Soc. 8: 927-945.
- AQUACOP. 1978. Study of nnutrition requirements and growth of Penaeus merguensis in tanks by means of purified and artificial diets. Proc. World. Maricult. Soc. 9: 225-234.
- Arredondo, J.L. 1993. Conferencia Inaugural del II Curso Internacional de Producción de Postlarvas del Atlántico de América. Agosto de 1993. Campeche, Cam. México.
- Bages, M. y L. Sloane. 1981. Effects of dietary protein and starch levels on growth and survival of Penaeus monodon (Fabricius) postlarvae. Aquaculture 25: 117-128.

- Balazs, G.H., E. Ross y C. Brooks. 1973. Preliminary studies on the preparation and feeding of crustacean diets. Aquaculture 2: 369-377.
- Banard 1973. En C.L. Prosser (ed). Comparative Animal Physiology. 3a ed. Wiley-Liss, New York.
- Bautista, M. 1986. The response of Penaeus monodon juveniles to varying protein/energy ratios in test diets. Aquaculture 53: 229-242.
- Beamish, F.W.H. y E.A. Trippel. 1990. Heat increment: A static or dynamic dimension in bioenergetic models. Trans. of. The Amer. Fish Soc. 119: 649-666.
- Borsook, H y H.M. Winegarden. 1931. The work of kidney in the production of urine. Proc. Nat. Acad. Sci. 17: 13-28.
- Bottino, N., J. Gennity, M.L. Lilly, E. Simone y G. Finne. 1980. Seasonal and nutritional effects and the fatty acid of three species of shrimp Penaeus setiferus, P. aztecus and P. duorarum. Aquaculture 19: 139-145.
- Bray, W.A., A.L. Lawrence, L.J. Lester, y L. Smith. 1990. Hybridization of Penaeus setiferus (Linnaeus, 1767) and Penaeus schmitti Burkenroad, 1936 (Decapoda). Jour. Crustacean Biology 10 (2): 278-283.
- Brafield, A.F. y D.J. Solomno. 1972. Oxycaloric coefficients for animals respiring nitrogenous substrates. Comp. Biochem. Physiol 43A : 837-841.
- Brison, S. y D.R. Pace. 1978. Growth, survival, and food conversion efficiency of early juvenile penaeid prawns in the presence and the absense of benthic macrophytes. Publ. Inst. Pesqui. Mar. 128: 1-14.
- Brody, S. 1945. Bioenergetics and growth. Reshold, New York: 300 PP.
- Capuzzo, H.C. y B.S. Lancaster. 1979. The effects of dietary carbohydrates levels on protein utilization in the american lobster Homarus americanus. Proc. World. Maricult. Soc. 10. 689-700.
- Campbell, J.W. 1991. Excretory Nitrogen metabolism. En Prosser (ed). Comparative Animal Physiology. 4a. ed. Willey-Liss, New York.
- Carefoot, T.H. 1987. The effect of diet quality on oxygen consumption in the supralittoral isopod Ligia pollasii. Comp. Biochem. Physiol 87A: 989-992.

Castell, J.D., J.C. Kean, D.G.C. Mc Cann, A.D. Boghem, D.E. Conklin, L.R.D. D'Abramo. 1989. A standard reference diet for crustacean nutrition research II. Selection of a putrefaction procedure for the production of the rock crab Cancer imoratus protein ingredient. Jour. World Aquacult. Soc. 20 (3): 100-106.

Castille, F.L., T.M. Samocha, A.L. Lawrence, H. He, P. Frelief y F. Jaenke. 1993. Variability in growth and survival of early postlarval shrimp (Penaeus vannamei, Boone, 1931). Aquaculture 113: 65-81.

Chong, V.C. y A. Sasekumar. 1981. Food and feeding habits of the white prawn penaeus merquiensis. Mar. Ecol. Prog. Ser. 5: 185-191.

Clifford III, H. y R.W. Brick. 1979. Nutritional Physiology of the fresh water shrimp Macrobrachium rosenbergii (De Man) I. Substrate metabolism in fasting juvenile shrimp. Comp Biochem Physiol 74A(3) : 561-566.

Colvin, P.M. 1976. Nutritional studies on penaeid prawns: protein requirements in compounded diets for juvenil Penaeus indicus (Milne Edwards). Aquaculture 7: 315-326.

Colvin, L.B. y C.W. Brand. 1977. The protein requirement of penaeid shrimp at various life stages with compoundend diets in a controlled environment systems. Proc. World Maricult Soc. 8: 821-840.

Conover, R.J. y E.D.S. Corner. 1968. Respiration and nitrogen excretion by some marine zooplankton in relation to their life cycles. Jour. Mar. Biol. Ass. U. K. 48: 49-75.

Dall, W. y D.M. Smith. 1986. Oxygen consumption and ammonia N-excretion in fed and starved tiger prawn Penaeus esculentus Haswell. Aquaculture 55: 23-33.

Dall, W., D.M. Smith y L.E. Moore. 1991. Biochemical composition of some prey species of penaeus esculentus. Haswell (Penaeidae: Decapoda). Aquaculture 96 : 151-166.

Darnell, R.M.i. 1961. Trophic spectrum of an estuary, based on studies of Lake Pontcharuim Louisiana. Ecology 42: 553-568.

Deshimaru, O. y K. Shigeno. 1972. Introduction of artificial diet for prawn Penaeus japonicus. Aquaculture 1: 115-133.

Deshimaru, O. y T. Kuroki. 1974. Studies on a purified diet for prawn I: basal Composition of diet. Bull. Jap. Soc. Fish. 40: 413: 419.

- Deshimaru, O. y Y Yone. 1978. Optimum level of dietary protein for prawn. Bull. Jap. Soc. Scien Fish. 44 (12): 1395-1397.
- Díaz-Iglesia, E., R. Brito, y M. baez-Hidalgo. 1991. Cría de postlarvas de langosta Panulirus argus en condiciones de laboratorio. Rev. Inv. Mar. 2: 323-331.
- Elliot, J.M., W. Davison. 1975. Energy equivalents of oxygen consumption in animal energetics. Oecologia (Berl) 19: 195-201.
- Fenucci, J., L.A. Lawrence, A. Zein-Eldin. 1981. The effects of fatty acids and shrimp meal composition of prepared diets on growth of juvenile shrimp Penaeus stylirostris. Jour. World Maricult. Soc. 12 (1): 315-324.
- Fernández, R., J.D. Celada, y F. Muñoz. 1987. Nutrición y alimentación de crustáceos. En J. Espinoza de los Monteros y U. Labarta (eds). Nutrición en Acuicultura II. Ed. Plan de Formación de Técnicos Superiores en Acuicultura. España: 316 pp.
- Fleger, J.W. 1985. Microfaunal densities and copepod species composition in a Louisiana, U.S.A. estuary. Trans. Am. Microsc. Soc 104: 321-332.
- Fraga, I. J.S. Alvarez y J. Galindo. Requerimientos nutricionales y respuesta a varias relaciones Proteína/Energía en juveniles de camarón blanco (Penaeus schmitti) . Bolletina de Acuicultura , Cuba: (en prensa).
- Galindo, J., I. Fraga, J. Alvarez, R. reyes, R. González y R. Certaya. 1989. requerimientos proteicos en juveniles de camarón blanco Penaeus schmitti . NUTRICAM , Cuba (Res) 1: 50 pp.
- Gaxiola, G. 1991. Requerimientos nutricionales de las postlarvas del camarón blanco Penaeus schmitti: Realciones Proteína/Energía y Proteína Animal/Vegetal. Tesis de Maestría Universidad de La Habana, Cuba: 150 pp.
- Gleason, D.F. y R.J. Zimmerman. . Herbivory potential of postlarval brown shrimp associated with salt marsh. Jour. Exp. Mar. Biol. Ecol. 84: 235-246.
- Gleason, D.F. y G. Wellington. 1988. Food resources of postlarval brown shrimp (Penaeus aztecus) in a Texas salt marsh. mar. Biol. 97: 329-337.
- Gómez, D.G., H. Nakagawa y S. Kasahora. 1988. Effect of dietary protein/starch ratio of the giant fresh water prawn Macrobrachium rosenbergii. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 54: 1401-1407.
- Guary, J.C., M. Kayama, Y. Murakami y H. Ceccaldi. 1976. Tehe effects of fat free and coumpounded diets supplemented with various oils on moult, growth and fatty acid composition of prawn Penaeus japonicus Bate. Aquaculture 7: 245-254.

García, T. y J. Galindo. 1990. Requerimiento de proteína en las postlarvas de camarón blanco Penaeus schmitti. Rev. Inv. mar. 11: 247-250.

garcí , T.; I. Fernández; B. Jaime y E. García. 1987. Efecto de la relación aceite animal/vegetal en el crecimiento y la sobrevivencia de las postlarvas de camarón blanco Penaeus scmitti. NUTRICAM (Res) 1, Cuba (buscar el art.)

Hajra, A., A Goshaud, S.K. mandal. 1988. Biochemical studies on the determination of optimal dietary protein to energy ratio for tiger prawn Penaeus monodon (FAB) juveniles. Aquaculture 71: 71-79.

Hamada, A. y T. Ida. 1973. Studies on specific dynamic action fishes 1. various conditions affecting the value of measurement. Bull. Jap. Soc. Scient. Fish. 39: 1232-1235.

Hamada, A y W. Maeda. 1983. Oxygen uptake due specific dynamic action of the carp Cyprinus carpio. The Japanese Jour. of Limnology 44: 225-239.

Harris, E. 1959. Oceanography a Long ISland Sound II. Teh nitrogen cycle in Long ISland Sound. Bull. Bingham Oceaongr Coll. 17: 31-65.

Hatcher, A. 1991. The use of metabolic ratios for determination the catabolic substrates of a solitary ascidian. Mar. Biol. 108: 433-440.

Hepher, B. 1993. Nutrición en peces comerciales en estanques. LIMUSA. México, D.F.: 403 pp.

Herstein, R. 1970. Nitrogen metabolism in non insect arthropods. En J. W. Campbell (ed). Comparative Biochemistry of Nitrogen metabolism I. The Invertebrates. Academic Press, New York: 298-372.

Hewitt, D.R. y M. G. Irving. 1990. Oxygewn consumption and ammonia excretion of the brown tiger prawn Penaeus esculentus fed diets of varying dietary protein content. Comp. Biochem Physiol 96A(1): 373-378.

Hewitt, D.A. 1992. Response of protein turnover in the brown tiger prawn Penaeus esculentus to variation in the dietary protein content. Comp. Biochem. Physiol. 103A(1): 183-187.

Hochachaka, P.W. 1991. Design of energy metabolism. En C.L. Prosser (ed). Comparative Animal Physiology. 4a. ed. Wiley-Liss, New York.

Hubbard, D.M. E. Robinson, P.B. Brown y H.D. Daniels. 1986. Optimun ratio of dietary protein to energy for red crayfish (Procambarus clarkii). Frog. Fish. Cult. 48: 233-237.

- Hughes, E.H. y E.B. Sherr. 1983. Subtidial food webs in a Georgia estuary: of ^{14}C analysis. Jour. Exp. Mar. Biol. Ecol. 67: 227-242.
- Kanazawa, A., M. Shimaya, M. Kawasaki y K. Kashiwada. 1970. Nutritional requirements of prawn I. Feeding of a artificial diet. Bull. Jap. Soc. Scient. Fish. 36: 949-954.
- Kanazawa, A. S. Teshima y S. Tokiwa. 1977. Nutritional requirements of prawn VII. Effects of dietary lipids on growth. Bull. Jap. Soc. Scient. Fish. 43(7): 849-856.
- Khanapa, a. 1977. The effect of various protein levels on growth and survival rates of Penaeus monodon Fabricius. SEAFDEC. Iliolo, Phillipines: 24-28.
- Kinne, O. 1976. Cultivation of marine organisms. Water quality management and technology. En O. Kinne (ed): Marine Ecology Vol 1 (2). Wiley- Interscience, New York: 79-300.
- Kitting, C.L. B. Fry y M.D. Morgan. 1984. Detection of inconspicuous epiphytic algae supporting food webs in sea grass meadows. Oecologia (Berl) 62: 145-150.
- Klieber, M. 1975. The Fire of Life: An Introduction to Animal Energetics. RE. Krieger New York, 500 pp.
- Koshio, S., J.D. Castell y R.K. O'Dor. 1992. The effect of different dietary energy levels in crab-protein based diets on digestibility, oxygen consumption, and ammonia excretion of billateral eyestalkc-ablated and intact juvenile lobsters Homarus americanus. Aquaculture 108: 285-297.
- Krebs, H.A. 1964. The matabolic rate of amino acids. En H. Munro y J.B. Allison. Mammalian Protein Metabolism Vol 1. Academic Press: 125-176.
- Kristiansen, G. y D.O. Hessen. 1992. Nitrogen and phosphorous excretion for the noble crayfish Astacus astacus L. in relation to food type and temperature. Aquaculture: 245-264.
- Lee , P. y A.L. Lawrence. 1985. Effects of diet and size on growth, fed digestibility and digestive enzyme activities of the marine shrimp Penaeus setiferus Linnaeus. Jour. World Maricult. Soc. 16: 275-287.
- Lee-Shing, F. y L. Bonn-Ning. 1992. Ontogenetic change of digestive enzymes. in Penaeus monodon. Comp Biochem Physiol. 103B(4): 1033-1037.
- Lovett, D.L. y D.L. Felder. 1989. Ontogeny of gut morphology in the white shrimp Penaeus setiferus. (Decapoda: Penaeidae). Jour. of Morphol. 201: 253-272.
- Lovett, D.L. y D.L. Felder. 1990a. Ontogeny of kinematics in the gut of the white shrimp Penaeus setiferus (Decapoda: Penaeidae).

Lovett D.L. y D.L. Felder. 1990b. Ontogenetic change in digestive activity of larval and postlarval white shrimp penaeus setiferus (Crustacea: Decapoda, Penaeidae). Biol. Bull. 178: 144-159.

Martínez-Otero, A y E. Díaz-Iglesia. 1975. Instalación respirométrica para el estudio de la acción de los agentes en el agua de mar. Rev. Inv. Mar. 8: 1-6.

Mayzaud, P. 1973. respiration and nitrogen excretion of zooplankton II. Studies of metabolic characteristics of starved animals. Mar. Biol. 21: 19-28.

Mayzaud, P. 1976. Respiration and nitrogen excretion of zooplankton IV. The influence of starvation on the metabolism and biochemical composition of some species. Mar Biol 37: 47-58.

Mayzaud, P. y R.J. Conover. 1988. O:N atomic ratio as a tool to describe zooplankton metabolism. Mar. Ecol. Prog. Ser. 45: 289-302.

Mc Clintock, J., T.S. Klinger, K. Marvin y P. Hsurch. 1991. Digestive carbohydrases of the blue crab Callinectes sapidus (Rathum): implications in utilization of plant derived detritus as a trophic resource. Jour Exp Mar Biol. Ecol. 148: 233-239.

Mc Tighe, T.A. y R.J. Zimmerman. 1991. Carnivory Vs herbivory in juvenile Penaeus setiferus (Linnaeus) and Penaeus aztecus (Ives). Jour. Exp. Mar. Biol. Ecol. 151: 1-16.

NRC (National Research Council). 1981. Nutritional energetics of domestic animals and glossary of energy terms 2nd revised edition. National Academy Press, Washington, D.C.: 765 pp.

Nedlan, T.E. y F.W.H. Beamish. 1985. The influence of diet and fish density on apparent heat increment of rainbow trout Salmo gairdneri. Can. Jour. Fish. Aquacult. Sci. 43: 19-25.

Nelson, S.G., A.W Knight y H.W. Li. 1977. The metabolic cost of food utilization and ammonia production by juvenile Macrobrachium rosenbergii (Crustacea: Palemonidae). Comp. Biochem. Physiol. 57A: 67-72.

New, M.B. 1976. A review of dietary studies with shrimps and prawns. Aquaculture 2: 101-144.

Nose .1979.

Parry, G. 1960. Excretion. En T. A. Waterman (ed). The Physiology of Crustacea I. Academic Press, New York: 341-366.

Pascual, F.P., R.M. Coloso y C.T. Tamse. 1983. Survival and some histologic changes in Penaeus monodon Fabricius juveniles fed various carbohydrates. Aquaculture 31: 169-180.

Rader, D.W. 1984. Salt marsh benthic invertebrates small-scales patterns of distribution and abundance. Estuaries Vol 7: 413-420.

Read, G.H. 1977. The response of Penaeus indicus (Crustacea-Penaeidae) to purified and compounded diets of varying fatty acid composition. Aquaculture 24: 245-256.

Regnault, M. 1979. Ammonia excretion of sand shrimp Crangon crangon (L) during the moult cycle. Jour. Comp Physiol. 133: 199-204.

Regnault, M. 1981. Respiration and ammonia excretion of the shrimp Crangon crangon (L). metabolic responses to prolonged starvation. Jour Comp Physiol 141:: 549-555.

Regnault, 1986. Excretion d'azote chez les crustacés influence de l'état physiologique. Cahier du Biologie Marine 28: 361-373.

Rosas, c. 1989. Aspecto de la ecofisiología de las jaibas Callinectes sapidus, Callinectes rathunae y Callinectes similis de la zona sur de la Laguna de Tamiahua, Veracruz (Crustacea, decapoda, Portunidae) Tesis Doctoral, Fac de Ciencias, UNAM, 215 pp.

Rosas, C. A. Sánchez, L.A. Soto, E. Escobar y A. Bolongaro. 1992. Oxygen consumption and metabolic amplitude of decapod crustaceans from north west continental shelf of Gulf of Mexico. Comp Biochem Physiol. 101A(3): 491-496.

Rosas, C. A. Sánchez, E. Díaz-Iglesia, L.A. Soto, G. Gaxiola, R. Brito, T. garcía, N de Lima, M- baez y R. Pedroza. 1993. Oxygen consumption and ammonium excretion of Penaeus setiferus, P. schmitti, P. duorarum y P. notialis postlarvae fed purified test diets: Effect of protein level on substrate metabolism. Comp Biochem Physiol (en prensa).

Ross, L.G. R.W. Mc Kinney, S.K. Carwell, J. G. Fullarton, S.E.J. Roberts and B. Ross. The effects of dietary protein content, lipid content and ration level on oxygen consumption and specific dynamic action in Oreochomis niloticus L. Comp Biochem. Physiol. 103A(3) (3): 573-578.

Rubner, M. 102. Die Gesetze de Energie verbrans bei der Emahrung Deutche Vienna.

Ruiz-Amil, M. G. Soler-Grau y A. Garrido Pertiera. 1987. Metabolismo glucídico y lipídico en especies acuáticas II. En Espinoza de los Monteros y U. Labarta (eds). Nutrición en Acuicultura II. Ed. Plan de Formación de Técnicos Superiores en la Acuicultura. España, 316 pp.

San Feliu, J.M. 1969. Experiencias en la cría de langostinos en tanques. Publ. Tec. Junt. Est. Pesca No. 8: 213-225.

Sedgwick, R.W. 1979. Influence of dietary protein and energy on growth, food consumption and food conversion efficiency in Penaeus merguensis de Man. Aquaculture 16: 17-30.

Shafer, H.J. 1968. Storage materials utilized by starved pink shrimp Penaeus duorarum Burkenroad. E. A. O. Fish. Report. E/15: 393-403.

Shewbart, K.L. W.L. Mies y P.D. Ludwick. 1973. Identification and quantitative analysis of the amino acids present in the protein of the brown shrimp Penaeus aztecus. Mar. Biol. 16: 64-67.

Shin-Yen, S y P. Chung-Yang. 1992. Utilization of different carbohydrates at different dietary protein levels in grass prawn Penaeus monodon reared in sea water. Aquaculture 101: 241-250.

Sick, L.V. y J.W. Andrews. 1973. The effect of selected dietary lipids, carbohydrates and proteins on the growth survival and body composition of Penaeus duorarum. Proc. World. Maricult. Soc. 4: 263-276.

Smith, L.L., P.G. Lee, A.L. Lawrence y K Shawm. 1985. Growth and digestibility by three of Penaeus vannamei Boone. Effects of dietary protein level and protein source. Aquaculture 46: 85-96.

Sokal Rohlf. 1980.

Snow, N.B., P. Williams y B. Le. 1971. A sample method to determine the O:N ratio of small marine animals. Jour. Mar. Biol. Ass. U. K. 51: 105-109.

Tacon, a.G. 1990. The Nutrition and feeding of farmed fish and shrimps. a training Manual. Argent Press 100 pp.

Tandler, A. y F.W.H. Beamish. 1981. Apparent specific dynamic action (SDA), fish weight and level of caloric intake in largemouth bass Micropteros salmoides Lacépède. Aquaculture 23: 231-242.

Venkataramiah, A., J.G. Lakshmi y g. Gunter. 1975. Effect of protein level and eyestalk matter on growth and food conversion efficiency of brown shrimp. Aquaculture 6: 115-125.

Wallace, J.C. 1973. Feeding starvation and metabolic rate in the shore crab Carcinus maenas. Mar Biol 20: 277-281.

Warren, C.E. y G.E. Davis. 1967. Laboratory studies on the feeding bioenergetics and growth of fish. En S.D. gerking (ed) The Biological Basis of Fresh water fish production. Blackwell, Oxford, Edimburgh: 175-214.

Williams, a.B. 1955. A combination of the life histories of commercial shrimps (Penaeidae) in North Carolina. Bull. Mar Sci. 5: 116-146.

Young, J.H. 1959. Morphology of the white shrimp Penaeus setiferus (Linnaeus, 1758). Fish Bull. 59: 1-168.

Widdow, J. 1978. Combined effects of body sizem, food concentration and season on the physiology of Mytilus edulis. Jour Mar-Biol Ass U.K. 58: 109-124.

Weiser, W. y G. Schweser. 1972. Contents of ammonia and free amino acids and the properties of a-glutaminasa in Porcellis scaber (Isopoda). Jour Comp Physiol 81: 73-88.

Xu, X y A, Li, 1988. Studies on the daily requirements and optimun contents of protein, carbohidrates, fiber, and fat in compunded diets of Penaeus orientalis. Mar. Sci Haiyang Kexue 6: 1-6.

Zar, J.H. 1984. Biostatistical Analysis .2a ed. Prentice Hall, Englewood, Cliff, New Yersey 07632: 500 pp

Zúñiga, O., R. Wilson y E. Ogarce. 1984. tasa de excreción de amonio del camarón de roca. Rhynchocinutis typus en condiciones de laboratorio (Crustacea:Decapoda: Rhinchovinetidae) Rev. Biol Mar, Valparaiso 20(2): 113-126.

Zein-Eldin, Z.P. y J. Corliss. 1976. The effect of protein levels and scirces on growth of Penaeus aztecus. En Advances in Aquaculture E. A.O. technical Conference of Aquaculture, Kyoto, japan. New Books, LTD.

BIBLIOGRAFIA. ANEXO

Beamish, F. W. H., A.J.Miimi, P.F.K.P. Leet. 1975. Bionergetics of teleost fishes: Environmental influence. En L.H.P. Bolis Madreel y K. Schmidt-Nielsen (eds). Comparative Functional Aspects of Structural Materials. Nosth Holland Bublications Compamy, Amsterdan: 600 pp.

Vanegas, C. 1992. Efecto de la salinidad y de la temperatura sobre el balance energético de juveniles de camarón café Penaeus azrtecus Ives (Crstutácea, Decápoda). Tesis de Maestría. Fac. de Ciencias, UNAM: 85 pp.

Hiller-Adams, P. y J.j. Childress. 1983. Effect of feeding hystory and food deprivation on respiration and excretion ratio of the bathipelagic mysid Gnathophausia ingens. Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole 165: 182-196.

Teshima, s. y A. Kanazawa. 1986. Dieatry value of several proteins and supplemental aminoacids for larvae of prawn Penaeus japonicus. Aquaculture 51: 225-235.

Chen, H.Y. y T. Roelant. 1992. Quantification of arginine requirements of juvenile marine shrimp Penaeus monodon, using microencapsulated arginine. Mar. Biol. 144: 229-233.

Chang, E. y J.D. O'Connor. 1983. Metabolism and transport of carbohidrates and lipids. En D. Bliss (ed). The Biology of Curstacea Vol 5: Academic Press, New York: 263-281.

Foster, J.R.M. y T.W. Beard. 1973. Growth experiments with prawn Palaemon serratus Pennant, fed with fresh and coumpounded diets. Fish. Invest. Ser. II 27(7): 16 pp.

Le VAY, L, A.L. Rodríguez, M. Kamadurin y D.A. Jones. 1993. Influence of live and artificial diets on tissue composition and tripsin activiry in Penaeus japonicus larvae. Aquaculture 118: 287-297.

Stroch, V., J.V. Jueric y F.P. Pascual. 1984. Early effects of nutritional stress of the liver of milk fish, Cahnos chanos (Forsk.) and on the hepatopancreas of the tiger prawn Penaeus monodon (Fabricius). Aquaculture 36: 229-236.

Vogt, G., V. Stroch, E.T. Quinto y F.P. Pascual. Midgut gland as monitor organ for the nutritional value of diets of penaeus monodon (Decapoda). Aquaculture 48: 1-12.

Condrey, R., J.G. GoOsselink y J. Benett. 1972. Comparision of the assmilation of different diets by Penaeus setiferus and P. aztecus. Fish. Bull. 70(4): 1281-1292.

Chen, H-Y., Z.P. Zein-Eldin y D.V. Aldrich. 1985. Combined effects of shirmp size and dietary protein source on growth of Penaeus setiferus and P. vannamei. Jour. World Maricult Soc. 16: 288-296.

Lawrence, A.L., F.L. Castille Jr, L.M. Sturmer y D.M. Akiyama. 1986. Nutritional response of marine shrimp to different levels of soybean in feeds. D.M. Akiyama (ed). American Soybean Association. Texas.

Parker, J.C., F.S. Conte, W.S. Mac Grath y B.W. Miller. 1974. An intensive culture system for penaeid shrimp. Proc. of World Maricult. Soc. 5: 65-79.

Sandifer, P.A., J.S. Hopkins, A.D. Stokes, C.L. Browdy. 1993. Preliminary comparisons of the native Penaeus setiferus and Pacific P.vannamei white shrimp for pond culture in South Carolina, U.S.A. Jour. World Aquacult. Soc. 24(3): 295-303.

TABLAS

TABLA 1. Parámetros fisicoquímicos de los experimentos.

		EXPERIMENTOS						
PARÁMETRO		1	2	3	4	5	6	7
m	min	26	22	22	26.5	26	26.5	
	max	30.5	29	29	30	29	28.7	
	prom	28.3	26.5	26.5	27.7	26.3	27.5	28
T (°C)	min		24	24		27	27	
	t max		31	31		31.1	30.1	
	prom		28.1	28.1		28.9	29.1	
m	min	35	30	30	33	37	36	
	max	38	35	35	38	40	38	
	prom	36.3	32.6	32.6	34.6	38.4	37.3	
S(000)	min					38		
	t max					38		35
	prom					38		
m	min	5.7	4.3	4.3	6.1	6.07	5	
	max	7.7	7.6	7.7	6.3	7.05	6.92	
	prom	6.5	6.4	6.4	6.2	6.38	6.12	
O₂d (mg/L)	min					4.62	5.92	
	t max					6.61	6.66	
	prom					6.06	6.22	5.5
m	min		7.32	7.32		8.13	7.57	
	max		8.2	8.2		8.58	8.36	
	prom		7.99	7.99		8.34	8.24	8.5
pH	min					8.2	7.81	
	t max					8.28	8.23	
	prom					8.24	8.06	

TABLA 2. Pesos iniciales promedio de los experimentos de nutrición

Fase postlarval			
<i>P. setiferus</i>			
No. Exp.	Prom (mg)	ES	N
1	1.7	±0.12	50
2	3.3	±0.2	50
3	2.7	±0.13	50
<i>P. dorarum</i>			
4	0.65	±0.04	50
5	1.1	±0.09	50
6	3.0	±0.2	50
Fase juvenil			
<i>P. setiferus</i>			
Tratamiento	prom (g)	ES	N
10%	0.19	±0.01	45
20%	0.19	±0.01	45
30%	0.18	±0.01	45
40%	0.21	±0.01	45
50%	0.19	±0.01	45

Tabla 3A. Raciones alimenticias de las experimentos de las Postlarvas de *P. setiferus* y *P. duorarum*.

No. del Experimento	Ración Inicial (% de Biomasa/tanque)	1º Muestreo (% de Biomasa/tanque)	2º Muestreo (% de Biomasa/tanque)
1	120 % (102 mg/tanque)	100 % (mg/tanque)	60 %
		A	160.6
		B	174.62
		C	115.65
		D	240.9
2	164.5	A	168.4
		B	598.2
		C	436.1
		D	471.5
		E	391.4
		F	537.6
		G	416.9
		H	771.5
		I	672.1
		J	561.1
3	161.5	K	338.1
		L	496.4
		M	418.9
		N	440.2
		O	432.6
		P	287.0
		Q	348.68
		R	360.7
		S	329.9
		T	239.4
4	38.76	A	100.8
		B	159.23
		C	109.05
		D	156.2
5	64	A	72.17
		B	88.7
		C	75.9
		D	159.9
		E	83.87
		F	122.45
		G	85.41
		H	84.43
6	182.4	I	114
		J	90
		K	127.4
		L	129
		M	80.3
		N	134.9
		O	105
		P	115.5

Tabla 3 B. Raciones del Exp. 7 de juveniles de *P. setiferus*. 15% de la Biomasa (g/tanque).

Tratamiento	Ración Inicial	1° Muestreo (15 días)	2° Muestreo (25 días)	3° Muestreo (35 días)
A	0.3005	0.362	0.365	0.2885
B	0.3185	0.400	0.4245	0.3129
C	0.2885	0.4275	0.3555	0.388
D	0.348	0.5078	0.4885	0.3965
E	0.284	0.5065	0.5245	0.5215

Tabla 4 Composición de las dietas del Exp. 1 *P setiferus* y Exp. 4 *P dorarum*

	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>	<i>D</i>
Ingredientes				
Caseína	43.3	54.11	64.93	70.39
Arginina	1.1	1.4	1.67	1.81
Dextrina	37.85	26.75	15.65	10.05
Ac. H. Bac	2.25	2.25	2.25	2.25
Ac. girasol	2.25	2.25	2.25	2.25
Lecitina de soya	1.0	1.0	1.0	1.0
Colesterol	0.5	0.5	0.5	0.5
Vit. C	0.5	0.5	0.5	0.5
Vit. y Min.**	2.5	2.5	2.5	2.5
Prot. (%)	40	50	60	65
Relleno	3.75	3.75	3.75	3.75
Energía digestible (Kcal/g)	3.83	3.83	3.83	3.83

* Calculados de acuerdo con Nose (1979) 4 kcal/g para las proteínas y carbohidratos y 9 kcal/g para los lípidos.

** Premezcla de vitaminas y minerales propuesta por Ralstron Purina de México

TABLA 5. Composición de las dietas del experimento 2 *P. setiferus*

INGREDIENTES	Tratamientos									
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J
Caseína	20.2	20.2	30.3	30.3	40.4	40.4	50.5	50.5	60.6	60.6
Arginina	2	2	3	3	4	4	5	5	6	6
Dextrina	58.67	33.68	47.58	22.57	36.47	11.47	25.38	1	14.3	0
Ac. de girasol	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5
Ac. H. Bac.	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5
Lecitina	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Colesterol	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5
Vit. y Min.**	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5
Vit. C	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5
CMC.	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
Relleno	2.63	27.62	2.62	27.63	2.63	27.63	2.62	27	2.6	15.9
Prot. (%)	20	20	30	30	40	40	50	50	60	60
ED (kcal/g) *	4	3	4	3	4	3	4	302.5	4	343
P/E (mg/kcal)	50	66.7	75	100	100	133.3	125	165.3	150	174.9

* Calculados de acuerdo con Nose (1979) 4 kcal/g para las proteínas y carbohidratos y 9 kcal/g para los lípidos.

** Premezcla de vitaminas y minerales propuesta por Ralstron Purina de México

TABLA 6. Composición de las dietas del experimento 3 *P. setiferus*.

INGREDIENTES	Tratamientos									
	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T
Caseína	20.2	20.2	30.3	30.3	40.4	40.4	50.5	50.5	60.6	60.6
Arginina	2	2	3	3	4	4	5	5	6	6
Dextrina	11.9	11.9	11.85	11.85	11.8	11.8	11.75	11.75	11.7	11.7
Ac. Girasol	13.87	8.2	11.4	5.85	8.9	3.88	6.47	0.92	4	0
Ac. H. Bac.	13.87	8.2	11.4	5.85	8.9	3.88	6.47	0.92	4	0
Lecitina	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Colesterol	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5
Vit. y Min.**	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5
Vit. C	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5
CMC	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
Relleno	28.7	39.77	22.55	33.65	16.5	27.54	10.31	21.15	4.2	10.6
Prot. (%)	20	20	30	30	40	40	50	50	60	60
ED (kcal/g) *	4	3	4	3	4	3	4	302.5	4	343
P/E (mg/kcal)	50	66.7	75	100	100	133.3	125	165.3	150	174.9

* Calculados de acuerdo con Nose (1979) 4 kcal/g para las proteínas y carbohidratos y 9 kcal/g para los lípidos.

** Premezcla de vitaminas y minerales propuesta por Ralstron Purina de México

TABLA 7. Composición de las dietas del experimento 5 *P. dorarum*

INGREDIENTES	A	B	C	D	E	F	G	H
Caseína	42.48	42.48	47.75	47.75	53.2	53.2	58.32	58.32
Arginina	1.92	1.92	2.25	2.25	2.3	2.3	2.78	2.78
Dextrina	36.47	11.48	30.88	5.88	25.38	0.375	19.78	0
Ac. Girasol	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5
Ac. H. Bac.	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5
Lecitina de soya	1	1	1	1	1	1	1	1
Colesterol	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5
Premezcla Vit. y Min. **	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5
Vit C	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5
Relleno	2.63	27.62	2.62	27.62	2.62	27.62	2.62	27.4
CMC	5	5	5	5	5	5	5	5
Prot. bruta (%)	40	40	45	45	50	50	55	55
ED (kcal/g) *	4	3	4	3	4	3	4	3.23
Rel. P/E (mg/kcal)	100	133.3	112.5	150	125	166.7	137.5	170.2

* Calculados de acuerdo con Nose (1979) 4 kcal/g para las proteínas y carbohidratos y 9 kcal/g para los lípidos.

** Premezcla de vitaminas y minerales propuesta por Ralstm Purina de México

TABLA 8. Composición de las dietas del experimento 6 *P. dorarum*

INGREDIENTES	I	J	K	L	M	N	O	P
Caseína	42.48	42.48	47.75	47.75	53.2	53.2	58.32	58.32
Arginina	1.92	1.92	2.25	2.25	2.3	2.3	2.78	2.78
Dextrina	11.8	11.8	11.76	11.76	11.73	11.73	11.7	11.7
Ac. Girasol	8.9	3.38	7.7	2.14	6.47	0.92	5.23	0.92
Ac. H. Bac.	8.9	3.38	7.7	2.14	6.47	0.92	5.23	0.92
Lecitina	1	1	1	1	1	1	1	1
Colesterol	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5
Vit. y Min. **	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5
Vit. C	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5
CMC	5	5	5	5	5	5	5	5
Relleno	16.5	27.54	13.34	24.46	10.33	21.43	7.24	15.86
Prot. bruta (%)	40	40	45	45	50	50	55	55
ED (kcal/g) *	4	3	4	3	4	3	4	3.23
P/E (mg/kcal)	100	133.3	112.5	150	125	166.7	137.5	170.2

* Calculados de acuerdo con Nose (1979) 4 kcal/g para las proteínas y carbohidratos y 9 kcal/g para los lípidos.

** Premezcla de vitaminas y minerales propuesta por Ralstron Purina de México.

TABLA 9. Composición de las dietas del experimento 5 en juveniles de *P. setiferus* (Exp 7)

INGREDIENTES	Porcentaje en las dietas				
	A	B	C	D	E
Caseína	10.55	21.37	31.65	42.05	52.75
Arginina	0.55	0.83	1.65	2.35	2.75
Dextrina	62.90	51.80	40.00	29.60	18.50
Ac. H. Bac.	2.25	2.25	2.25	2.25	2.25
Ac. de Girasol	2.25	2.25	2.25	2.25	2.25
Lecitina	1	1	1	1	1
Colesterol	0.50	0.50	0.50	0.50	0.50
Vitamina mix	1.66	1.66	1.66	1.66	1.66
Minerales mix **	0.83	0.83	0.83	0.83	0.83
Vit. C	0.50	0.50	0.50	0.50	0.50
Carboximetil Celulosa	5	5	5	5	5
Relleno	12	12	12	12	12
Proteínas (%) *	10	20	30	40	50
Lípidos (%)	6	6	6	6	6
Energía (kcal/g)	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5
P/E	28	57	85	114	143

* Calculados de acuerdo con Nose (1979) 4 kcal/g para las proteínas y carbohidratos y 9 kcal/g para los lípidos.

** Premezcla de vitaminas y minerales propuesta por Ralstron Purina de México.

TABLA 10. Pesos iniciales y promedio (mg) y sobrevivencia de las postlarvas de *P. setiferus* (Exp. 1)

	Nivel de proteína (%)			
	40	50	60	65
Pi prom.	1.7 ±0.12	1.7 0.12	1.7 0.12	1.7 0.12
Pf prom	20.6 ^a ±1.03	25.6 ^a ±1.3	11.2 ^c ±1.15	12.6 ^c ±1.0
Sobrevivencia (%)	82.2 ^a	97.1 ^a	36.0 ^b	43.6 ^b

* Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0.05$)
± Error estandar.

TABLA 11. Pesos iniciales y finales promedio (mg) de las postlarvas de *P. dorarum* (Exp.4).

	Nivel de proteína (%)			
	40	50	60	65
Pi prom.	0.65 ±0.04	0.65 ±0.04	0.65 ±0.04	0.65 ±0.04
Pf prom.	12.91 ^b ±0.63	15.8 ^a ±0.89	11.9 ^b ±1.3	11.8 ^b ±2.1
Sobrevivencia (%)	80.6 ^a	92.5 ^a	23.3 ^b	9.5 ^b

* Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0.05$)

TABLA 12. Peso promedio (g)-en el tiempo, tasa instantánea de crecimiento (G) e Índice de Rendimiento (IR) de los juveniles de *Penaeus setiferus* alimentados por 45 días con dietas que contienen varios niveles de proteína. Promedio \pm ES

	10	Proteína 20	(%) 30	40	50
Tiempo (días)					
0	0.19 \pm 0.01 ^a	0.19 \pm 0.01 ^a	0.18 \pm 0.01 ^a	0.21 \pm 0.01 ^a	0.19 \pm 0.01 ^a
N	45	45	45	45	45
15	0.23 \pm 0.02 ^a	0.27 \pm 0.02 ^a	0.33 \pm 0.02 ^a	0.31 \pm 0.02 ^b	0.31 \pm 0.02 ^b
N	43	43	45	44	44
25	0.29 \pm 0.02 ^a	0.33 \pm 0.02 ^b	0.38 \pm 0.02 ^c	0.40 \pm 0.02 ^c	0.37 \pm 0.02 ^b
N	39	41	36	38	39
35	0.30 \pm 0.01 ^a	0.36 \pm 0.02 ^b	0.40 \pm 0.03 ^b	0.40 \pm 0.03 ^b	0.40 \pm 0.03 ^b
N	36	40	33	32	32
45	0.36 \pm 0.02 ^a	0.44 \pm 0.02 ^b	0.57 \pm 0.04 ^c	0.45 \pm 0.03 ^b	0.43 \pm 0.03 ^b
N	36	32	32	29	25
G (g/45 días)	0.63 \pm 0.04 ^a	0.83 \pm 0.06 ^b	1.15 \pm 0.08 ^c	0.76 \pm 0.05 ^b	0.82 \pm 0.08 ^b
N	36	32	32	29	25
Sobrevivencia total (%)	80 \pm 4 ^a	71 \pm 4 ^b	71 \pm 3 ^b	64 \pm 4 ^c	55 \pm 3 ^c
IR (g/45 d.)	0.53 \pm 0.04 ^a	0.61 \pm 0.03 ^b	0.81 \pm 0.06 ^c	0.48 \pm 0.04 ^a	0.52 \pm 0.04 ^a

Letras distintas en el mismo renglón indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

TABLA 13. Incremento de calor aparente (ICA) (cal/g/h), excreción nitrogenada post-alimentaria (ENPA) (cal/g/h), porcentaje de participación del ENPA en el ICA y porcentaje de participación del ICA en la Energía Ingerida del Experimento 1 de las postlarvas de *P. setiferus*.

PROTEINA	ICA	ENPA	ENPA/ICA	ICA/E	ENPA/E
40	9.9±1.4 ^a	0.6±0.08 ^a	6.06	0.26	0.015
50	23.8±5.7 ^b	1.1±0.1 ^a	4.62	0.62	0.02
60	97.6±7.8 ^c	9.7±1.5 ^b	9.93	2.55	0.25
65	92.6±10.2 ^c	18.9±3.5 ^c	20.41	2.42	0.49

* Promedio ± error estandar.

Letras distintas dentro de cada columna indican diferencias significativas (p < 0.05).

TABLA 14. Incremento de Calor Aparente (ICA) (cal/g/h), excreción nitrogenada post-alimentaria (ENPA) (cal/g/h) (promedio ± error estandar), porcentaje de participación del ENPA en el ICA y porcentaje del ICA en la Energía Ingerida del Experimento 2 Postlarvas de *P. setiferus*.

Proteína	ICA	ENPA	ENPA/ICA	ICA/E	ENPA/E
Alta Energía (4 kcal/g)					
20	297.8±54.3 ^a *	89.4±11.3 ^b	30.02	7.45	2.23
30	257.9±34.6 ^a	34.27±9.5 ^a	13.28	6.45	0.856
40	315.4±50.6 ^a	66.5±10.3 ^{ab}	21.08	7.9	1.66
50	291.4±35.9 ^a	65.6±6.8 ^{ab}	22.51	7.3	1.64
60	288.4±42.9 ^a	65.6±12.2 ^{ab}	22.88	7.2	1.64
Baja Energía (3 kcal/g)					
20	189.25±32.7 ^a	58.9±6.7 ^{ab}	31.13	6.3	1.96
30	359.6±68.3 ^b	69.2±15.05 ^{ab}	19.25	11.9	2.3
40	172.3±25.2 ^a	46.15±4.9 ^a	26.78	5.7	1.54
50	57.01±12.9 ^a	42.54±7.7 ^a	74.61	1.9	1.42
60	401.4±73.4 ^b	85.7±10.9 ^b	21.35	12.4	2.8

*Promedio ± Error estándar

Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas (p < 0.05).

TABLA 15. Incremento de Calor Aparente (ICA) (cal/g/h), excreción nitrogenada post-alimentaria (ENPA) (cal/g/h) (promedio \pm error estándar), porcentaje de participación del ENPA en el ICA y porcentaje del ICA en la Energía Ingerida del Experimento 3 postlarvas de *P. setiferus*.

Proteína	ICA	ENPA	ENPA/ICA	ICA/E
Alta Energía (4 kcal/g)				
20	172.6 \pm 73.8 ^{abc*}	96.07 \pm 48.85 ^{bc}	55.61	4.3
30	117.4 \pm 4.54 ^a	8.71 \pm 2.25 ^a	7.42	3.9
40	181.8 \pm 82.0 ^{abc}	19.15 \pm 3.8 ^a	37.56	6.06
50	288.5 \pm 36 ^{bcd}	43.72 \pm 7.06 ^{ab}	15.15	7.2
60	383.7 \pm 58 ^c	113.5 \pm 16.04 ^c	29.58	9.5
Baja Energía (3kcal/g)				
20	162.9 \pm 27.6 ^a	26.4 \pm 4.3 ^a	17.44	5.04
30	157.5 \pm 46.1 ^{ab}	60.75 \pm 23.3 ^a	7.42	5.4
40	197.0 \pm 45.8 ^{abcd}	45.84 \pm 8.2 ^a	17.85	8.6
50	334.9 \pm 46.2 ^{cd}	70.86 \pm 4.4 ^a	22.14	10.7
60	315.8 \pm 61.4 ^{abcd}	31.23 \pm 10 ^a	12.23	7.9

* Promedio \pm Error estándar.

Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

TABLA 16. Incremento de calor aparente (ICA) (cal/g/h), excreción nitrogenada post-alimentaria (ENPA) (cal/g/h), porcentaje de participación del ENPA en el ICA y porcentaje de participación del ICA en la Energía Ingerida del Experimento 4 de las postlarvas de *P. dorarum*.

Proteína	ICA	ENPA	ENPA/ICA	ICA/E	ENPA/E
40	52.4 \pm 4.9 ^{a*}	33.5 \pm 5.2 ^a	63.93	1.37	0.87
50	81.1 \pm 7.7 ^b	62.7 \pm 7.6 ^b	77.31	2.12	1.63
60	163.7 \pm 3.9 ^c	143.4 \pm 14.2 ^c	87.6	4.2	3.7
65	170.8 \pm 7.7 ^c	160.7 \pm 16 ^c	94.09	4.5	4.19

*Promedio \pm error estándar.

Letras distintas dentro de cada columna indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

TABLA 17. Incremento de Calor Aparente (ICA) (cal/g/h), excreción nitrogenada post-alimentaria (ENPA) (cal/g/h), porcentaje de participación del ENPA en el ICA y porcentaje del ICA en la Energía Ingerida del Experimento 5 *P. dorarum*.

Proteína	ICA	ENPA	ENPA/ICA	ICA/E
Alta Energía (4 kcal/g)				
40	191.1±17.2 ^{abc}	* 18.06±2.5 ^a	9.45	4.78
45	128.8±13.6 ^{ab}	31.93±6.5 ^{ab}	27.78	3.22
50	419.3±215.4 ^{cd}	30.21±3.78 ^{ab}	7.2	10.48
55	549.3±59.6 ^d	54.6±7.8 ^{cd}	9.18	14.86
Baja Energía (3kcal/g)				
40	318.6±32.6 ^{bc}	65.5±8.9 ^d	20.59	10.62
45	87.52±4.5 ^a	23.98±2.5 ^a	27.39	2.92
50	242.4±141.4 ^{abc}	43.4±4.3 ^{bc}	17.9	8.08
55	167.6±16 ^{ab}	60.32±9.3 ^d	35.99	5.19

* Prom ± Error estándar.

Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas (p<0.05).

TABLA 18. Incremento de Calor Aparente (ICA) (cal/g/h), excreción nitrogenada post-alimentaria (ENPA) (cal/g/h) (promedio ± error estandar), porcentaje de participación del ENPA en el ICA y porcentaje del ICA en la Energía Ingerida del Experimento 6 *P. dorarum*.

Proteína	ICA	ENPA	ENPA/ICA	ICA/E
Alta Energía (4 kcal/g)				
40	254.3±23.9 ^{cd}	78.8±13 ^c	30.8	4.78
45	345.3±25.2 ^d	37.5±6.5 ^{ab}	10.85	8.63
50	91.11±215.4 ^a	62.29±6.3 ^{bc}	68.37	2.38
55	93.87±7.2 ^a	91.87±5.1 ^c	98.93	2.35
Baja Energía (3 kcal/g)				
40	403.75±60.5 ^d	14.07±4.0 ^a	3.98	13.46
45	183.39±20.3 ^{bc}	163.91±36.4 ^d	88.83	6.13
50	135.3±19.5 ^{ab}	88.93±6.5 ^c	65.71	4.5
55	150.4±9.5 ^{ab}	71.04±3.9 ^c	47.22	4.7

*Promedio ± Error estándar.

Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas (p < 0.05).

TABLA 19. Incremento de calor (ICA) y Excreción Nitrogenada post-alimentaria de los juveniles de *P. setiferus* alimentados con dietas con diferentes niveles de proteínas. Promedio \pm E.S.

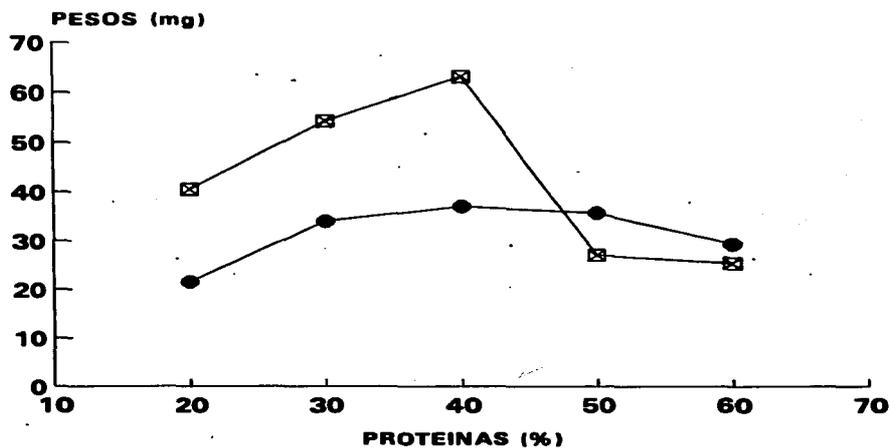
Proteínas (%)	Tiempo max. (hr)	Incremento max (%)	ICA (cal/g ps/h)	ICA coeficiente (%)
Consumo de oxígeno				
10	2	400 \pm 32	4.3 \pm 0.34 ^a	2.4 \pm 0.19 ^a
20	2	325 \pm 29 ^b	3.7 \pm 0.33 ^a	2.1 \pm 0.19 ^a
30	1	138 \pm 9 ^c	1.8 \pm 0.13 ^b	0.9 \pm 0.06 ^b
40	2	200 \pm 2 ^d	2.4 \pm 0.24 ^c	1.3 \pm 0.12 ^c
50	1	150 \pm 9 ^c	2.2 \pm 0.13 ^c	1.3 \pm 0.08 ^c
Excreción de Nitrógeno				
			ENPA cal/g/h	ENPA/E
10	3	300 \pm 24 ^a	0.24 \pm 0.002 ^a	0.14 \pm 0.011 ^a
20	2	250 \pm 18 ^b	0.09 \pm 0.006 ^b	0.05 \pm 0.003 ^b
30	1	200 \pm 16 ^b	0.04 \pm 0.003 ^b	0.02 \pm 0.002 ^b
40	3	305 \pm 24 ^a	0.24 \pm 0.019 ^a	0.13 \pm 0.010 ^c
50	3	333 \pm 23 ^a	0.27 \pm 0.024 ^a	0.16 \pm 0.013 ^c

* Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

Tabla 20 Tasa instantánea de crecimiento de los óptimos obtenidos para las post-larvas de *P. setiferus* y *P. dorarum*.

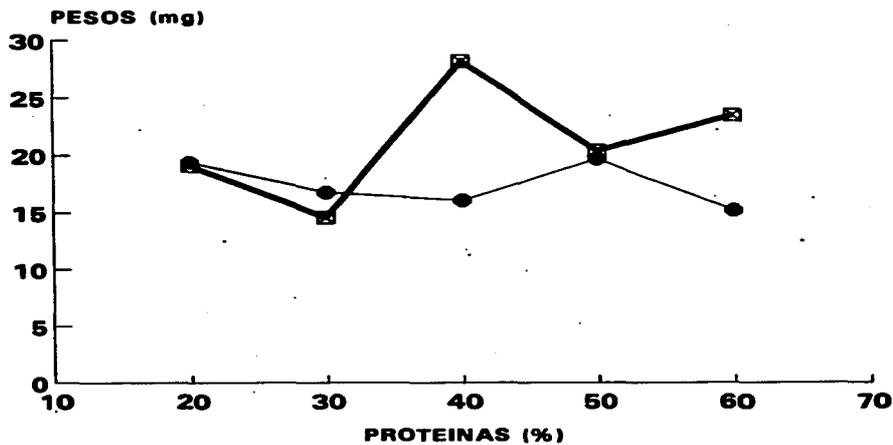
Especie	IGR (% día ⁻¹)
<i>P. setiferus</i> (Pl ₃₀)	13.55
<i>P. setiferus</i> (Pl ₄₀)	9.6
<i>P. setiferus</i> (Pl ₄₀)	7.8
<i>P. dorarum</i> (Pl ₃₂)	14.50
<i>P. dorarum</i> (Pl ₄₀)	12.37
<i>P. dorarum</i> (Pl ₄₀)	9.1

FIGURAS



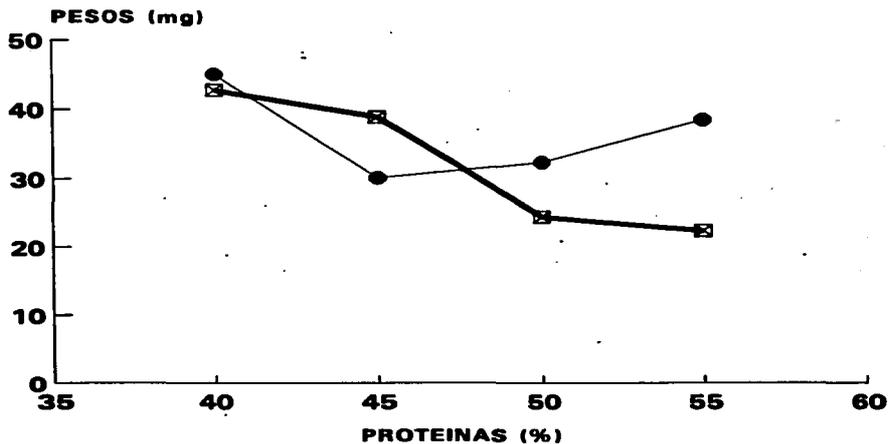
● ALTA ENERGIA □ BAJA ENERGIA

Fig. 2 Pesos finales. Exp 2 *P. setiferus*. Prom E.S



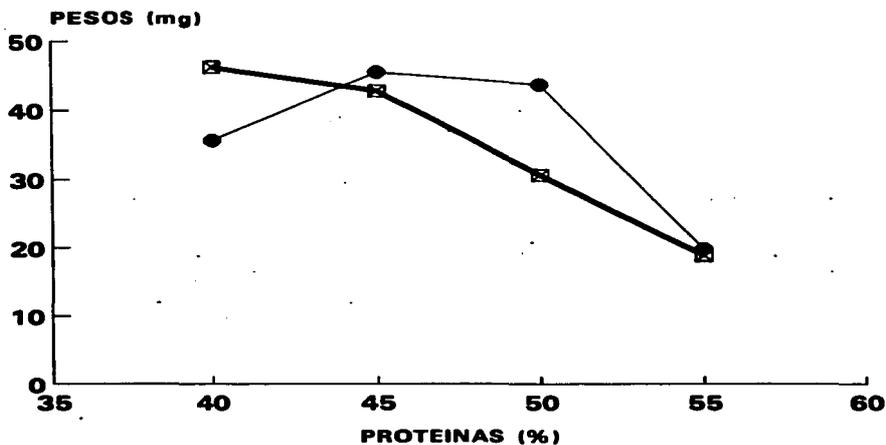
● ALTA ENERGIA □ BAJA ENERGIA

Fig. 3 Pesos finales. Exp 3 *P. setiferus*. Prom E.S



● ALTA ENERGIA □ BAJA ENERGIA

Fig. 4 Pesos finales. Exp 5 *P. duorarum*. Prom E.S



● ALTA ENERGIA □ BAJA ENERGIA

Fig. 5 Pesos finales. Exp 6 *P. duorarum*. Prom E.S.

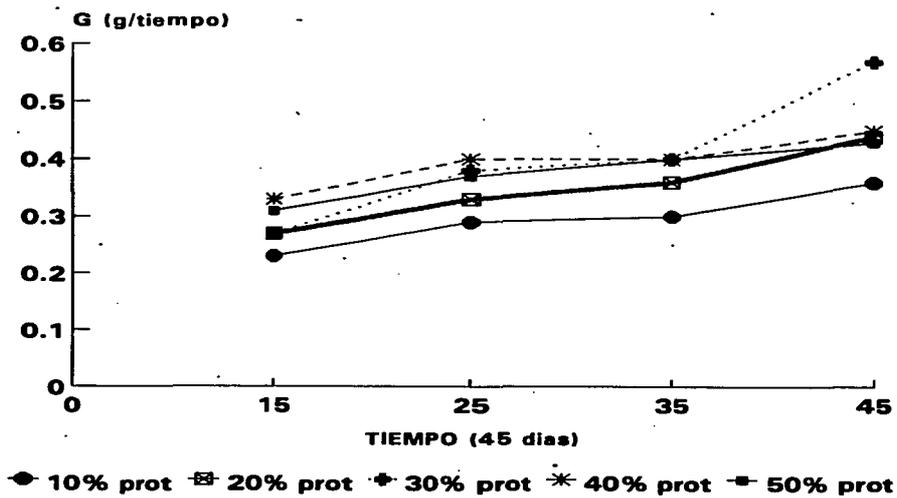


Fig. 6 G Juveniles de *P. setiferus*

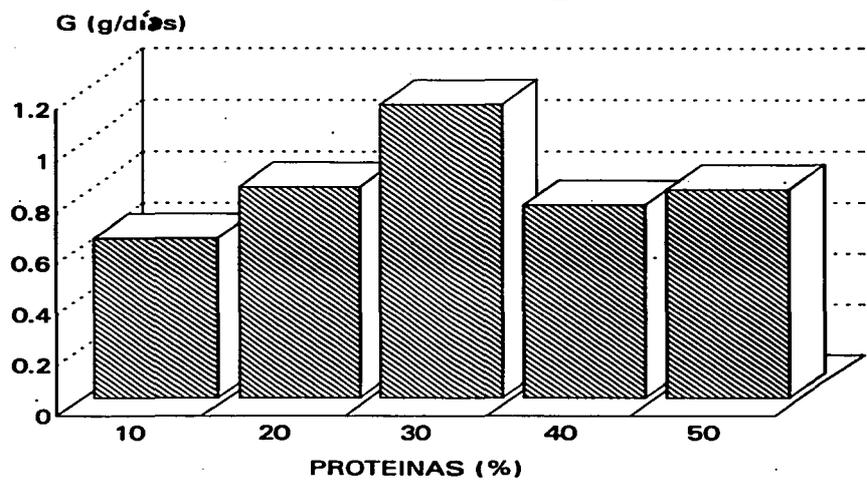


Fig. 7 G total de los Juveniles de *P. setiferus*

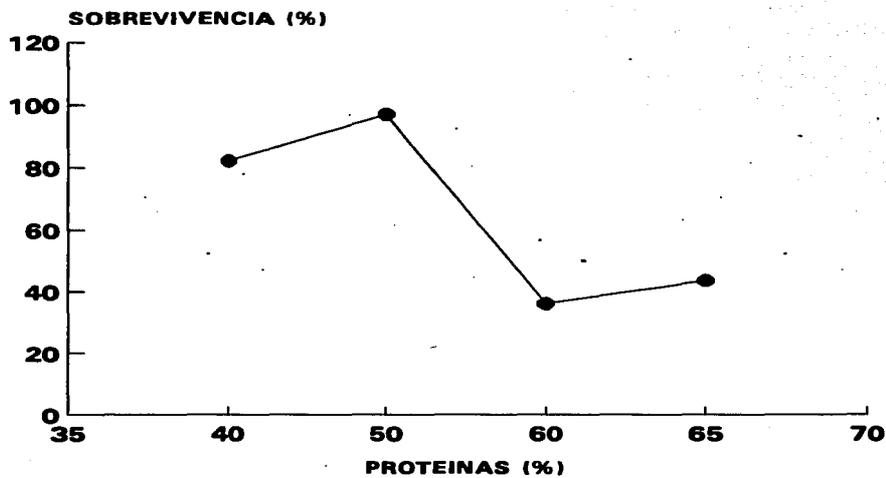


Fig. 8 Sobrevivencia. Exp 1 *P. setiferus*. Prom E.S.

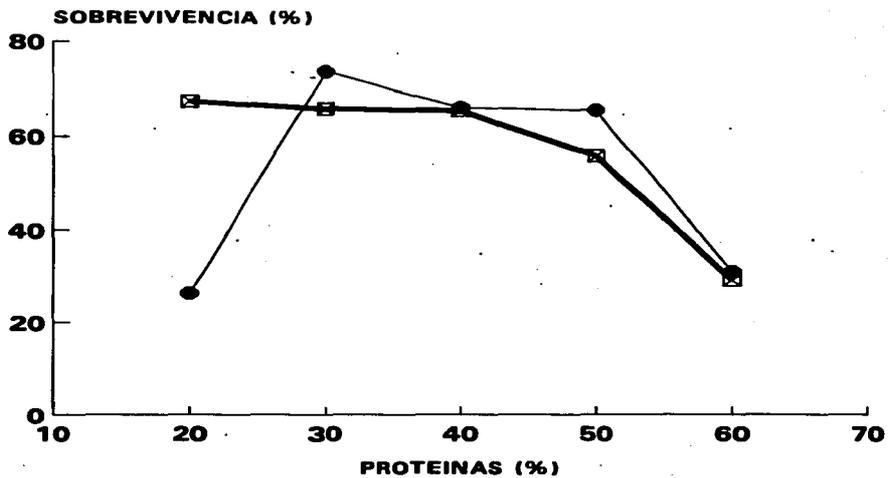


Fig. 9 Sobrevivencia. Exp 2 *P. setiferus*. Prom E.S.

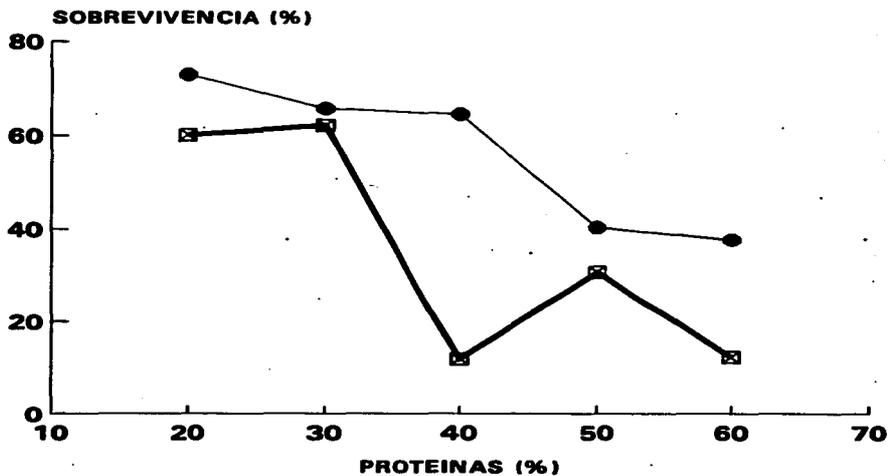


Fig. 10 Sobrevivencia. Exp 3 *P. setiferus*.

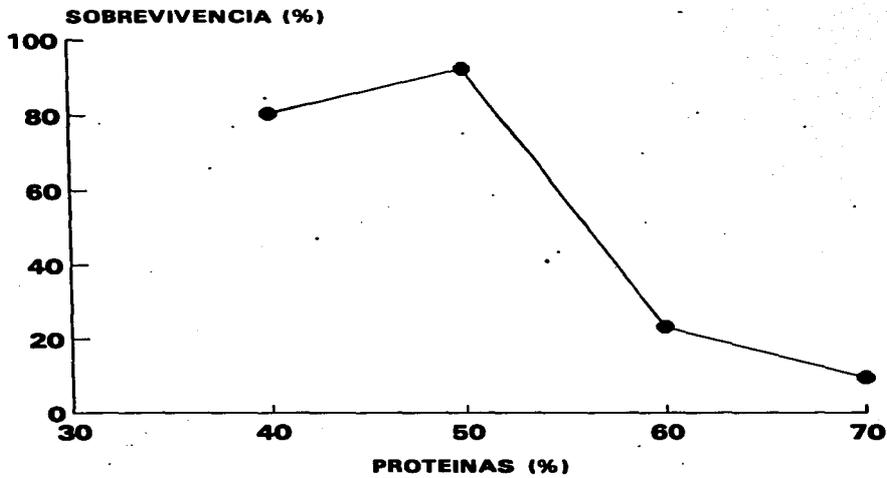


Fig. 11 Sobrevivencia. Exp 4 P. duorarum

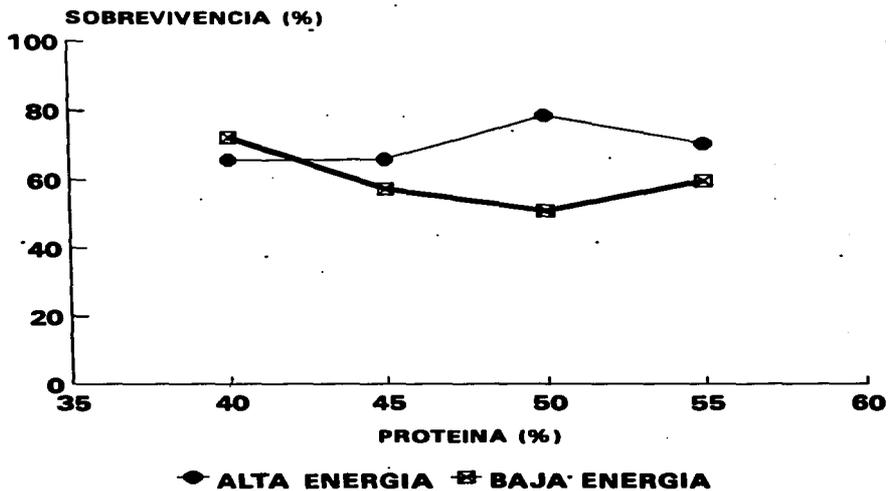


Fig. 12 Sobrevivencia. Exp 5 P. duorarum

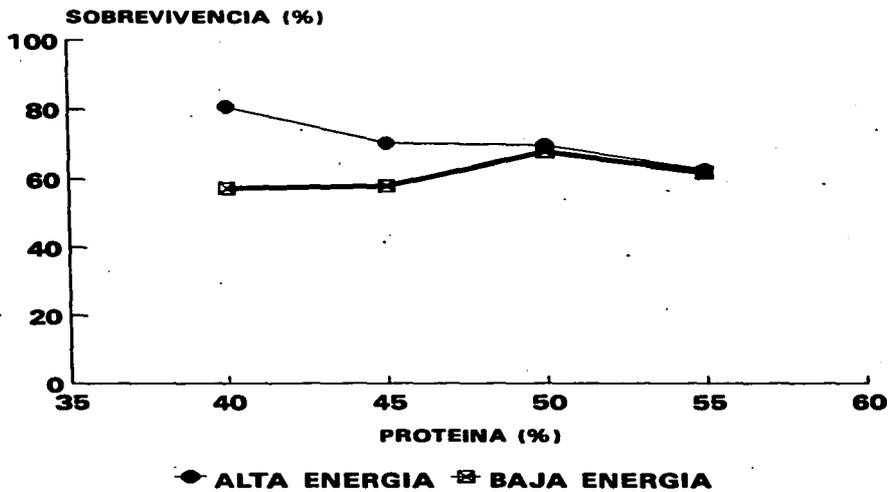


Fig. 13 Sobrevivencia. Exp 6 P. duorarum

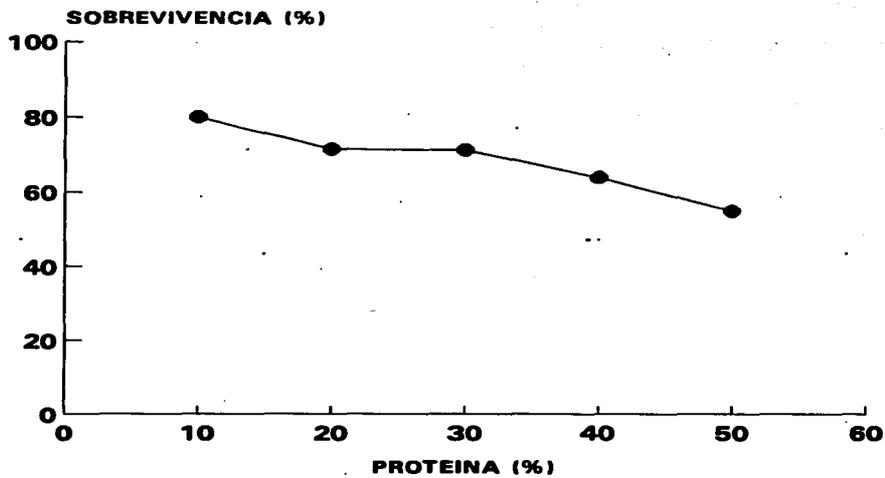


Fig. 14 Sobrevivencia. *P. setiferus* (juveniles)

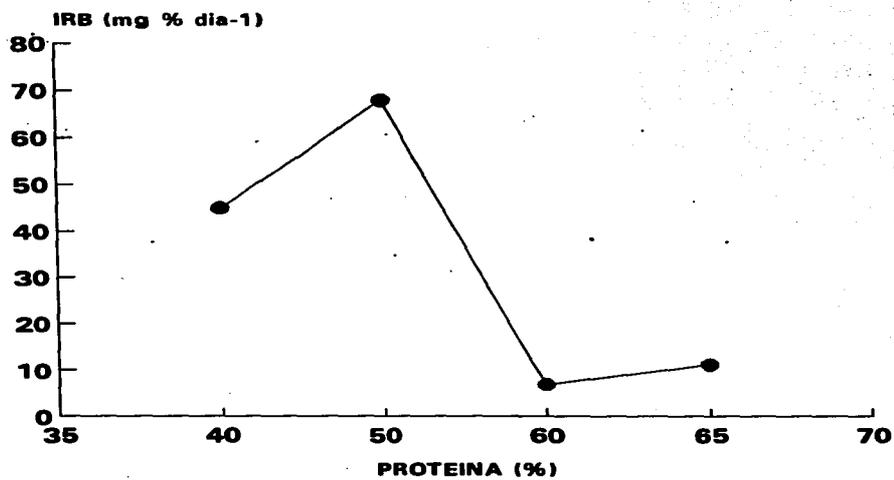
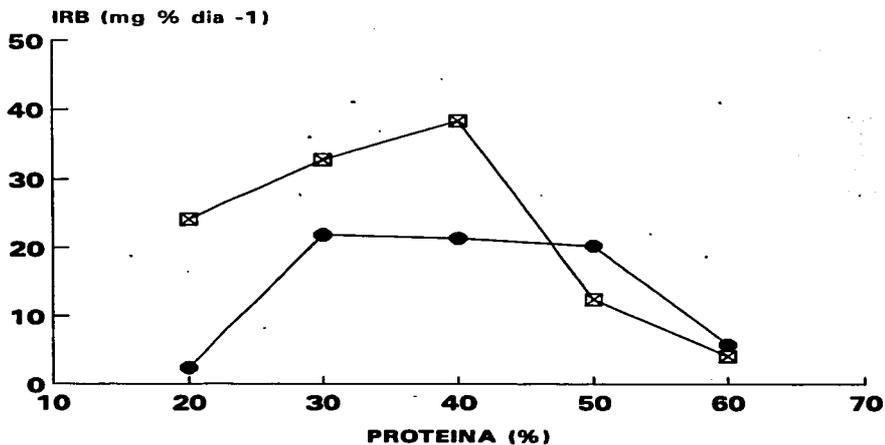
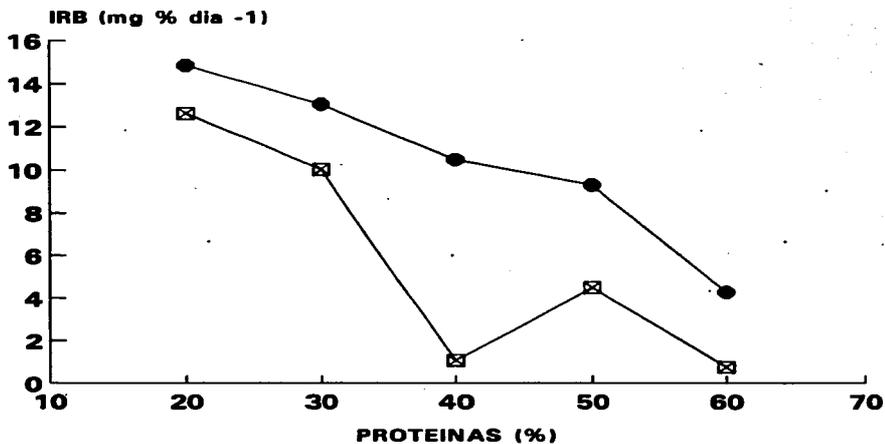


Fig. 15 IRB. Exp 1 P. setiferus



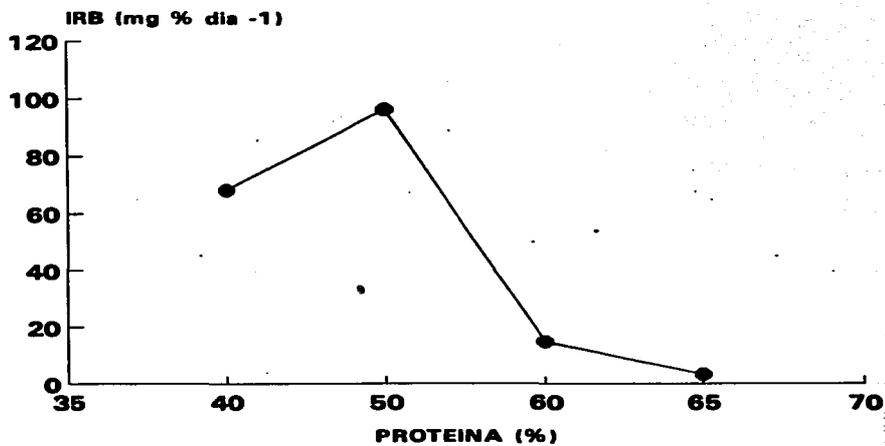
● ALTA ENERGIA ⊠ BAJA ENERGIA

Fig. 16 IRB. Exp 2 *P. setiferus*



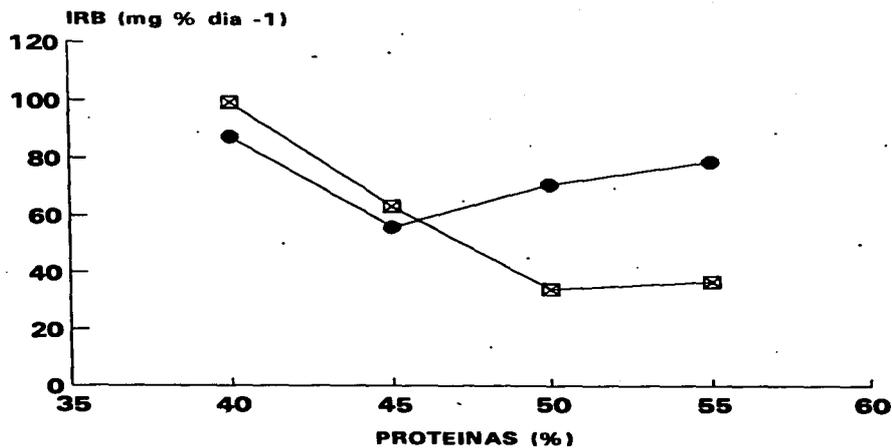
● ALTA ENERGIA ⊠ BAJA ENERGIA

Fig. 17 IRB. Exp 3 *P. setiferus*



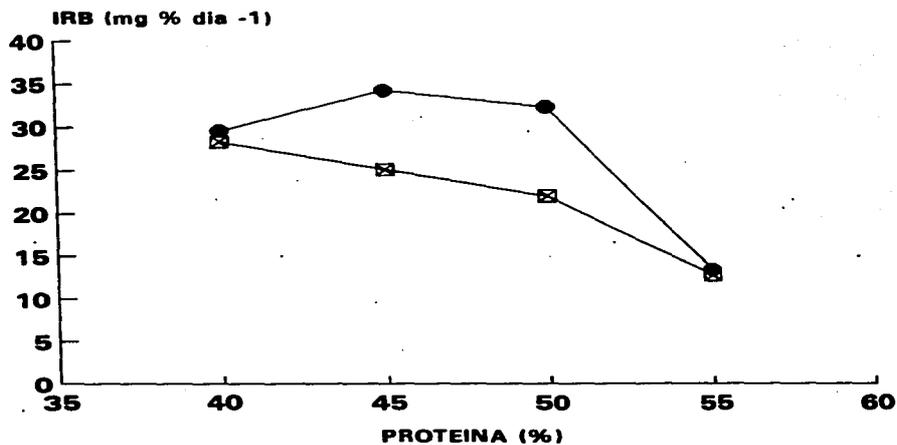
● ALTA ENERGIA

Fig. 18 IRB. Exp 4 P. DUORARUM



● ALTA ENERGIA ☒ BAJA ENERGIA

Fig. 19 IRB. Exp 5 P. duorarum



● ALTA ENERGIA ☒ BAJA ENERGIA

Fig. 20 IRB. Exp 6 P. duorarum

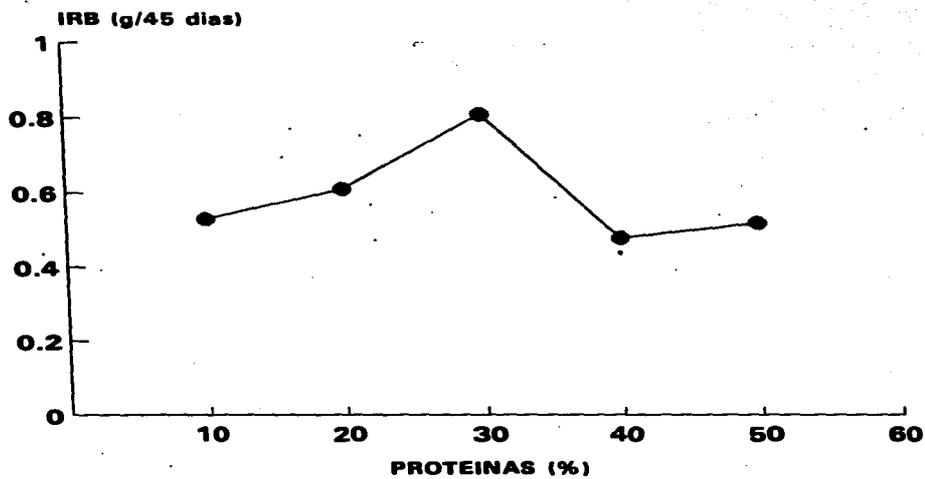


Fig. 21 IRB *E. satiferus* (juveniles)

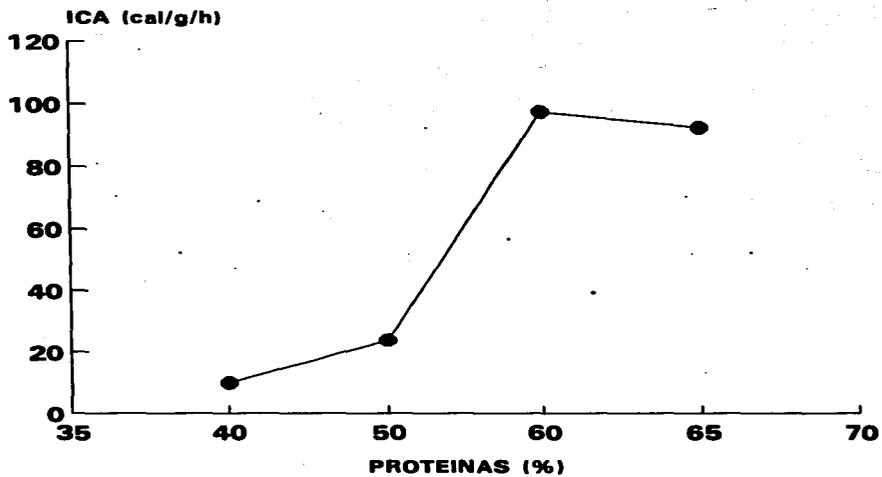


Fig. 22 ICA Exp 1 *P. satiferus*. Prom E.S.

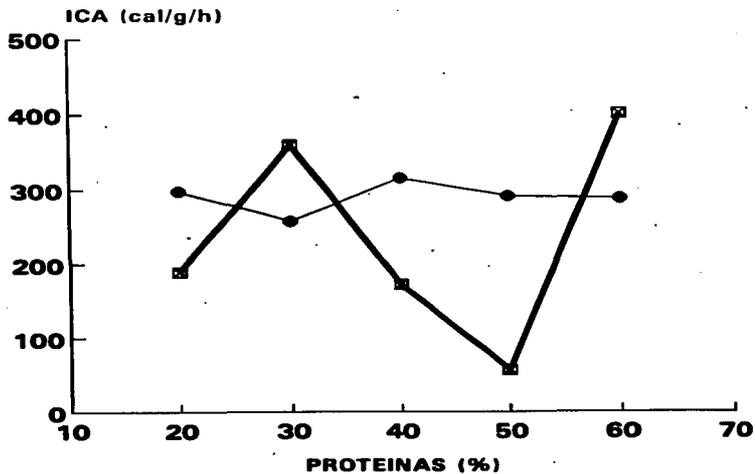


Fig. 23 ICA. Exp 2 P. setiferus. Prom E.S.

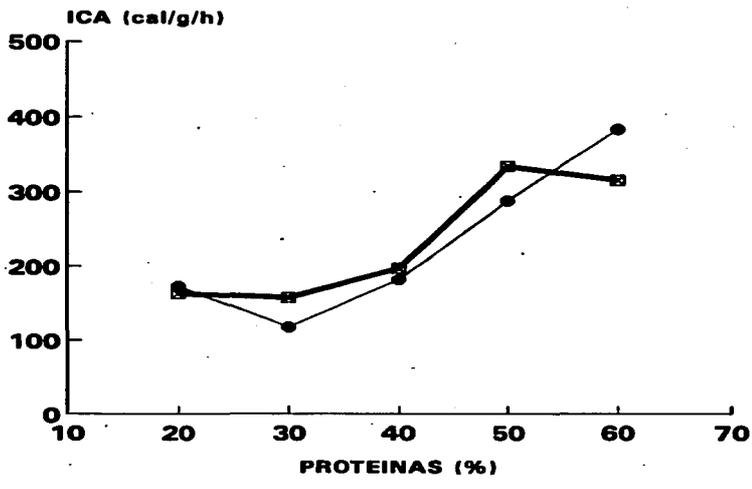


Fig. 24 ICA. Exp 3 P. setiferus. Prom E.S.

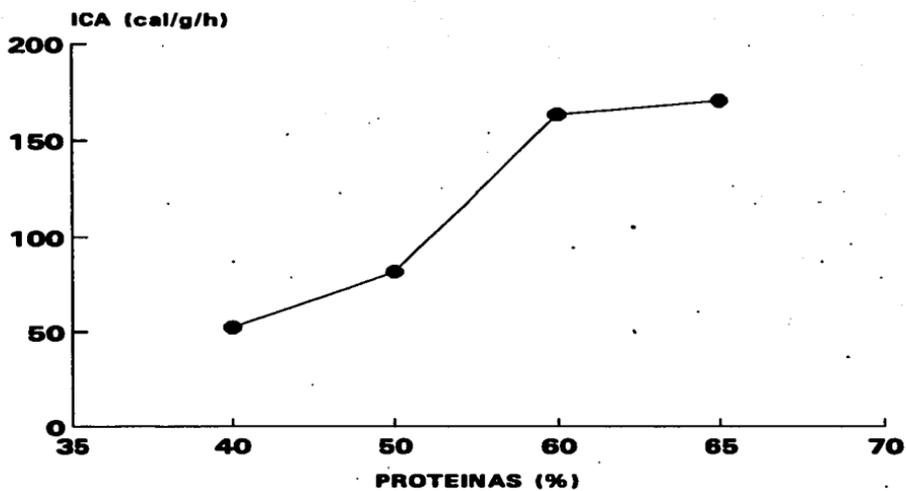
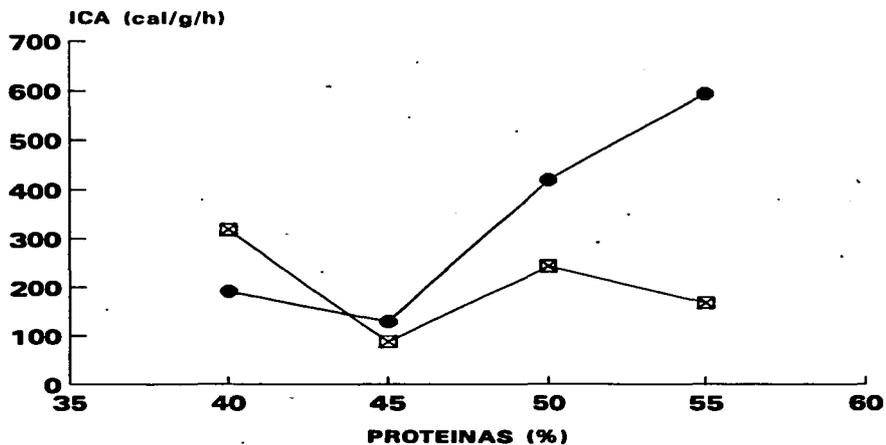
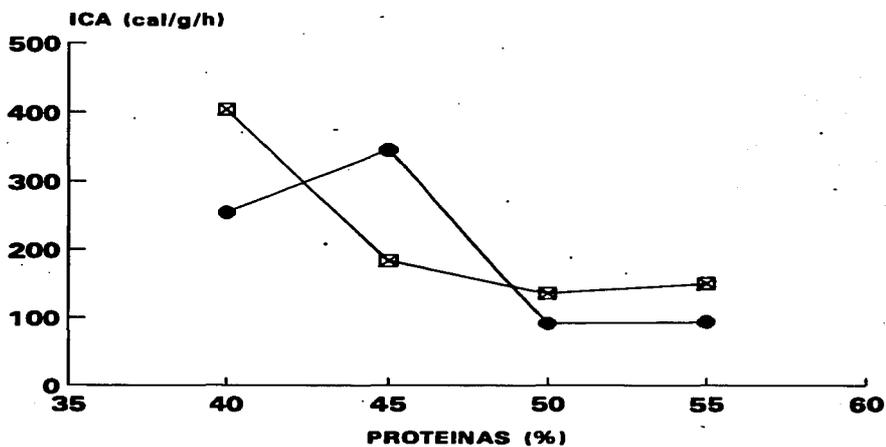


Fig. 25 ICA Exp 4 *P. duorarum*. Prom E.S.



● ALTA ENERGIA □ BAJA ENERGIA

Fig. 26 ICA. Exp 5 P. duorarum



● ALTA ENERGIA □ BAJA ENERGIA

Fig. 27 ICA. Exp 6 P. duorarum

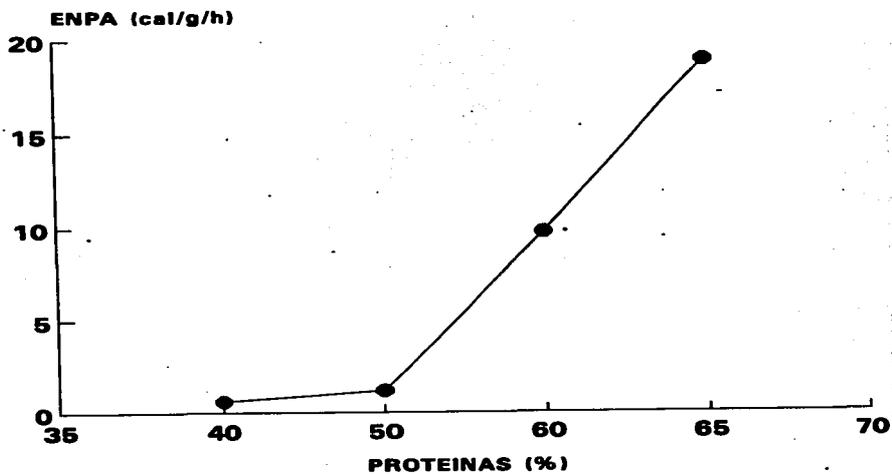


Fig. 28 ENPA Exp 1 *P. satiferus*. Prom E.S.

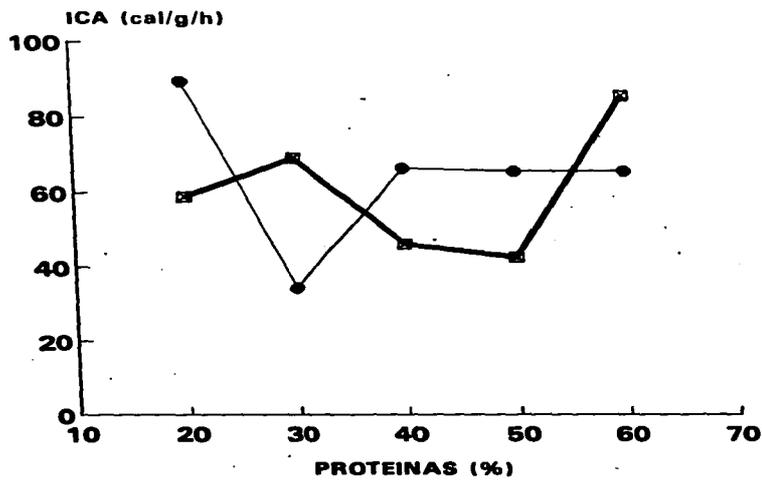


Fig. 29 ENPA Exp 2 *P. setiferus*. Prom E.S.

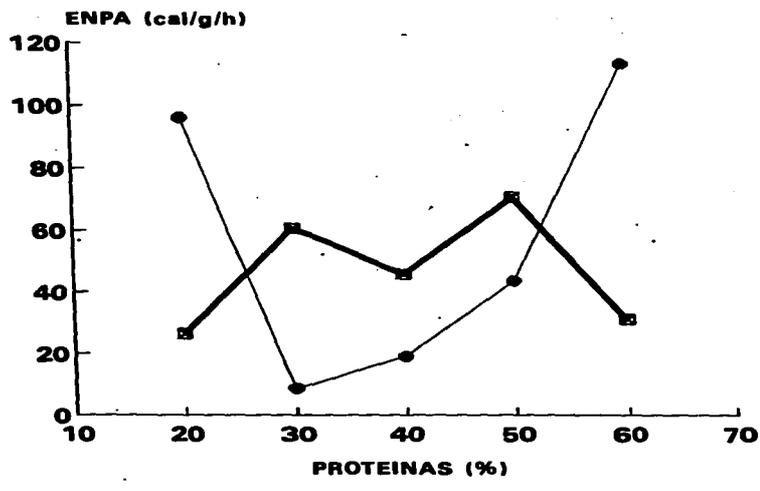


Fig. 30 ENPA Exp 3 *P. setiferus*. Prom E.S.

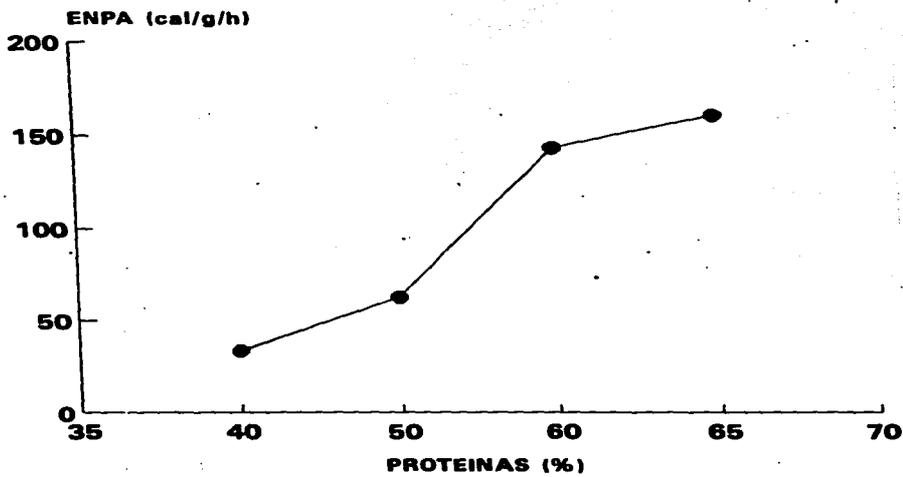
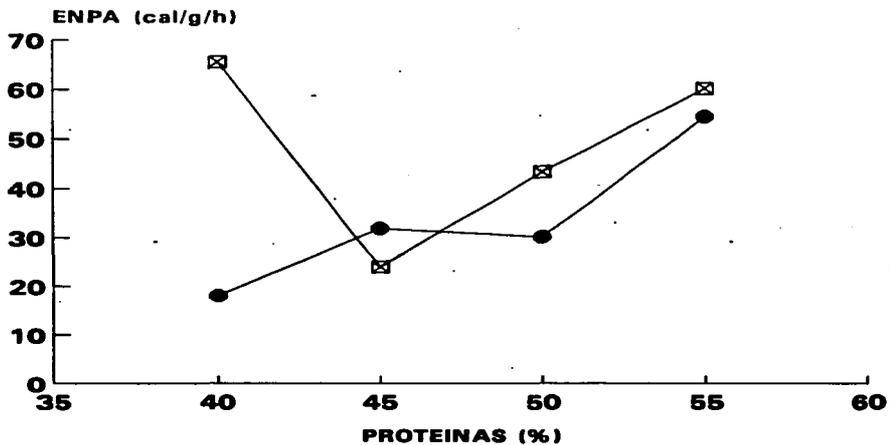
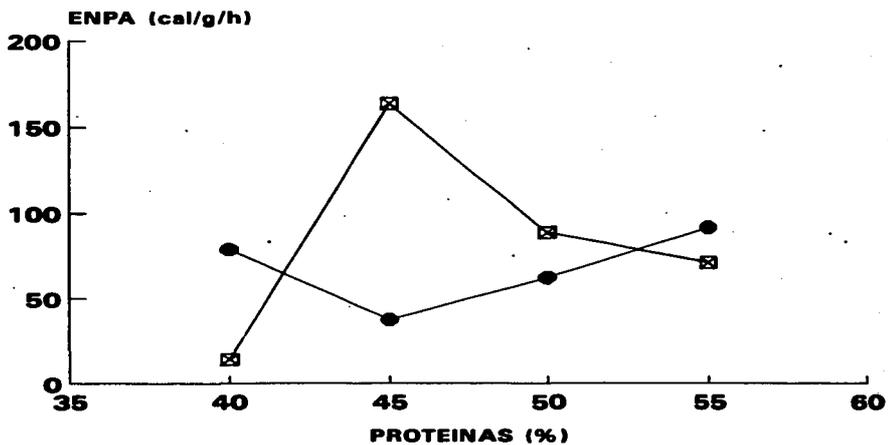


Fig. 31 ENPA Exp 4 *E. duarum*. Prom E.S.



● ALTA ENERGIA □ BAJA ENERGIA

Fig. 32 ENPA. Exp 5 *P. duorarum*



● ALTA ENERGIA □ BAJA ENERGIA

Fig. 33 ENPA. Exp 6 *P. duorarum*

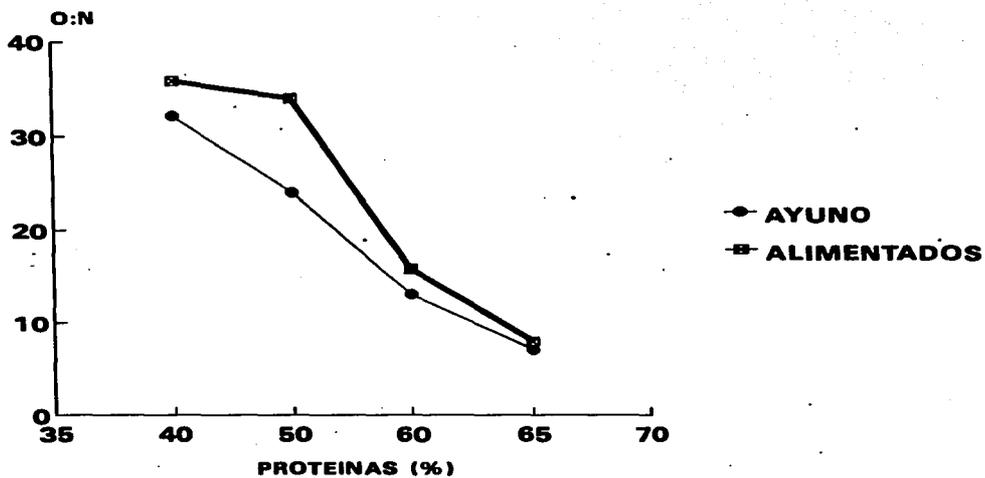


Fig. 34 RAZONES O:N Exp 1 *P. setiferus*. Prom E.S.

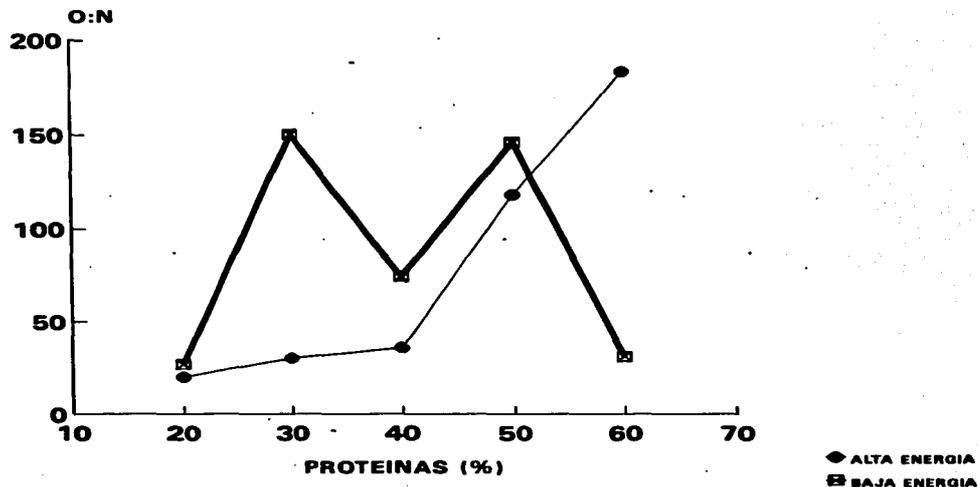


Fig. 35 RAZON AYUNO O:N. Exp 2 *P. setiferus*. Prom E.S.

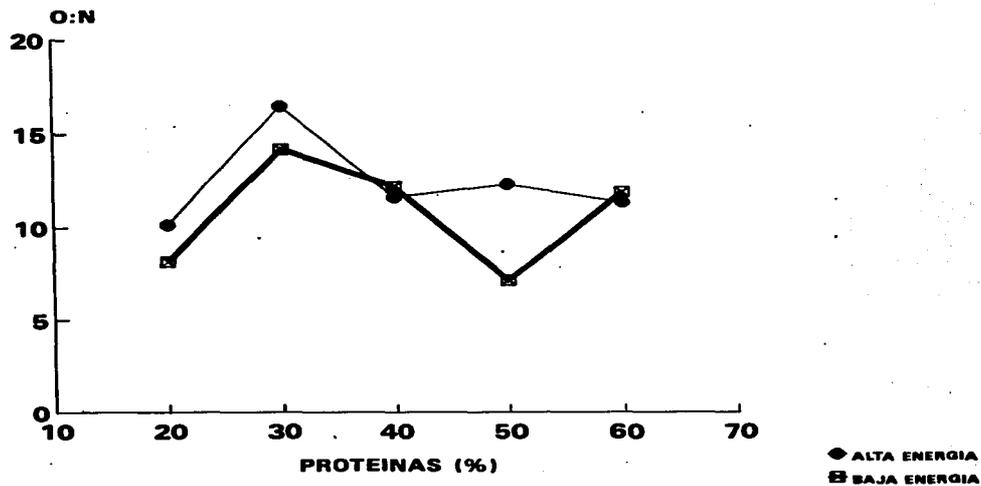


Fig. 36 RAZON ALIMENTADOS O:N. Exp 2 *P. setiferus*. Prom E.S.

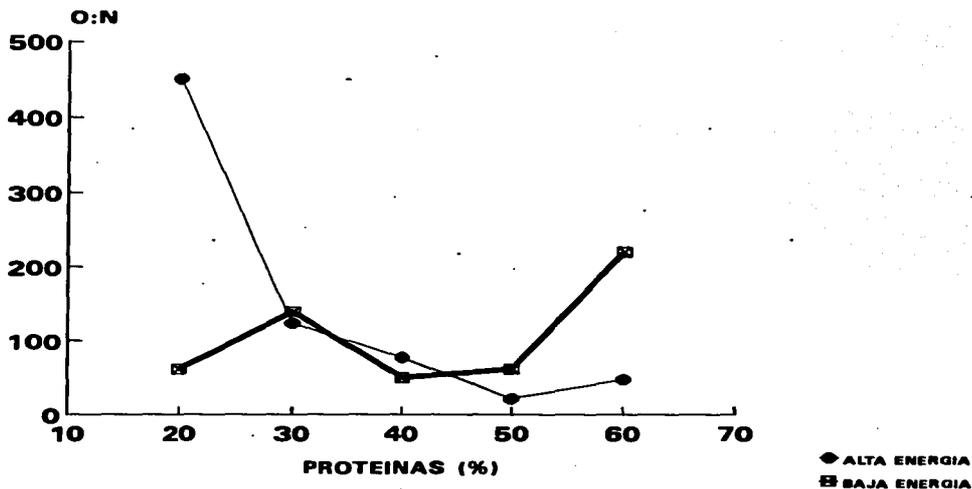


Fig. 37 RAZON AYUNO O:N. Exp 3 P. setiferus. Prom E.S.

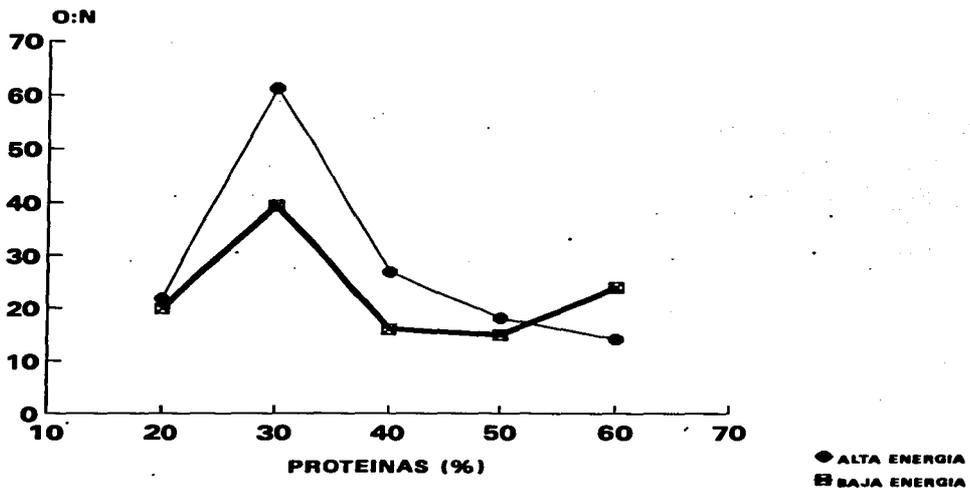


Fig. 38 RAZON O:N ALIMENTADOS. Exp 3 P. setiferus. Prom E.S.

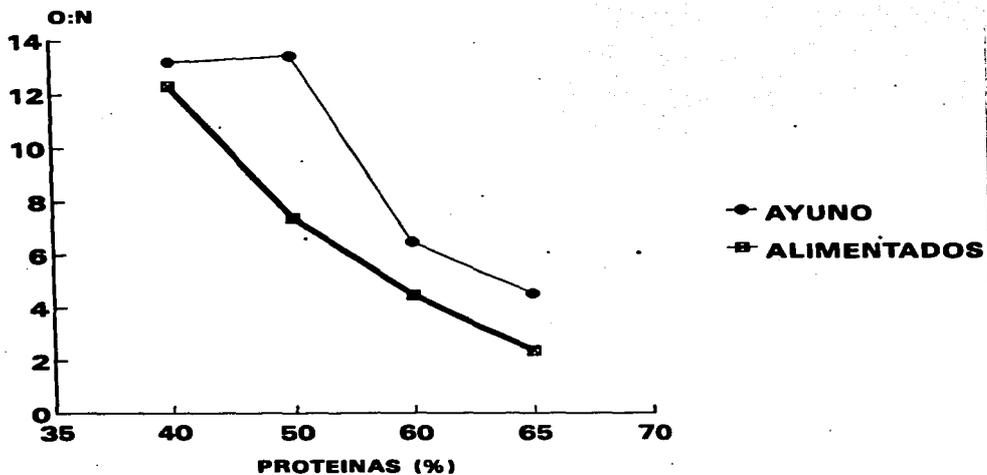
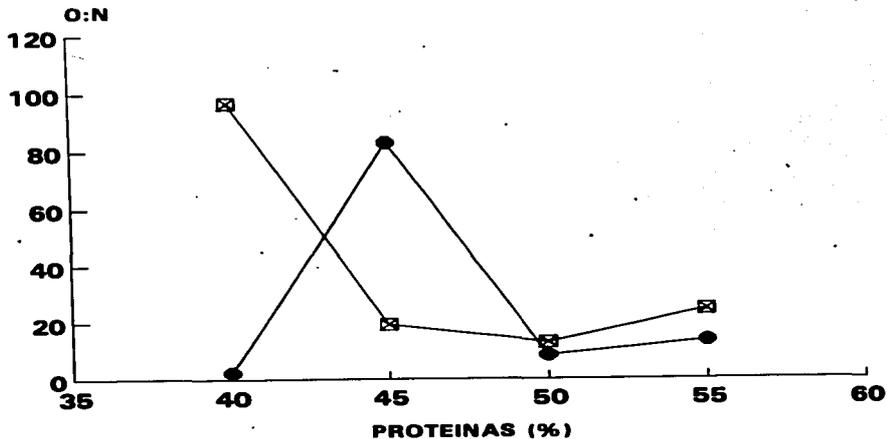
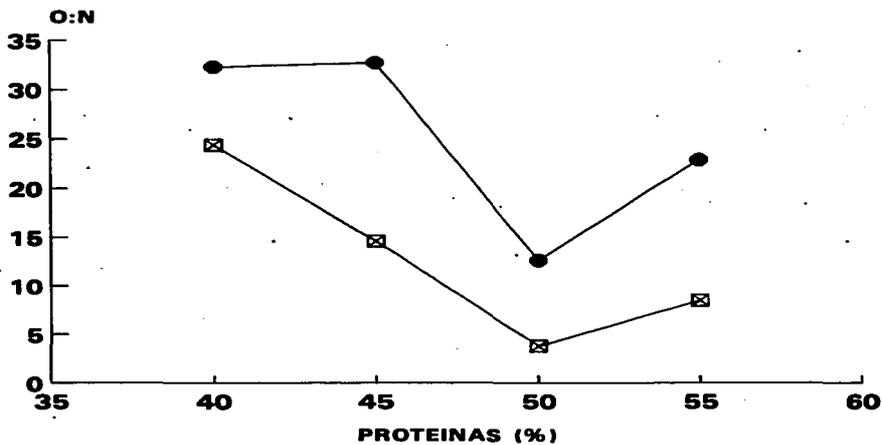


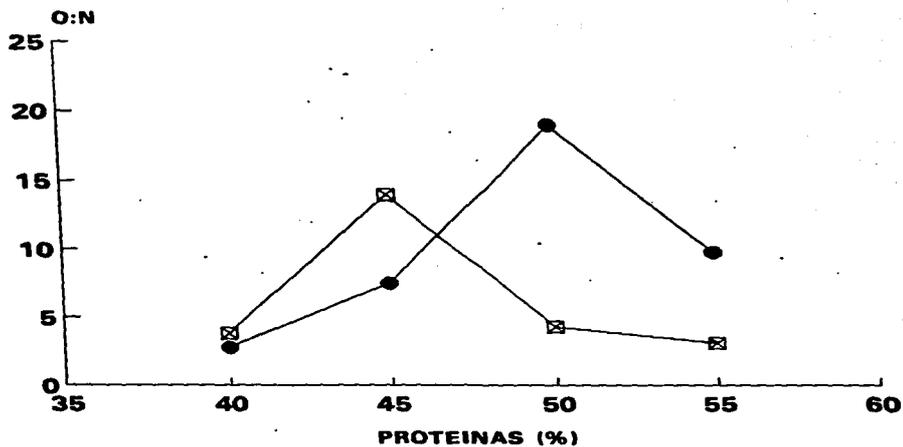
Fig. 39 RAZONES O:N Exp 4 *P. duroszum*. Prom E.S.



● ALTA ENERGIA ⊠ BAJA ENERGIA
 Fig. 40 RAZON AYUNO O:N. Exp 5 P. duorarum

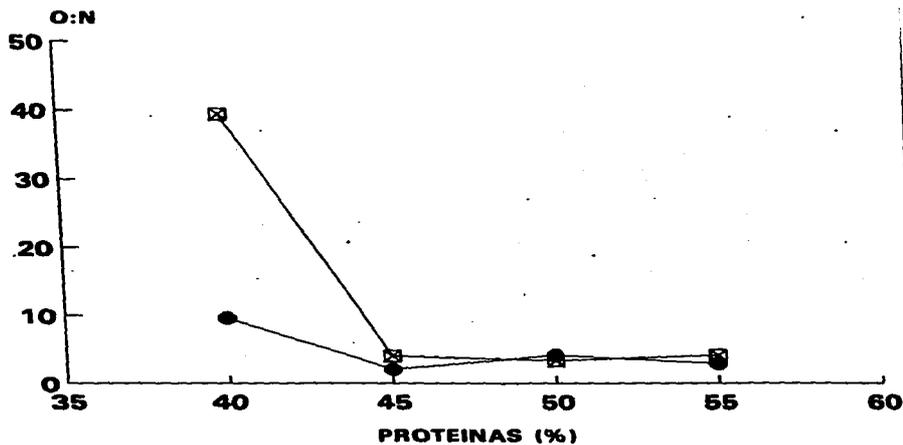


● ALTA ENERGIA ⊠ BAJA ENERGIA
 Fig. 41 RAZON O:N ALIMENTADOS. Exp 5 P. duorarum



● ALTA ENERGIA ◻ BAJA ENERGIA

Fig. 42 RAZON AYUNO O:N. Exp 6 P. duorarum



● ALTA ENERGIA ◻ BAJA ENERGIA

Fig. 43 RAZON O:N ALIMENTADOS. Exp 6 P. duorarum

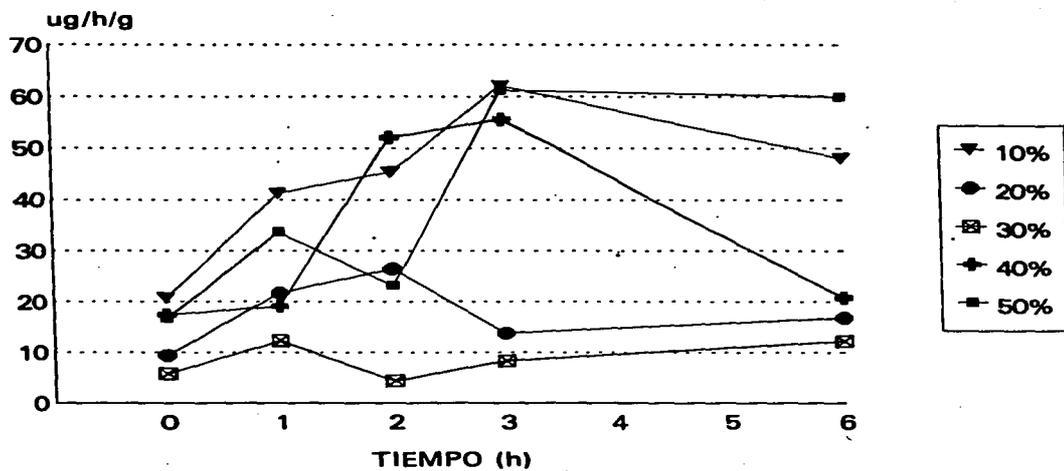


Fig 44 B EXCRECION NITROGENADA. Juveniles de *P. setiferus*.

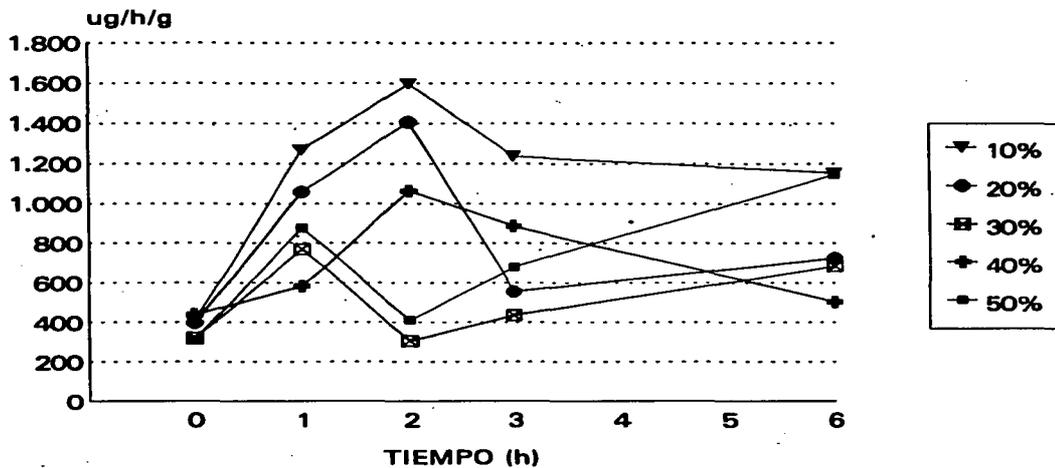


Fig 44 A. Consumo de Oxígeno. Juveniles de *P. setiferus*

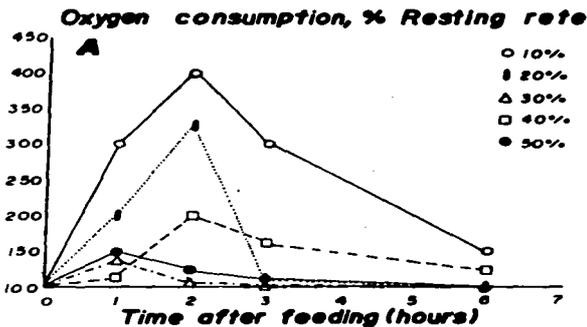


Fig. 45 A. Cambio post-alimentario en el Consumo de Oxígeno de los juveniles de Penaeus setiferus.

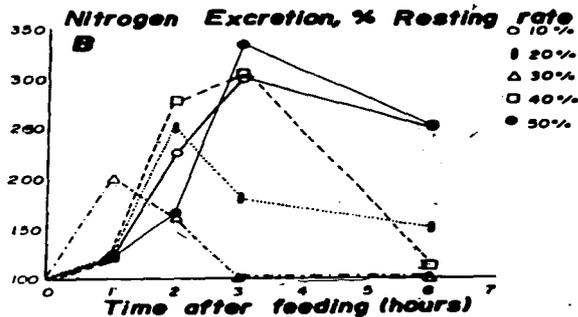


Fig. 45B. Cambio post-alimentario en la Tasa de Excreción nitrogenada de los juveniles de Penaeus setiferus.

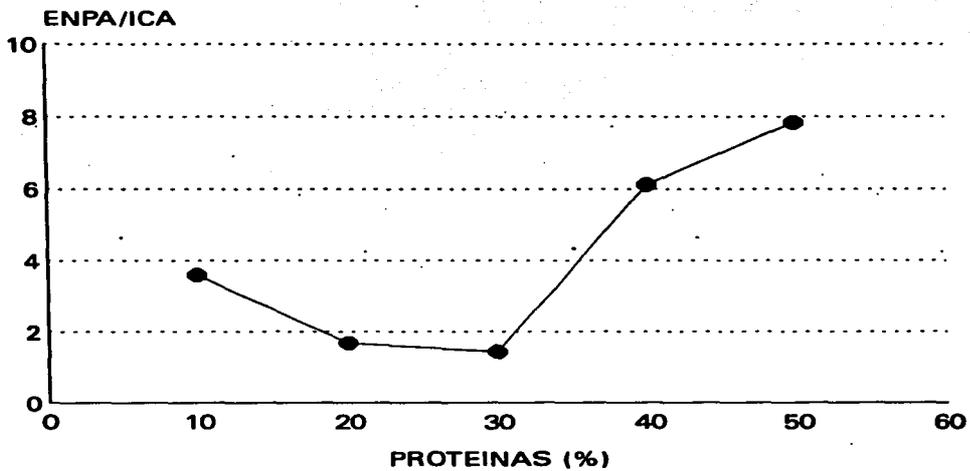


Fig. 46 RAZON ENPA/ICA JUVENILES DE *P. setiferus*

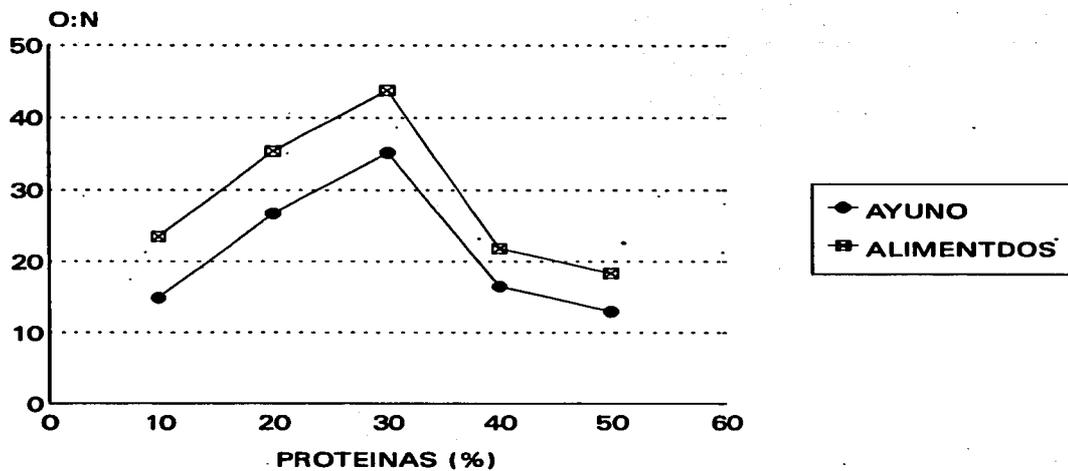


Fig. 47 SUBSTRATO METABOLICO. JUVENILES DE P. setiferus

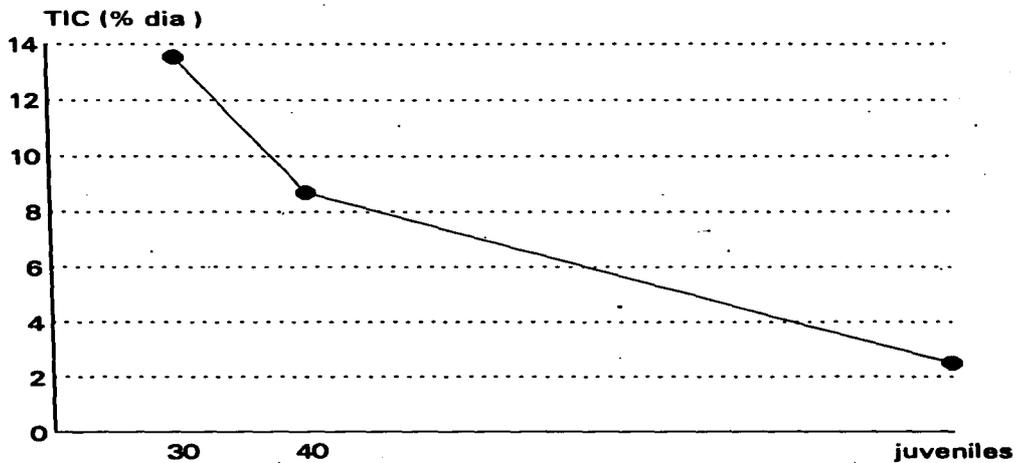


Fig 48. Tasa instantanea de crecimiento de *Penaeus setiferus*

ANEXO

TABLA 2. Pesos finales y sobrevivencia del experimento 3 *P. setiferus*.

	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T
Pi	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7
Pf	19.46*	19.1	16.8	14.6	16.1	28.2	19.7	20.4	15.2	23.5
±	0.7	0.7	0.5	0.5	0.6	2.2	0.5	1.1	0.5	1.4
S %	72.9 ^d	60.1 ^d	65.8 ^{cd}	62.2 ^{cd}	64.6 ^d	11.9 ^a	40.4 ^{bc}	30.7 ^b	37.7 ^b	12.26 ^a
% g	748.15	796.3	748.7	644.4	640.7	1103.8	940.7	822.2	607.4	1000
RIB	14.85	12.63	13.06	10.04	10.5	1.06	9.33	4.5	4.29	0.75

*Promedio ± Error estándar.

Letras distintas en el mismo renglón indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

TABLA 3. Pesos finales y sobrevivencia del experimento 5 *P. dorarum*.

	A	B	C	D	E	F	G	H
Pi	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1
±	0.09	0.09	0.09	0.09	0.09	0.09	0.09	0.09
Pf	45.1 ^d	42.8 ^d	30.1 ^b	38.9 ^c	32.3 ^b	24.4 ^a	38.5 ^c	22.4 ^a
±	10.7	2.5	2.0	3.3	2.5	2.3	2.9	2.7
S	65.7 ^a	72.3 ^a	65.9 ^a	57.3 ^a	78.5 ^a	50 ^a	70.2 ^a	59.6 ^a
RIB	87.44	90	56.08	63.04	70.84	34.04	76.51	36.74

*Promedio ± Error estándar.

Letras distintas en el mismo renglón indican diferencias significativas (p<0.05)

TABLA 4. Pesos finales y sobrevivencia de las postlarvas del Exp. 6 *P. dorarum*

	I	J	K	L	M	N	O	P
Pi	3.0	3.0	3.0	3.0	3.0	3.0	3.0	3.0
±	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2
Pf	35.7 ^c	46.3 ^a	45.6 ^{de}	42.9 ^d	43.8 ^{cd}	30.7 ^b	19.9 ^a	18.9 ^{a*}
±	1.9	3.0	2.4	2.3	2.1	2.6	2.0	1.8
S	80.8 ^b	57.35 ^a	70.4 ^{ab}	58.14 ^a	69.54 ^{ab}	67.97 ^a	62.5 ^a	61.94 ^a
RIB	29.61	28.3	34.3	25.15	32.4	22.1	13.4	12.8

* Promedio ± Error estándar.

Letras distintas en el mismo renglón indican diferencias significativas (p< 0.05)

Tabla 5. Consumo de O₂ del Exp. 1
P. setiferus (cal/g/h).

Proteína (%)	Ayuno	Alimentados
40	37.5±2.26 ^{a*}	52.95±4.6 ^a
50	34.4±4.1 ^a	72.36±7.27 ^a
60	134.4±27.2 ^b	289.9±19.5 ^b
65	97.8±21.54 ^b	245.7±36.3 ^b

*Promedio ± error estándar.

Letras distintas indican diferencias significativas (p < 0.05).

Tabla 6. Consumo de O₂ del Experimento 2
P. setiferus cal/g/h.

	Ayuno	Alimentados
Alta Energía		
20	385.01±27.39 ^d	701.6±105.54 ^a
30	246.04±18.36 ^{bc}	468.4±66.43 ^{bcd}
40	249.46±23.54 ^c	542.6±50.8 ^{de}
50	205.7±28.27 ^{bc}	515.7±52.7 ^{bcd}
60	247.02±24.35 ^c	529±44.47 ^{cd}
Baja Energía		
20	186.88±23.82 ^{abc}	366.7±51.54 ^{abc}
30	146.81±26.93 ^a	529.15±82.03 ^{cd}
40	166.93±8.96 ^{ab}	352.29±29.19 ^{ab}
50	181.97±32.82 ^{abc}	221.5±44.26 ^a
60	150.73±19.062 ^a	558.6±61.73 ^{de}

Letras distintas indican diferencias significativas (p < 0.05).

Tabla 7. Consumo de O₂ del Experimento 3 de *P. setiferus* (cal/g/h).

	Ayuno	Alimentados
Alta Energía (4 kcal/g)		
Proteínas (%)		
20	448.48±61.35 ^f	868.59±400.93 ^c
30	205.65±15.63 ^{ab}	240.25±40.03 ^a
40	216.7±39.53 ^{abcd}	226.69±39.53 ^a
50	207.66±24.21 ^{abc}	514.9±46.66 ^{abc}
60	356.31±55.31 ^{def}	764.35±111.54 ^c
Baja Energía (3 kcal/g)		
20	199.44±32.12 ^a	360.48±48.53 ^{ab}
30	437.72±64.5 ^{ef}	610.19±102.15 ^{bc}
40	305.34±54.15 ^{abcde}	507.86±64.25 ^{abc}
50	235.27±49.13 ^{abcd}	558.26±29.22 ^{abc}
60	346.22±79.46 ^{abcdef}	617.6±106.25 ^{bc}

Letras distintas indican diferencias significativas (p < 0.05).

Tabla 8. Consumo de O₂ del Exp 4
P. dorarum (cal/g/h).

Proteína (%)	Ayuno	Alimentados
40	58.35±6.3 ^{a*}	142.4±10.97 ^a
50	68.48±12.2 ^a	198.24±7.1 ^b
60	30.46±4.6 ^a	292.3±5.04 ^c
65	50.3±24.3 ^a	323.8±12.35 ^d

* Promedio ± Error estándar.
Letras distintas indican diferencias significativas (p < 0.05).

Tabla 9. Consumo de O₂ del Experimento 5
P. dorarum (cal/g/h).

	Ayuno	Alimentados
Alta Energía		
40	47.01±6.03 ^a	255.53±25.06 ^{ab}
45	89.09±9.4 ^{bc}	226.09±19.94 ^{ab}
50	68.41±3.45 ^{ab}	463.9±207.56 ^{bc}
55	68.3±6.53 ^{ab}	700.24±68.83 ^c
Baja Energía		
40	349.36±30.71 ^d	688.1±36.14 ^c
45	59.4±6.56 ^{ab}	152.46±8.2 ^a
50	49.84±6.53 ^a	201.63±98.09 ^a
55	125.52±14.96 ^c	284.76±34.24 ^{ab}

Letras distintas indican diferencias significativas.

Tabla 10. Consumo de O₂ del Experimento 6
P. dorarum (cal/g/h)

	Ayuno	Alimentados
Alta Energía		
40	37.10±5.29 ^{bcd}	299.37±26.12 ^c
45	15.84±3.42 ^a	383±26.06 ^d
50	46.27±6.07 ^d	143.17±9.49 ^a
55	27.78±2.36 ^{abc}	127.6±7.69 ^a
Baja Energía		
40	19.66±2.57 ^a	448.98±65.48 ^d
45	45.04±3.35 ^d	240.04±22.41 ^{bc}
50	40.06±4.76 ^{cd}	186.03±21.18 ^{ab}
55	26.93±1.69 ^{ab}	186.87±10.9 ^{ab}

Letras distintas indican diferencias significativas (p < 0.05).

Tabla 11. Excreción Nitrogenada del Exp. 1
P. setiferus (cal/g/h).

Proteínas (%)	Ayuno	Alimentados
40	1.84±0.18 ^a	2.85±0.18 ^a
50	2.01±0.23 ^a	3.8±0.06 ^a
60	17.1±1.72 ^b	32.78±0.95 ^b
65	24.18±3.6 ^b	54.46±1.96 ^c

* Promedio ± Error estándar.

Letras distintas indican diferencias significativas (p < 0.05).

Tabla 12. Excreción Nitrogenada Exp.2
P. setiferus, cal/g/h.

Alta Energía	N	Ayuno	Alimentados
20	10	37.96±6.05 ^{a*}	128.3±14.26 ^c
30	9	16.15±2.31 ^d	61.54±13.48 ^{ab}
40	10	15.32±2.67 ^d	82.86±6.29 ^b
50	10	10.57±4.16 ^d	77.16±7.84 ^{ab}
60	10	7.66±3.62 ^c	85.83±7.66 ^b
Baja Energía			
20	10	18.94±3.32 ^d	79.35±8.19 ^{ab}
30	10	9.08±4.3 ^d	78.29±18.12 ^{ab}
40	10	6.65±2.49 ^a	52.03±5.28 ^a
50	9	7.6±2.31 ^c	63.85±8.19 ^{ab}
60	9	6.89±1.66 ^{ab}	86.01±10.21 ^b

* Promedio ± Error estándar.

Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas (p < 0.05)

Tabla 13. Excreción Nitrogenada Exp.3
P. setiferus.

Alta Energía	Ayuno	Alimentados
20	2.43±0.77 ^{a*}	87.14±39.4 ^a
30	4.27±1.96 ^{ab}	16.86±4.2 ^d
40	4.93±3.62 ^{ab}	19.36±4.4 ^b
50	19.06±1.84 ^d	62.79±6.95 ^d
60	16.63±1.96 ^{cd}	115.29±11.88 ^f
Baja Energía		
20	7.54±1.48 ^{ab}	39.38±3.98 ^c
30	9.2±4.27 ^{ab}	53.64±14.85 ^a
40	10.87±4.27 ^{ab}	51.08±8.85 ^d
50	7.0±1.9 ^{ab}	80.54±3.56 ^a
60	2.67±1.06 ^a	55.18±8.85 ^d

* Promedio ± Error estándar

Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas (p < 0.05).

Tabla 14 Excreción nitrogenada del Exp. 4
P. dorarum (cal/g/h).

Proteínas (%)	Ayuno	Alimentados
40	61.48±10.63 ^{a*}	133.41±8.3 ^a
50	73.06±7.13 ^a	236.41±17.9 ^b
60	125.45±18.95 ^b	389.42±19.8 ^c
65	83.63±6.29 ^a	517.13±8.9 ^d

* Promedio ± Error estándar.
Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

Tabla 15. Excreción Nitrogenada del Exp. 5 de
P. dorarum.

Alta Energía	Ayuno	Alimentados
40	54.58±9.68 ^{c*}	18.06±2.61 ^a
45	5.34±1.3 ^a	34.33±7.33 ^{abc}
50	17.76±1.48 ^b	44.9±4.63 ^{bc}
55	13.13±1.84 ^{ab}	66.17±8.26 ^{de}
Baja Energía		
40	8.32±1.29 ^{ab}	49.42±4.03 ^{de}
45	5.34±1.3 ^a	29.34±2.85 ^{ab}
50	7.04±0.83 ^a	49.83±4.03 ^{cd}
55	13.13±1.84 ^{ab}	81.25±11.10 ^e

* Promedio ± Error estándar.
Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

Tabla 16. Excreción Nitrogenada del Exp. 6
P. dorarum.

Alta Energía	Ayuno	Alimentados
40	3.38±0.65 ^{a*}	68.66±7.18 ^{bc}
45	5.28±1.54 ^a	42.7±4.5 ^{ab}
50	1.78±0.83 ^a	83.87±10.81 ^{cd}
55	8.61±1.78 ^{ab}	101.75±5.4 ^d
Baja Energía		
40	13.89±3.5 ^b	27.32±4.5 ^a
45	7.6±2.0 ^{ab}	156.63±26.61 ^a
50	26.07±5.1 ^c	115.59±7.96 ^d
55	23.46±3.7 ^c	94.5±6.8 ^{cd}

* Promedio ± Error estándar.
Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

Tabla 17. Razones O:N de ayuno y postalimentaria del Experimento 1. *P. setiferus*.

Prot (%)	Ayuno	Alimentado s
40	32.2±4.1 ^{a*}	35.9±2.8 ^b
50	24.07±1.8 ^c	34.06±4.2 ^b
60	13.6±1.4 ^a	15.81±1.0 ^a
65	7.05±0.7 ^b	7.98±0.9 ^a

*Promedio ± Error estándar.
Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas (p < 0.05).

Tabla 18 Razones O:N del Experimento 2 de *P. setiferus*.

Proteína (%)	O:N Ayuno	O:N post-alimentaria
Alta Energía		
20	19.9±2.5 ^{a*}	10.16±1.09 ^{abc}
30	30.1±3.8 ^{abc}	16.4±1.95 ^e
40	35.8±10.9 ^{abc}	11.6±0.5 ^{cd}
50	118.3±46 ^{abc}	12.3±1.0 ^{cd}
60	183.6±111.1 ^e	11.3±0.6 ^{bcd}
Baja Energía		
20	26.9±9 ^{ab}	8.16±0.8 ^{ab}
30	150.4±59.7 ^{bc}	14.2±1.6 ^{de}
40	74.4±16.0 ^{abc}	12.2±0.4 ^{cd}
50	146.1±101.6 ^{abc}	7.16±1.5 ^a
60	31.1±4.2 ^{abc}	11.9±0.7 ^{cd}

*Promedio ± Error estándar.
Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas (p < 0.05).

Tabla 19. Razones O:N del Experimento 3 *P. setiferus*.

Proteína	O:N Ayuno	O:N Alimentados
Alta Energía		
20	451±41.9 ^{a*}	21.76±2.06 ^{ab}
30	123.6±56.1 ^{bcd}	61.2±29.4 ^c
40	77.2±11.9 ^{abc}	26.8±8.5 ^{ab}
50	21.5±1.5 ^a	18.1±1.0 ^{ab}
60	47.5±3.2 ^{ab}	14.1±0.53 ^a
Baja Energía		
20	61.5±7.9 ^{ab}	19.9±1.7 ^{ab}
30	139.07±13.4 ^{cde}	39.4±14.1 ^{bc}
40	50.1±4.8 ^{ab}	16.01±1.2 ^{ab}
50	61.7±2.3 ^{ab}	14.9±0.4 ^a
60	219.8±73.9 ^{de}	23.9±2.1 ^{ab}

*Promedio ± Error estándar.
Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas (p < 0.05).

Tabla 20. Razones de O:N del Experimento 4
P. dorarum.

Prot. (%)	O:N Ayuno	O:N post-alimentaria
40	13.2±0.9 ^c	12.31±1.76a
50	13.44±1.21c	7.39±0.4a
60	6.49±0.3b	4.48±0.5a
65	4.5±0.06	2.3±0.08a

*Promedio ± Error estándar.

Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

Tabla 21. Razones O:N del Experimento 5
P. dorarum.

Prot. (%)	O:N Ayuno	O:N Post-alimentaria
Alta Energía		
40	2.29±0.16 ^{a*}	32.3±17 ^d
45	83.1±20 ^b	32.7±6.5 ^d
50	8.42±0.28 ^a	12.6±2 ^b
55	13.5±0.9 ^a	22.9±0.7 ^c
Baja Energía		
40	96.7±16.9 ^b	24.4±1.4 ^c
45	19.2±2 ^a	14.6±2.2 ^b
50	12.9±1.6 ^a	3.7±0.6 ^a
55	24.5±5.2 ^a	8.5±0.5 ^{ab}

*Promedio ± Error estándar.

Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

Tabla 22. Razones O:N del Experimento 6 de
P. dorarum.

Prot. (%)	O:N Ayuno	O:N Post-alimentaria
Alta Energía		
40	27.6±0.8 ^{a*}	9.6±0.4 ^b
45	7.5±0.4b ^c	20.6±1.52 ^c
50	19.05±2.06 ^d	4.16±0.16 ^a
55	9.8±1.6 ^c	2.9±0.09 ^a
Baja Energía		
40	3.8±0.5 ^a	39.4±3.8 ^d
45	14±3.3 ^d	4.02±0.2 ^a
50	4.3±0.4 ^{ab}	3.38±0.14 ^a
55	3.1±0.4 ^a	4.1±0.2 ^a

*Promedio ± Error estándar.

Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas ($p < 0.05$).