



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO



Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México

BIOENERGÉTICA EN JUVENILES *Epinephelus morio*
(VALENCIENNES 1828).

T E S I S

que para obtener el grado académico de
Maestro en Ciencias
(Biología Marina)
p r e s e n t a

DAVID GUTIÉRREZ BONILLA

Director de Tesis: Dr. Xavier Chiappa Carrará.

Comité Tutorial: Dra. Cecilia Vanegas Pérez.
Dr. Felipe Amezcua Martínez.
Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldia.
Dra. Martha Gabriela Gaxiola Cortés.



México D.F.

2010



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

AGRADECIMIENTOS.

El desarrollo de este trabajo de investigación fue posible gracias a la participación de varias instituciones y numerosas personas. Por lo que deseo manifestar mis agradecimientos.

A la UNAM como aquella institución que me ha permitido crecer y desarrollarme como persona en muchos sentidos.

Al Instituto de Ciencias del Mar y Limnología en su sede del *campus* Ciudad Universitaria y a la Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación Sisal de la Facultad de Ciencias, por el apoyo institucional y por la facilidades de material y equipo necesario para el desarrollo de mi trabajo de tesis.

Al Dr. Xavier Chiappa Carrará quien fungió como mi asesor principal por lo que estoy enormemente agradecido por su guía y asesoría durante todo el proceso de desarrollo de Tesis. Por su paciencia y comprensión en el momento de tratar algunos temas relacionados con el trabajo. Por su gran amistad y apoyo incondicional durante mi estancia en la UMDI- Sisal Mérida-Yucatán.

A todos los miembros del jurado: Dra. Cecilia Vanegas Pérez, Dr. Felipe Amezcua Martínez, Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldia y la Dra. Martha Gabriela Gaxiola Cortés por sus grandes contribuciones y sugerencias constructivas en el desarrollo de esta obra.

A la Dra. Cecilia Vanegas Pérez por su gran apoyo y asistencia en este trabajo de investigación. Por la enseñanza de los conceptos más relevantes en esta obra y por su revisión esmerada del trabajo. Pero además por la sencillez y calidad de persona que me ha demostrado siempre durante mi crecimiento académico.

A la Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldia por todos sus comentarios que sirvieron para enriquecer mi trabajo de tesis. Por la enseñanza que me ha brindado en el momento de plasmar las ideas principales en el texto. Asimismo quiero agradecer su paciencia que ha tenido con mi persona en el momento de la revisión de mi documento. Además de agradecerle su gran amistad incondicional.

A la Dra. Martha Gabriela Gaxiola Cortés por su gran disposición que ha tenido siempre para auxiliarme sobre cualquier tema relacionado con mi tesis. Por mostrar siempre un interés en los resultados obtenidos en este trabajo. Por el ánimo y energía que siempre me contagio para alcanzar mi objetivo. Y por su gran calidad de persona que es.

Al Dr. Felipe Amezcua Martínez por sus acertados comentarios y sugerencias que permitieron que este trabajo pudiera ser terminado exitosamente.

A la M. en C. Maribel Badillo Alemán por su gran ayuda y asesoría técnica en el manejo de equipo de laboratorio.

A la Dra. Maite Mascaró Miquelajáuregui, por su valiosa asesoría y enseñanza de los análisis estadísticos realizados en este trabajo de investigación.

A la Dra. Ximena Renán Galindo por su gran ayuda en el desarrollo de mi trabajo de tesis. Por haberme transmitido su conocimiento y experiencia respecto al mero rojo (*Epeniphelus morio*). Y por la donación de los organismos experimentales utilizados en este trabajo.

Al Dr. Gerard Cuzon por el gran interés que mostró en asesorarme por medio de charlas, documentos o material que me permitiera un mejor entendimiento del tema tratado en esta investigación.

Al Ing. Jaime Suárez Bautista, por su valioso apoyo técnico en el área de estanques de la UMDI, Facultad de Ciencias, UNAM. Sisal, Yucatán.

Al CINVESTAV-Mérida especialmente al Departamento de Nutrición por su apoyo en el análisis de muestras.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico que me fue brindado por medio de una beca otorgada para la realización de la maestría en el área de Biología Marina.

El apoyo otorgado por los proyectos “Validación de la edad y evaluación de la tasa de crecimiento en juveniles de *Epinephelus morio* en condiciones semi-controladas” (Secretaría de Desarrollo Institucional, UNAM) y “Utilización de los carbohidratos dietéticos en los juveniles silvestres del mero rojo *Epinephelus morio*” (PAPIIT IN220410, UNAM) por medio de las que se obtuvo el financiamiento necesario para la realización del proyecto de investigación.

A Lupita, Diana y Gabriela personal de la coordinación del ICMYL por su disposición y por todas las facilidades otorgadas para la realización de trámites necesarios para la titulación así como la participación en congresos.

A todos mis compañeros del Laboratorio de Ecología (UMDI- SISAL) y Eco fisiología (Facultad de Ciencias) de la UNAM por su apoyo y amistad, especialmente a Maribel, Gamboa, Diana A, Maldonado, Karla, Elsa, Sheresada y todos los demás.

DEDICATORIAS.

A mis padres Xochitl Bonilla Pedroza y David Gutiérrez Morell por su apoyo y amor incondicional.

A Xochitl Bonilla Pedroza por ser siempre un ejemplo para mi vida, por compartir conmigo mis alegrías y tristezas, por ser más que una madre una gran amiga.

A mi hermana Ma. Esther Gutiérrez Bonilla por ser como es y por decirme siempre las netas.

A mis abuelos Carmen Pedroza y Rafael Bonilla que me han servido de apoyo en mi superación personal.

A Diana Bermejo Quintana por haber sido alguien muy importante en mi vida por lo que siempre estaré agradecido por ello, por haberme brindado su hombro en los momentos más difíciles y su amistad en los momentos alegres en este proceso llamado vida.

A mis amigos Mariano Sánchez Avelar e Israel Alfaro Fuentes por su apoyo y gran amistad.

A mi rooming Gamboa por brindarme su apoyo en mi estancia en Sisal.

A una persona muy especial Angelita García Sánchez por siempre estar conmigo, por contagiarme de una gran alegría y apoyo para dar el paso siguiente. Por estar siempre en los mejores momentos de mi vida y ser mi mejor amiga ahora y siempre.

A esas personas que ya no pueden estar conmigo presencialmente pero que se que siempre estarán a mi lado gracias Vanesa, Jorge y Lupe.

A la familia Sisaleña. Que sin ella hubiera sido mucho más difícil mi estancia fuera de casa (Boso, Claudia, Claudett, Carely y el que viene en camino, Joel, Carmen, Maribel, Karina osa).

A Gabriela Espinosa Alonso por darme grandes ánimos para continuar trabajando en este proyecto. Por enseñarme a ver la realidad de la vida por lo que hay que ser fuerte y mejor cada día, pero sobre todo por hacerme pasar muchos ratos amenos y alegres durante mi estancia en Sisal gracias flaca por todo.

A todas las personas que me brindan su amistad incondicional: Julio, Jaime, Yazmín, Quetza, Luz, Paulina, Ricardo, Laurita, Ángel, Flama, Boso, Claudia, Careli, Gamboa, Maldonado, Karina osa, Elsa, Karla, Cuahtli, Adriana, Laura, Diana A. Amaral, Karla, Elsa, Blanca, Nancy, Felipe Primo, Pana, Mauricio, Olga, y a la banda buzo Chernas indomables.

ÍNDICE.

	pág
ÍNDICE DE FIGURAS	i
ÍNDICE DE TABLAS	iii
RESUMEN	v
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Modelos bioenergéticos	2
1.2 Parámetros Bioenergéticos	3
1.3 Factores que modifican los procesos bioenergéticos	6
2. ANTECEDENTES	7
3. JUSTIFICACIÓN	9
4. HIPÓTESIS	10
5. OBJETIVO GENERAL	10
5.1. OBJETIVOS PARTICULARES	10
6. AREA DE ESTUDIO	11
7. MATERIALES Y METODOS	13
7.1 Obtención de los organismos	13
7.2 Mantenimiento y aclimatación	13
7.3 Fase experimental	14
7.4 Marcaje	15
7.5 Datos merísticos	15
7.6. Respuestas fisiológicas. Parámetros del balance energético	15
7.6.1 Energía Ingerida (IE)	15
7.6.2 Energía Digestible (DE)	16
7.6.3 Metabolismo de Rutina (RM)	17
7.6.4 Crecimiento y Retención de Energía (RE)	19
7.7 Distribución de la energía	20
7.8 Análisis estadístico	20
8. RESULTADOS	21
8.1 Energía Ingerida (IE)	21
8.2 Energía Digestible (DE)	23
8.3 Metabolismo de rutina (RM)	26
8.4 Energía destinada a la producción de biomasa (RE)	27
8.5 Distribución de la energía	31
9. DISCUSIÓN	36
10. CONCLUSIONES	50
11. ANEXOS	51
11. A1 <i>Epinephelus morio</i>	51
11. A2 Biología de la especie	52
11. A3 Digestibilidad aparente	52
11. A4 Método AIA	54
11. A5 Cámaras respirométricas y oxímetro automatizado	54
11. A6 Calorimetría	55
12. ANEXOS RESULTADOS	58
13. REFERENCIAS	62

ÍNDICE DE FIGURAS.

	pág
Figura 1. <i>Epinephelus morio</i>	2
Figura 2. Flujo de energía individual basado en el esquema propuesto por el NRC (1981). Las flechas azules indican las pérdidas energéticas, las rojas los usos energéticos y las negras, los flujos de la energía disponible para los subsecuentes procesos fisiológicos..	3
Figura 3.- Presupuesto energético de <i>Epinephelus awoara</i> construido a partir de los datos de Sun <i>et al.</i> (2007). Distribución porcentual energética basada en la energía ingerida por el alimento consumido (A) y en la energía asimilada (B). Las siglas denotan la energía eliminada en heces (F) y en la excreción de productos nitrogenados (U), la energía utilizada en el metabolismo aerobio (C) y la canalizada al crecimiento (G).	8
Figura 4.- Mapa del área de estudio. Península de Yucatán y Banco de Campeche. Zona de captura de los organismos (□).	12
Figura 5.- Estanques experimentales. A la izquierda se muestran los estanques cubiertos con la malla sombra. A la derecha se muestran el estanque dividido en tres secciones con ayuda de tubos de PVC.	14
Figura 6.- Recolecta de heces dentro de los estanques por medio de un sifón.	17
Figura 7.- Cámaras respirométricas utilizadas para medir el consumo oxígeno del mero rojo, <i>Epinephelus morio</i> .	18
Figura 8. Relación entre la tasa de ingestión peso específica (kJ/d/g PH) en función del peso húmedo (g PH) de los organismos juveniles <i>E. morio</i> en dos temporadas climáticas, secas (Δ) y nortes (o).	21
Figura 9. Energía ingerida peso específica (kJ/d/g PH) en juveniles de <i>E. morio</i> de tres intervalos de talla, en la temporada de secas (26 °C) y de nortes (20 °C). En cada grupo, números diferentes denotan diferencias significativas entre las temporadas (p<0.05) y letras distintas denotan diferencias significativas entre tallas (p<0.05).	22
Figura 10. Relación entre la Energía Digestible peso específica (kJ/d/g PH) en función del peso de los juveniles de <i>E. morio</i> (g PH) en las temporadas climáticas de secas (Δ) y de nortes (o).	24
Figura 11. Energía digestible peso específica (kJ/d/g PH) en juveniles de <i>E. morio</i> de tres intervalos de talla, en la temporada de secas (26 °C) y de nortes (20 °C). En cada grupo, números diferentes denotan diferencias significativas entre las temporadas (p<0.05) y letras distintas denotan diferencias significativas entre tallas (p<0.05).	25
Figura 12. Relación entre el Metabolismo de rutina peso específica (kJ/d/g PH) en función del peso de los juveniles de <i>E. morio</i> (g PH) en las temporadas climáticas de secas (●) y de nortes (o).	26
Figura 13. Metabolismo de rutina peso específica (kJ/d/g PH) en juveniles de <i>E. morio</i> de tres intervalos de talla, en la temporada de secas (26 °C) y de nortes (20 °C). En cada grupo, números diferentes denotan diferencias significativas entre las temporadas (p<0.05) y letras distintas denotan diferencias significativas entre tallas (p<0.05).	27
Figura 14. Relación entre el contenido de energía corporal (kj/g PS) de los juveniles de <i>E. morio</i> en dos temporadas climáticas (●) nortes, n=9), (▪) secas, n=9).	28
Figura 15. Relación entre la Energía Retenida en crecimiento peso específica (kJ/d/g PH) en función del peso de los juveniles de <i>E. morio</i> (g PH) en las temporadas climáticas de secas (Δ) y de nortes (o).	29
Figura 16. Energía retenida en crecimiento peso específica (kJ/d/g PH) en	30

juveniles de <i>E. morio</i> de tres intervalos de talla, en la temporada de secas (26 °C) y de nortes (20 °C). En cada grupo, números diferentes denotan diferencias significativas entre las temporadas ($p < 0.05$) y letras distintas denotan diferencias significativas entre tallas ($p < 0.05$).	
Figura 17.- Distribución de la energía ingerida (IE) en los diferentes componentes del balance energético de meros juveniles de <i>E. morio</i> de tres tallas y de dos épocas climáticas, secas y nortes. En el eje horizontal se muestra la energía canalizada a la Digestión (DE), al Metabolismo de rutina (RM), al crecimiento somático (RE) y a parámetros energéticos no evaluados (otros). En la parte inferior se muestra las tres categorías de talla de cada época climática	32
Figura 18.- Distribución de la energía digestible (DE) en los diferentes componentes del balance energético de meros juveniles de <i>E. morio</i> de tres tallas y de dos épocas climáticas, secas y nortes. Metabolismo de rutina (RM), Energía retenida como tejido somático (RE) y parámetros energéticos no evaluados (otros). En la parte superior se muestra la talla y temporada	34
Figura 19. Metabolismo de rutina ($\text{mg O}_2/\text{h}/\text{animal}$) en función del peso (g PH) de dos organismos tropicales. (Δ) <i>C. pararellelus</i> ; (\diamond) <i>E. morio</i> en época de secas; (\square) <i>E. morio</i> en época de nortes	42
Figura 20.- Cámara respirométrica.	55
Figura 21- Oxímetro automatizado OXY-10 de 10 canales.	55
Figura 22.- Bomba Calorimetrica Parr (1425).	56
Figura 23.- Titulación con NaOH 0.01 N en agitación constante.	57

ÍNDICE DE TABLAS.

	pág
Tabla 1.- Componentes de la dieta suministrada a los organismos durante las etapas experimentales, con adición de 1.5% de zeolita como marcador.	13
Tabla 2. Peso inicial de los organismos (g, Phi) por cada clase de talla de las dos fases experimentales (época climática de nortes y de secas). Se señalan valores promedio y de desviación estándar ($X \pm DE$) así como el número de individuos (n) utilizados en cada sección (E), de cada estanque.	14
Tabla 3. Ecuaciones que describen la relación entre las distintas tasas fisiológicas peso específicas evaluadas (kJ/d/g pH) y el peso de los organismos (g PH). Energía ingerida (IE), energía digestible (ED), metabolismo de rutina (RM).	22
Tabla 4. Parámetros del ANOVA trifactorial realizado sobre los datos transformados de la energía ingerida peso específica (IE; kJ/d/g pH) en juveniles <i>E. morio</i> , exponiendo el efecto de la temporada, la talla, las réplicas (3) de cada grupo experimental y la interacción temporada-talla).	23
Tabla 5. Resultado de la prueba de Newman-Keuls realizada sobre los datos transformados de la Energía ingerida (IE) de juveniles de <i>E. morio</i> . Indicando a partir de (*) las diferencias significativas encontradas entre las tres tallas.	23
Tabla 6. Coeficiente de digestibilidad aparente (ADC; %) en juveniles de <i>E. morio</i> de diferentes tallas, en dos épocas climáticas. Se incluyen valores promedio.	24
Tabla 7. Parámetros del ANOVA trifactorial realizado sobre los datos transformados de la energía digestible peso específica (DE; kJ/d/g pH) en juveniles <i>E. morio</i> , exponiendo el efecto de la temporada, la talla, las réplicas (3) de cada grupo experimental y la interacción temporada-talla).	25
Tabla 8. Resultado de la prueba de Newman-Keuls realizada sobre los datos transformados de la Energía digestible (DE) de juveniles de <i>E. morio</i> . Indicando a partir de (*) las diferencias significativas encontradas entre las tres tallas.	25
Tabla 9. Parámetros del ANOVA trifactorial realizado sobre los datos transformados del Metabolismo de rutina peso específica (RM; kJ/d/g pH) en juveniles <i>E. morio</i> , exponiendo el efecto de la temporada, la talla, las réplicas (3) de cada grupo experimental y la interacción temporada-talla).	27
Tabla 10. Resultado de la prueba de Newman-Keuls realizada sobre los datos transformados del Metabolismo de rutina (RM) de juveniles de <i>E. morio</i> . Indicando a partir de (*) las diferencias significativas encontradas entre las tres tallas.	27
Tabla 11. Parámetros del ANOVA bi factorial realizado sobre el contenido de energía corporal (CE; kJ/g pS) en juveniles <i>E. morio</i> , exponiendo el efecto de la temporada, la talla, y la interacción temporada-talla	28
Tabla 12. Peso húmedo (g PH) inicial y final de los juveniles de <i>Epinephelus morio</i> de las tres categorías de talla, en ambas temporadas climáticas. Se señalan valores promedio y de desviación estándar.	29
Tabla 13. Parámetros del ANOVA trifactorial realizado sobre la energía retenida en crecimiento (RE; kJ/d/g pH) en juveniles <i>E. morio</i> , exponiendo el efecto de la temporada, la talla, las réplicas (3) de cada grupo experimental y la interacción temporada-talla).	30
Tabla 14. Resultado de la prueba de Newman-Keuls realizada sobre los datos de energía retenida (RE) de juveniles de <i>E. morio</i> . Indicando a partir de (*) las diferencias significativas encontradas entre las tres tallas.	30
Tabla 15.- Energía destinada a diversos procesos fisiológicos (j/d/g PH) en tres clases de talla de los juveniles de <i>E. morio</i> , en dos temporadas climáticas. Se incluyen valores promedio y de desviación estándar ($X \pm DE$). Energía ingerida	32

(IE), energía digestible (DE), energía canalizada al metabolismo de rutina (RM) y energía retenida en biomasa (RE).	
Tabla 16. Integrales de cada uno de los parámetros bioenergéticos evaluados (kJ/d/g PH) en juveniles de <i>E. morio</i> (300 a 500 g PH). Energía ingerida (IE), Energía digestible (DE), Energía canalizada al metabolismo de rutina (RM) y Energía retenida en biomasa (RE).	35
Tabla 17. Valores de la pendiente (exponente “b”) de la relación potencial entre la tasa de ingestión peso específica y el peso, de diferentes especies de peces (Jobling, 1994).	37
Tabla 18. Metabolismo de rutina (RM) de diversas especies de peces marinos.	41
Tabla 19. Contenido energético corporal (kJ/g PS) de algunas especies de peces tropicales.	42
Tabla 20. Presupuesto bioenergéticos en algunos peces teleósteos, establecido como la proporción (%) de la energía ingerida (IE) perdida a través de las heces (FE) (calculada como IE-DE) y de la excreción renal y extrarrenal (UE + ZE), canalizada al metabolismo de rutina (RM) y destinada al crecimiento (RE). DE = energía digestible; (*) parámetros no evaluados.	46
Tabla 21. Eficiencia Bruta de crecimiento (K_1) y Eficiencia neta de crecimiento (K_2) en juveniles <i>E. morio</i>	47
Tabla 21.- Estimaciones de los parámetros bioenergéticos evaluados en la temporada de secas. Los valores de (n) representan los valores bioenergéticos obtenidos de forma individual. Energía ingerida (IE), energía digestible (DE), metabolismo de rutina (RM). Para cada repetición se muestran los valores de la media y desviación estándar (Des, Std).	58
Tabla 22.- Estimaciones de los parámetros bioenergéticos evaluados en la temporada de nortes. Los valores de (n) representan los valores bioenergéticos obtenidos de forma individual. Energía ingerida (IE), energía digestible (DE), metabolismo de rutina (RM). Para cada repetición se muestran los valores de la media y desviación estándar (Des, Std).	59

RESUMEN.

En el presente trabajo se evaluaron los principales componentes del balance energético (energía ingerida, energía digestible, metabolismo de rutina y crecimiento) en organismos juveniles de *Epeniphelus morio* (Pisces: Serranidae) considerando el efecto de la temperatura y de la talla corporal. Los ejemplares utilizados en este trabajo de investigación se capturaron en la zona costera aledaña al Puerto de Sisal, ubicado en la costa norte de Yucatán. La evaluación de cada parámetro se llevó a cabo en dos temporadas climáticas (nortes y secas) en las que la temperatura promedio fue de 20 ± 1 °C y 26 ± 1 °C, respectivamente. La estimación de los parámetros bioenergéticos se realizó agrupando a los juveniles en tres categorías de talla: chica (351-675 g PH), mediana (704-1042 g PH) y grande (1053-1611 g PH). Debido a las características sociales que determinan la forma de alimentación de esta especie, se evaluaron de manera grupal la tasa de ingestión del alimento y la digestibilidad aparente, mientras que de manera individual se evaluó el metabolismo de rutina así como el crecimiento. La energía digestible se calculó de manera indirecta a partir del coeficiente de digestibilidad aparente (CDA) utilizando la técnica de cenizas insolubles en ácido de las heces y del alimento (por sus siglas en inglés, Acid Insoluble Ash; AIA), con la incorporación de un marcador en el alimento (zeolita) en una proporción de 1.5%. Todos los parámetros bioenergéticos evaluados fueron expresados de manera porcentual respecto a la energía ingerida y la energía digestible. Las tasas fisiológicas fueron expresadas como una resultante total a partir de la integración de la expresión de tipo potencial que expresó la relación entre la tasa fisiológica y el peso húmedo de los organismos. Al igual que en otros trabajos, los resultados muestran que existe una distribución diferencial de la energía ingerida que se destina a los distintos procesos metabólicos en función de la talla de los organismos y de la época climática. La energía ingerida, la energía digestible y el metabolismo de rutina fueron mayores en la temporada de secas respecto a la temporada de nortes. Asimismo, cuando expresados en unidades peso-especificas, fueron significativamente mayores en la categoría de talla "chica" incrementando su tasa en 1.51 veces en la temporada de secas y 1.80 veces en la temporada de nortes. Si bien la temperatura tiene un efecto significativo en la magnitud de los distintos parámetros bioenergéticos evaluados, la tasa a la cual estos ocurren es independiente de la temperatura. Es decir, los resultados indican que la velocidad a la que ocurren los procesos fisiológicos permanece igual dentro de los límites de tolerancia térmica de esta especie. El crecimiento fue uno de los parámetros que mostró gran variabilidad tanto en las dos temporadas climáticas como en las tres categorías de talla, sin embargo la tasa absoluta de crecimiento promedio fue de 2.82 g PH/día en la temporada de secas y de 1.52 g PH /día en la temporada de nortes. En términos porcentuales la energía que el mero rojo absorbió a partir de alimento fue muy similar en ambas temporadas, esto se pudo verificar a partir de los resultados obtenidos con el coeficiente de digestibilidad aparente, que arrojó valores de 87.17% en la temporada de secas y 84.39% en la de nortes. Sin embargo los organismos tuvieron una mayor ingestión en la temporada de secas respecto a la de nortes incrementando su alimentación diaria en un 54% cuando la temperatura promedio se incrementa de 20 a 26 °C. El metabolismo de rutina fue el parámetro bioenergético que requiere la mayor asignación energética puesto que el $38.43 \pm 7.66\%$ de la energía ingerida es necesaria para mantener esa función. En menor porcentaje estuvo representada la energía retenida en la síntesis de biomasa con un $18.09 \pm 9.160\%$ respecto la energía ingerida. Las condiciones de cautiverio utilizadas en este trabajo durante las etapas de mantenimiento y experimentales permiten que los organismos juveniles de *E. morio* presenten una sobrevivencia del 100%. El exponente de la relación entre el consumo de oxígeno y el peso corporal de los juveniles de *E. morio* es menor al que presentan otras especies. Comparado con otras especies *E. morio* juvenil presentan una tasa de ingestión menor a la que se ha registrado en otras especies.

1. INTRODUCCIÓN.

Conocer todos los procesos fisiológicos involucrados en la catálisis de las moléculas que son transformadas por diversas enzimas, puede llegar a ser muy complejo (Krebs y Kornber, 1957 en Bureau *et al.*, 2002). Sin embargo, dado que la alimentación, el crecimiento y la producción de biomasa o gametos pueden ser descritos como componentes de un sistema a los que se les destina energía de forma diferencial, la bioenergética ofrece una forma sencilla para analizar y comprender muchos procesos fisiológicos (Bureau *et al.*, 2002).

Así, la bioenergética puede ser definida como la cuantificación de los intercambios y transformaciones de materia y energía entre el ambiente y cualquier entidad biológica (Lucas, 1996). Dicho de otra manera, la bioenergética es el estudio del balance entre el aporte de energía proveniente de la dieta y el gasto, por lo que su estudio requiere de la evaluación de la cantidad de energía que se destina y se transforma en cada proceso fisiológico (Cho y Bureau, 2000). El estudio de la fisiología con este enfoque bioenergético es una herramienta útil ya que permite conocer el uso catabólico o biosintético que hacen de la energía alimentaría los animales acuáticos que, además, tienen que adecuarse a las variaciones ambientales para mantener su homeostasis (Warren y Davis, 1967, Colow, 1977; Jobling, 1994; Rosas *et al.*, 2003).

Todo organismo está adaptado para sobrevivir dentro de un intervalo de valores de los distintos parámetros ambientales que, en su conjunto, definen cierto ambiente. La forma en la que los organismos usan la energía puede verse modificada en concordancia con los cambios del ambiente (Beauchamp *et al.*, 2007). En el medio marino, la dinámica del clima global impone variaciones en las características de las masas de agua que se ven reflejadas en los cambios espaciales y temporales en los patrones de distribución de la temperatura, la salinidad, el oxígeno disuelto, etc. Cada condición ambiental puede tener un efecto sobre los procesos fisiológicos y metabólicos modificando la forma en la que los organismos canalizan la energía hacia cada uno de los procesos fisiológicos (Beauchamp *et al.*, 2007).

Así como es difícil entender el papel que desempeñan cada uno de los procesos endógenos necesarios para mantener la homeostasis, es complejo comprender los efectos que tienen las variables físicas, químicas, biológicas y las interacciones que ocurren entre ellas, sobre la respuesta de un individuo en el hábitat que ocupa ante una situación particular. Para ello a nivel experimental, se tendrían que considerar todos los parámetros que afectan directa e indirectamente la obtención y el destino de la energía. Por esta razón cuando se realizan estudios sobre el presupuesto bioenergético se establecen las variables relevantes para el investigador (e.g. temperatura del agua, salinidad u oxígeno disuelto) (Claireaux y Lagardere, 1999; Niklitscheck y Secor, 1999; Pirozzi y Booth 2009; Sun y Chen 2009).

La influencia que ejerce la temperatura del agua sobre la mayoría de los procesos bioquímicos y fisiológicos hace que éste sea uno de los factores físicos más importante en el ambiente acuático (Reynolds y Casterlin, 1979).

En el presente trabajo se evaluaron los principales componentes del balance energético (energía ingerida, energía digestible, metabolismo de rutina y crecimiento) en los juveniles del mero rojo, *Epinephelus morio*, en dos épocas climáticas (secas y nortes) que, en la zona de estudio, corresponden a los extremos del intervalo de los valores de temperatura que se presentan a lo largo del año. El propósito fue entender el efecto de las variaciones de la temperatura sobre la fisiología energética de este pez marino. El planteamiento de este trabajo está basado en el hecho de que la estrategia de distribución y utilización de la energía contenida en el alimento, sustentada por un análisis bioenergético, es un indicador de la respuesta integral del organismo ante condiciones ambientales particulares.

Epinephelus morio (Serranidae) (Figura 1; para más detalles de la especie ver sección Anexos A1) presenta dos núcleos de abundancia poblacional: uno en la costa occidental de Florida y otro en la plataforma de la península de Yucatán, conocida como Sonda o Banco de Campeche (Moe, 1969; Ruiz, 1985). *E. morio* como otros serranidos desempeña el papel de máximo depredador en la trama alimenticia, pues consume una gran variedad de presas, sobre todo de peces y crustáceos (Silva, 1974; Brulé y Rodríguez, 1993). Así como otras especies de peces (pargos; Caso *et al.*, 2004) *E. morio* ayuda a mantener un equilibrio ecológico de las comunidades de fondo duro en ambientes tropicales. Los grandes cambios en los niveles de la población del mero podrían traer consecuencias en la estructura de la comunidad bentónica y la trofodinámica de los ecosistemas de arrecifes de coral (Goeden, 1982). El mero rojo no solamente presenta gran relevancia a nivel ecológico. El mero rojo forma parte de las principales especies pesqueras de importancia comercial en las costas de México (Giménez *et al.*, 2001). A pesar de que *E. morio* tiene gran importancia ecológica y económica no existen trabajos sobre la fisiología energética de este organismo.



Figura 1. Mero rojo *Epinephelus morio*

1.1 Modelos bioenergéticos.

A lo largo del tiempo se han planteado varios modelos que representan las entradas, salidas y el uso de energía proveniente de la ingestión del alimento (Winberg, 1956; Warren y Davis, 1967; Windell, 1978a; Lucas, 1996). Con el fin de unificar la terminología utilizada en esta área del conocimiento, la Comisión de Nutrición Animal del Consejo de Investigación Nacional (NRC, por sus siglas en inglés) de los Estados Unidos de América propuso los conceptos que definen la ganancia, las pérdidas y los usos de la energía en los animales,

incluyendo los peces (NRC, 1981). En este trabajo se utiliza esa propuesta que se resume y se representa en la Figura 2.

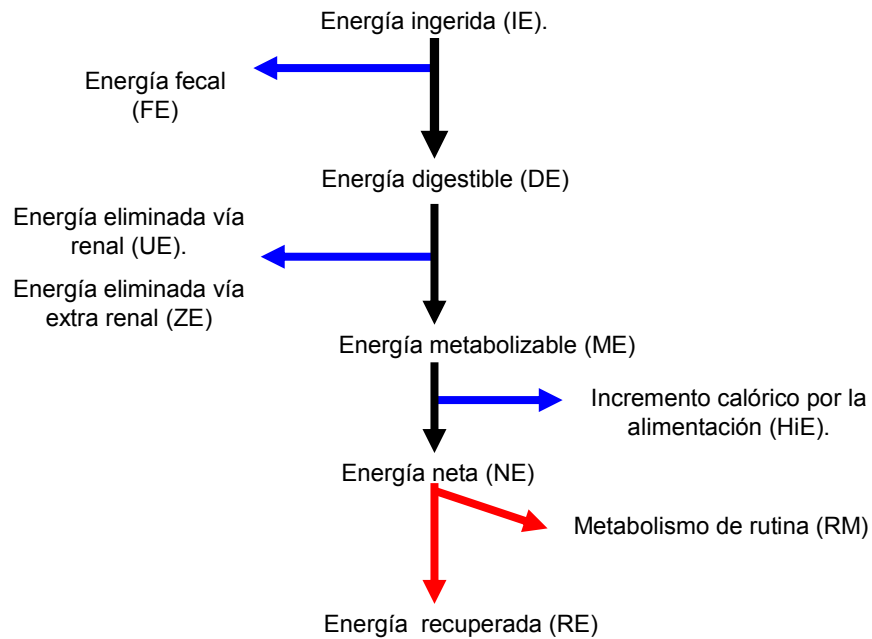


Figura 2. Flujo de energía individual basado en el esquema propuesto por el NRC (1981). Las flechas azules indican las pérdidas energéticas, las rojas los usos energéticos y las negras, los flujos de la energía disponible para los subsecuentes procesos fisiológicos.

1.2 Parámetros Bioenergéticos.

En un individuo heterótrofo, la ingestión es la parte del proceso alimentario relacionado con la incorporación de materia y suele medirse como la cantidad de alimento consumido. La tasa de ingestión es la cantidad de alimento que ingresa al sistema digestivo de un organismo por unidad de tiempo (Lucas, 1996). Algunos componentes presentes en el alimento ingerido no pueden ser digeridos ni pueden ser absorbidos. Pasan por el tracto digestivo y se eliminan en forma de material fecal. La energía contenida en las heces (FE) es considerada como una pérdida por lo que la diferencia entre la energía ingerida (IE) y la energía contenida en las heces da como resultado la energía digestible (DE; Bureau *et al.*, 2002). La energía digestible (DE) es un parámetro que permite conocer la contribución potencial de la energía contenida en el alimento. El análisis de las heces puede proveer una estimación razonable de la cantidad del contenido nutricional de la comida que es absorbida por el pez (Jobling, 1994). La energía digestible puede expresarse entonces como:

$$DE = IE - FE$$

Cabe mencionar que la DE considera que el mucus, células muertas, y bacterias que también están contenidas en las heces representan una fracción despreciable del material ingerido.

La eficiencia de absorción (AE) también llamada eficiencia digestiva o digestibilidad de nutrientes puede ser expresada de forma relativa a la ingestión como se muestra en la siguiente expresión (Jobling, 1994):

$$AE = 100 (IE - FE)/IE$$

La energía digestible no es totalmente metabolizable, ya que el grupo amino perteneciente a los aminoácidos que constituyen a las proteínas no puede ser procesado y sólo los enlaces de carbono son empleados como sustrato energético. La fracción de nitrógeno que no es utilizado es excretada en forma de amonio/amoniaco, urea o creatina. En peces, estas últimas son excretadas en menor cantidad y el 85% de todos los compuestos nitrogenados producidos corresponde al amonio (Kaushick y Cowey, 1991). En la mayoría de los peces teleósteos, la excreción de compuestos nitrogenados ocurre principalmente a través de la superficie de las branquias pero también es eliminada en la orina. Incluso pueden ser producidos en el tejido muscular cuando el pez está expuesto a condiciones hipóxicas o cuando realiza una gran actividad de nado sostenido o velocidades elevadas (Jobling, 1994). La energía contenida en los compuestos nitrogenados que se eliminan a través de las branquias se denota como ZE. El resto, que se elimina por la vía renal, se expresa como UE.

La cantidad de energía fisiológica que contienen el alimento y que queda disponible para ser utilizada por el organismo, es decir aquella que no ha sido eliminada ni en forma de heces ni en forma de compuestos nitrogenados, se conoce como energía metabolizable (ME) y puede ser definida como:

$$ME = IE - (FE + UE + ZE)$$

Así como existe una cierta cantidad de energía que no es aprovechada y es eliminada en forma de heces o en forma de compuestos nitrogenados, también existe una fracción de energía que se pierde en forma de calor. El calor es liberado a consecuencia de la transferencia de energía química de los nutrientes hacia las moléculas ricas en energía, durante la transformación metabólica de los sustratos dietarios en importantes sustancias biológicas o durante la hidrólisis de ATP representando un trabajo físico y químico.

Un aumento en el consumo de alimento incrementa la tasa metabólica a consecuencia del trabajo necesario para ingerir, digerir y utilizar metabólicamente los componentes alimentarios. Este incremento conlleva una producción de calor que se conoce como "incremento de calor producido por la alimentación" (HiE). Este término ha sido nombrado también como incremento calórico aparente (ICA), acción dinámica específica (SDA) o efecto calorigénico o termogénesis inducido por la dieta (Jobling, 1994; Lucas, 1996).

Los organismos requieren un aporte de energía continuo para poder llevar a cabo todas las funciones necesarias para mantenerse vivos. Dentro de las funciones básicas necesarias están, por ejemplo, la circulación de la sangre, la ventilación pulmonar, la reparación y remplazamiento celular, transporte de iones, entre otras. Todas estas funciones se realizan independientemente de si los organismos están o no incorporando energía a partir del alimento (Bureau

et al., 2002). El metabolismo mínimo o basal representa la tasa mínima de producción de calor libre de cualquier actividad muscular y sin la intervención de ningún proceso digestivo subsecuente al consumo de alimento. (Jobling, 1994; Lucas, 1996; Bureau *et al.*, 2002). Debido a estas características, es casi imposible obtener el metabolismo mínimo o basal en condiciones experimentales por lo que generalmente se obtienen aproximaciones como el metabolismo estándar, el metabolismo de descanso o el metabolismo de rutina (Jobling, 1994). En este trabajo de investigación fue evaluado el metabolismo de rutina (RM) el cual se define como el metabolismo de los organismos cuando tienen una actividad locomotora baja o moderada, en un estado post-absortivo (Prosser, 1991).

Como se ha mencionado, la energía ingerida que no es eliminada en forma de heces o productos de excreción nitrogenada, ni utilizada para cubrir las necesarias básicas de mantenimiento o alguna actividad activa, la energía restante puede quedar disponible para la síntesis de tejido somático o reproductivo. En varios estudios de bioenergética el crecimiento se expresa, con frecuencia, en términos de la ganancia individual en peso (Chen *et al.*, 2008). La diferencia en la entalpía de combustión del cuerpo al comienzo y al final de un intervalo de tiempo es la energía retenida en crecimiento que, de acuerdo con la nomenclatura del NRC (1981), se designa como RE. Cuando se incrementa el peso individual, se asume que el incremento en la biomasa está acompañado por un incremento en el contenido energético del organismo.

Es importante considerar las limitaciones de orden interpretativo en relación con la energía destinada a la síntesis de biomasa (RE) ya que la proporción de proteínas, lípidos, carbohidratos (glucógeno) y la cantidad de agua asociada a cada una de esas moléculas modifica el valor energético del organismo vivo (Bureau *et al.*, 2000). Dicha proporción depende de las condiciones de alimentación (e.g. la frecuencia alimenticia, la composición de alimento, etc.) y de la fase del ciclo de vida en la que se encuentre el organismo (e.g. juvenil en crecimiento o adulto en etapa de reproducción). Durante las etapas de crecimiento, los animales almacenan energía tanto en forma de proteínas como de lípidos, pero a medida que el organismo se acerca a su fase reproductiva la proporción de grasas se incrementa (Bureau *et al.*, 2000). Así un incremento en peso no necesariamente se traduce en un incremento en la RE.

Las unidades que se utilizan para expresar las cantidades de energía en el campo de la bioenergética pertenecen al Sistema Internacional de Unidades (SIU). El joule (J), por ejemplo, se define como el trabajo realizado por una fuerza constante de un newton en un desplazamiento de 1 metro en la misma dirección de la fuerza y se expresa en las dimensiones de $J = \text{kg m}^2 \text{s}^{-2}$. Por otro lado, la caloría (cal) es la cantidad de energía necesaria para elevar la temperatura de un gramo de agua destilada de 14.5 a 15.5 °C a una presión estándar de una atmósfera. Si bien la caloría representa la cantidad de calor, el joule es la cantidad de trabajo. En términos de las equivalencias, 1 cal = 4.186 J y 1 J = 0.238 cal (Lucas, 1996). En términos energéticos, la energía asociada al consumo de 1g de oxígeno es equivalente a 13.6 kJ (Cho y Bureau, 2000).

1.3 Factores que modifican los procesos bioenergéticos.

Las ganancias, las pérdidas, la utilización y la distribución de la energía pueden verse modificadas por una serie de factores, que van desde aquellos intrínsecos (como el estado de salud, la talla y etapa del ciclo biológico) hasta los factores ambientales (como la cantidad de oxígeno disuelto, la salinidad y la temperatura, entre otros). Asimismo, la composición nutricional del alimento ingerido afecta al conjunto de parámetros bioenergéticos. Los resultados de la mayoría de los trabajos sobre este tema muestran que las variables que tienen un mayor efecto sobre el metabolismo de los organismos poiquiloterms acuáticos son el tamaño corporal y la temperatura del agua (Reynolds y Casterlin, 1979; Clarke y Fraser, 2004; Makarieva *et al.*, 2008).

La temperatura es uno de los factores ambientales más importantes y regula todos los procesos biológicos de todos los organismos acuáticos (Reynolds y Casterlin, 1979). Dado que los peces son organismos poiquiloterms, la temperatura es el principal factor que regula la tasa metabólica y el presupuesto energético (Magnuson *et al.*, 1979; Russell *et al.*, 1996; Sun *et al.*, 1999, 2001; Ruyet *et al.*, 2004). A nivel, poblacional, la temperatura también influye directamente en el tamaño y en la distribución de las poblaciones (Albañez y Arregín 2009).

El incremento de la temperatura ambiental en los peces conlleva un aumento de la ingestión y de la velocidad a la que el alimento transita por el tracto digestivo (Fange y Grove, 1979). Asimismo, cuando la temperatura decrece ocasiona una reducción en la actividad de las enzimas digestivas y se observan grandes pérdidas endógenas en el intestino por gramo de dieta, Esto resulta en una disminución en la cantidad de energía digerible (Bureau *et al.*, 2005). Algunos autores mencionan que conforme aumenta la temperatura también lo hace la tasa de ingestión, esto sin tener repercusión en la digestibilidad aparente del material dietético (Kaushik, 1980).

La expulsión de algunos componentes nutricionales que son eliminados en la materia fecal (FE) está influenciada por una gran variedad de factores, si bien resaltan tanto el tipo como la composición del alimento son de gran importancia. La FE no sólo depende de la cantidad de alimento ingerido sino de la susceptibilidad de cada componente para ser digerido y absorbido por el pez (Jobling 1994; Lucas, 1996; Bureau *et al.*, 2002). La eficiencia de absorción también es influenciada tanto por la temperatura del agua, la talla y el tipo de régimen alimenticio (Jobling, 1994).

El estudio del presupuesto bioenergético es una herramienta que nos permite estudiar la manera en que los organismos utilizan la energía y la transforman en biomasa, gametos o la implementan para compensar las variaciones ambientales que les permiten mantener una homeostasis (Rosas *et al.*, 2003). La mayor parte de estos trabajos se han realizado utilizando peces de zonas templadas o frías como modelos biológicos tales como el salmón *Oncorhynchus nerka* (Brett, 1973), la trucha común *Salmo trutta* (Mortensen, 1985), el salmón del Atlántico *Salmo salar* (Braaten, 1976) y la trucha arco iris *Oncorhynchus mykiss* (Cho *et al.*, 1982) mientras que existen muy pocos datos bioenergéticos y estimaciones de las tasas metabólicas para especies de

peces tropicales. Este tipo de información es aún más escasa para el grupo de los meros y en particular para el mero rojo *Epinephelus morio* (Silva, 1974; Brulé y Rodríguez, 1993).

En el presente estudio se cuantificaron algunas de las variables necesarias para construir una ecuación del balance energético de una de las especies de importancia comercial del ambiente de los fondos duros de la extensa plataforma continental presente en el sureste mexicano.

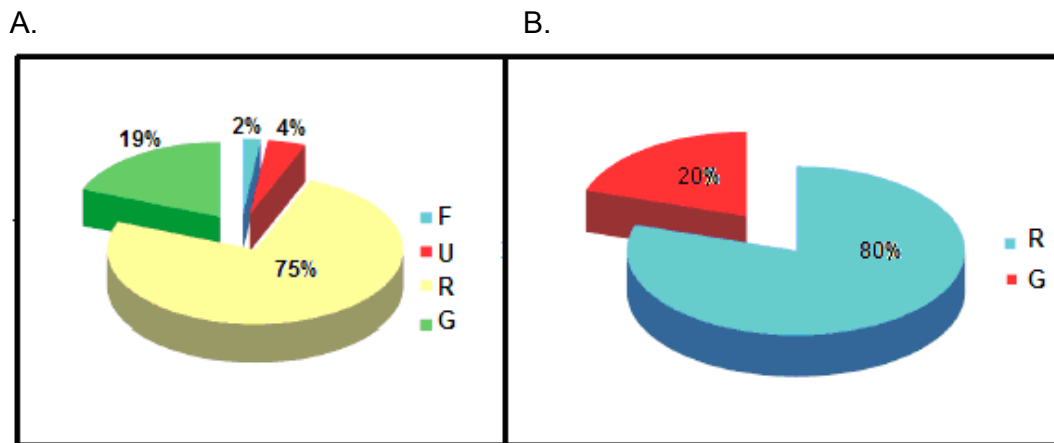
Considerando que las investigaciones sobre el balance energético son especialmente importantes para determinar, en última instancia, cuánta energía puede ser invertida en el crecimiento, los resultados obtenidos permiten entender el comportamiento de la distribución energética en el mero rojo bajo diferentes condiciones de temperatura y su efecto sobre el metabolismo individual. Las estimaciones individuales podrían ser útiles para ser consideradas en el nivel de stocks o en niveles poblacionales.

2. ANTECEDENTES.

El balance energético ha sido tradicionalmente utilizado para comprender cómo se lleva a cabo dentro de un organismo la distribución de la energía hacia las distintas vías metabólicas; sin embargo el gran interés de la mayoría de los trabajos que se realizan en esta área ha sido conocer la energía destinada a la demanda reproductiva y al crecimiento. La mayoría de los estudios bioenergéticos de peces se han realizado en especies de aguas templadas por lo que la información sobre especies tropicales como el mero rojo (*E. morio*) son limitados. De igual forma, son pocos los trabajos en los que se relaciona el presupuesto bioenergético con las variaciones ambientales (Winberg, 1956; Wohlschlag y Juliano, 1959; Beamish, 1964; Meakin, 1975; Evan, 1984; Beachamp *et al.*, 2007).

Botero y Ospina (2003) llevaron a cabo un estudio para describir el crecimiento y el desempeño general de juveniles silvestres de mero guasa, *Epeniphelus itajara*, mantenidos en jaulas flotantes bajo diferentes condiciones de cultivo, por periodos de 63 a 89 días; los autores encontraron tasas de crecimiento de 6.83 y 12.4 g PH/día, con tasas de crecimiento específico de 0.96% por día

Sun *et al.* (2007) estimaron el crecimiento, la producción fecal y la excreción de nitrógeno en *E. awoara* y calcularon el balance energético en organismos mantenidos con cuatro raciones alimentarias (0.5, 1 y 2% del peso inicial por día y nivel de saciedad). Utilizaron organismos en su fase juvenil con un peso inicial de 5.5 g de peso húmedo (PH). El presupuesto energético para esta especie a un nivel de saciedad de alimento fue de $100C=2F+4U+75R+18G$ ó $100A=80R+20G$, donde C es la energía incorporada en el alimento consumido, A es la energía asimilada, F es la energía en heces, U es la energía de excreción, R es la energía del metabolismo y G es la energía de crecimiento (Figura 3). Estos autores encontraron que la producción fecal, la excreción nitrogenada y la eficiencia de absorción se incrementan significativamente conforme aumenta la ración de alimento.



A) Energía en alimento b) Energía asimilada

Figura 3.- Presupuesto energético de *Epinephelus awoara* construido a partir de los datos de Sun *et al.* (2007). Distribución porcentual energética basada en la energía ingerida por el alimento consumido (A) y en la energía asimilada (B). Las siglas denotan la energía eliminada en heces (F) y en la excreción de productos nitrogenados (U), la energía utilizada en el metabolismo aerobio (C) y la canalizada al crecimiento (G).

Lupatsch y Kissil (2005) estimaron los requerimientos energéticos y proteicos en el mero blanco *Epinephelus aeneus*, para diseñar alimentos que cubrieran la mayoría de sus requerimientos alimenticios. La forma en la que estos autores evaluaron los requerimientos energéticos y proteicos fue a partir de la suma de los requerimientos diarios de mantenimiento y crecimiento a partir de la siguiente ecuación.

$$\text{Requerimientos} = a \times \text{BW (kg)}^b + c \times \text{crecimiento}$$

donde BW (kg)^b = es el metabolismo respecto al peso

a = requerimiento de mantenimiento

c = el coeficiente que describe la eficiencia de utilización de energía o proteína en el alimento para el crecimiento.

Leung *et al.* (1999) midieron los efectos del peso, la temperatura y la ración del alimento sobre la excreción de amonio en dos especies, una perteneciente al mismo género que *E. morio* y la otra, el mero *E. areolatus*. Los autores encontraron que la tasa de excreción de amonio por peso específico tiene una relación inversa con el peso del cuerpo de los organismos (g PH), pero una relación positiva con la temperatura.

En ensayos previos a la realización del presente estudio se evaluó la tasa de ingestión de los juveniles de *E. morio*. Los resultados preliminares demuestran que hay una tasa de ingestión igual a cero que se mantiene por periodos de hasta seis semanas cuando los peces se mantienen aislados, en acuarios individuales. Se ha observado que, al menos en cautiverio, los individuos de

esta especie presentan un comportamiento social de alimentación y presentan tasas de ingestión elevadas cuando están en pequeños grupos.

3. JUSTIFICACIÓN.

El estudio del presupuesto bioenergético es una herramienta que permite estudiar la manera en que los organismos utilizan la energía y la transforman en biomasa, gametos o la implementan para compensar las variaciones ambientales que les permiten mantener una homeostasis (Rosas *et al.*, 2003). La mayor parte de estos trabajos se han realizado utilizando peces de zonas templadas o frías como modelos biológicos tales como el salmón *Oncorhynchus nerka* (Brett, 1973), la trucha común *Salmo trutta* (Mortensen, 1985), el salmón del Atlántico *Salmo salar* (Braaten, 1976) y la trucha arco iris *Oncorhynchus mykiss* (Cho *et al.*, 1982) mientras que existen muy pocos datos bioenergéticos y estimaciones de las tasas metabólicas para especies de peces tropicales. Este tipo de información es aún más escasa para el grupo de los meros y en particular para el mero rojo *Epinephelus morio* especie tropical de gran importancia ecológica (Silva, 1974; Brulé y Rodríguez, 1993).

En el presente estudio se cuantificaron algunas de las variables necesarias para construir una ecuación del balance energético de una de las especies de mayor importancia ecológica y comercial del ambiente de los fondos duros de la extensa plataforma continental presente en el sureste mexicano.

Considerando que las investigaciones sobre el balance energético son especialmente importantes para determinar, en última instancia, cuánta energía puede ser invertida en el crecimiento, los resultados obtenidos de las estimaciones individuales podrían ser útiles para ser aplicados a stocks o a nivel de población. En este trabajo, el modelo bioenergético proporciona un marco conceptual para entender el comportamiento de la distribución energética en el mero rojo bajo diferentes condiciones de temperatura y su efecto sobre el metabolismo individual.

4. HIPÓTESIS.

Dado que los procesos bioenergéticos son dependientes tanto de la temperatura ambiental como de la talla de los organismos, las las hipótesis propuestas para este trabajo son las siguientes:

1.- En el ámbito de distribución del mero rojo *Epinephelus morio*, que abarca la zona costera de la península de Yucatán, existe una variación estacional de temperatura en la columna de agua. De tal manera se espera que la energía ingerida, la energía digestible, el metabolismo de rutina y la energía de producción somática medidos en esta especie estén influidos por las variaciones térmicas y los cambios sean proporcionales a la temperatura del medio, mayor en la época cálida y menor en la época de nortes.

2.- El comportamiento de las respuestas fisiológicas en función del peso de los organismos se mantendrá de forma independiente a la temperatura ambiental.

3.- El crecimiento de los peces en la época cálida se verá favorecido siempre y cuando las tendencias en las pérdidas y usos de la energía en el organismo se mantengan, ya que un incremento en la asignación de energía hacia un componente debe asociarse con un decremento en otro.

5. OBJETIVO GENERAL

Evaluar el patrón de asignación de energía de los juveniles del mero rojo, *Epinephelus morio*, en dos temporadas climáticas contrastantes (“secas” y “nortes”), en las que se presentan los valores máximos y mínimos de la temperatura del agua de la costa norte de Yucatán

5.1. OBJETIVOS PARTICULARES.

- Evaluar en cada época climática, los parámetros fisiológicos que se integran en el balance energético de los juveniles de *Epinephelus morio* (energía ingerida, energía digestible, metabolismo de rutina y energía retenida en biomasa en crecimiento).
- Analizar el efecto de la temperatura en los parámetros bioenergéticos de los juveniles de *Epinephelus morio*.
- Evaluar en cada temporada climática, el efecto de la talla de los juveniles de *Epinephelus morio* en los parámetros bioenergéticos.

6. ÁREA DE ESTUDIO.

La Península de Yucatán se caracteriza por la gran extensión de su plataforma continental que abarca buena parte del Banco de Campeche entre los 18° y 24° de latitud Norte y los 87° y 93° de longitud Oeste (Figura 4). Las masas de agua que se encuentran sobre la plataforma de Yucatán presentan dos patrones principales de circulación persistentes: la corriente de Lazo en la parte oriental y una celda de circulación anticiclónica en la parte occidental (Martínez y Parés, 1998).

Varios fenómenos atmosféricos que tienen lugar en el Golfo de México determinan el clima en Yucatán de tal manera que, dentro de la monotonía tropical, se pueden distinguir tres épocas climáticas características. La época de secas (marzo-junio), es ocasionada por la condición anticiclónica del Atlántico norte que genera un marcado gradiente barométrico que impide la formación de nubes sobre la península (Logan 1969; Herrera-Silveira, 1993). Los vientos alisios que durante el verano (julio-octubre) acarrearán sobre el área nubes que descargarán la copiosa lluvia estival. Las ondas del este y las depresiones tropicales atlánticas que se hacen presentes a partir de julio y cuya frecuencia se intensifica hacia el mes de septiembre, forman tormentas tropicales o huracanes, algunos de ellos con vientos de gran intensidad y alta pluviosidad. Durante el invierno (noviembre-febrero) la región es afectada por vientos del norte que se originan a partir de los frentes fríos que, cuando cruzan el Golfo de México, se saturan de agua. La temperatura desciende y se presentan fuertes vientos y una considerable cantidad de lluvia invernal que a veces llega a ser el 15% del total anual (Logan, 1969; INEGI 2001). El efecto de cada "norte" dura en promedio tres días.

Las temperaturas que se registran en las aguas superficiales de la extensa plataforma continental del sur del Golfo de México dependen de las variaciones en la incidencia de la radiación solar que ocurren a lo largo del año. Al final de la época de secas (especialmente entre abril y mayo) se registran los valores más elevados de temperatura, que suelen situarse entre 28°C y 29.5°C. En cambio, los valores mínimos se registran durante la presencia de los nortes, cuando se presentan los valores mínimos que varían de 20° C a 23° C (Piñeiro *et al.*, 2001).

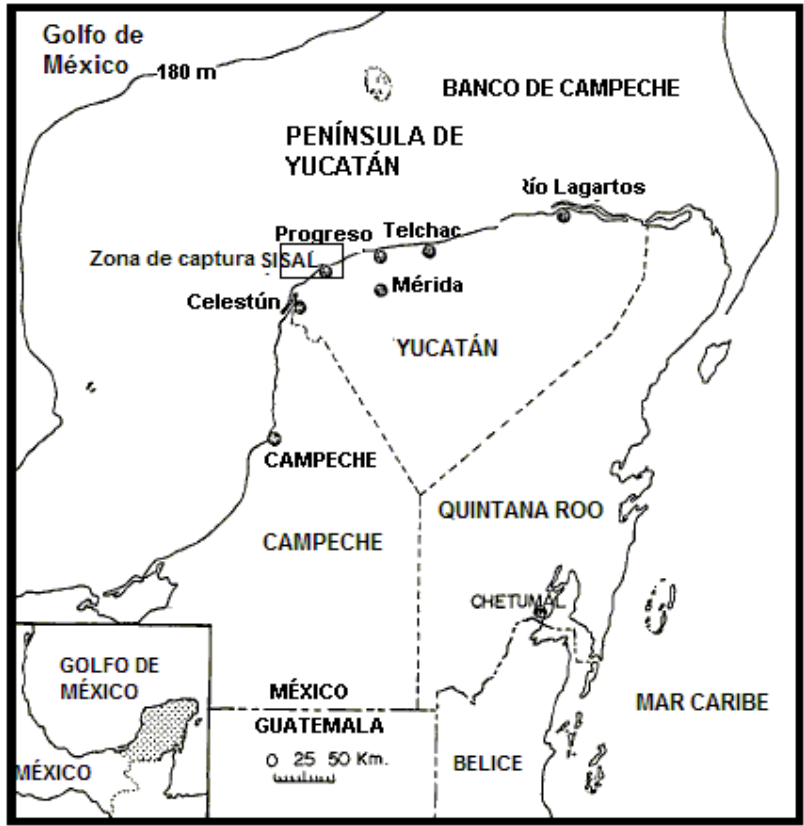


Figura 4.- Mapa del área de estudio. Península de Yucatán y Banco de Campeche. Zona de captura de los organismos (□).

7. MATERIALES Y METODOS.

7.1 Obtención de los organismos

Los juveniles del mero rojo (*E. morio*) fueron capturados en la zona costera aledaña al Puerto de Sisal, entre marzo y mayo del 2007 (Figura 4). La captura de los organismos se realizó con un arte de pesca de tipo línea de mano con anzuelos del número 16 y 18.

Los organismos recién capturados se mantuvieron en tinacos de 450 L (Rotoplast) hasta su traslado al área de estanques de la Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación Sisal, de la UNAM). En total fueron capturados 200 organismos de los cuales fueron seleccionados al azar 93; 47 se utilizaron en los experimentos que se llevaron a cabo en la época climática de nortes y 46 en los de la época de secas.

7.2 Mantenimiento y aclimatación.

Posteriormente a su captura los organismos fueron colocados para su aclimatación en estanques circulares con una capacidad de 10,000 L. Los organismos juveniles fueron alimentados con pellets semi-húmedos una vez al día a nivel de saciedad. El alimento suministrado tanto en la etapa de aclimatación como durante toda a fase experimental fue elaborado por la Dra. Martha Gabriela Gaxiola Cortés en el área de nutrición de la UMDI-Sisal. La única diferencia en los componentes de la dieta suministrada a los peces durante la etapa de aclimatación y en la fase experimental, fue la adición en esta última de un marcador inerte en la dieta. El marcador utilizado fue la Zeolita adicionado en una cantidad relativa del 1.5% (Tabla 1).

Durante los periodos de alimentación se observó que si el alimento caía al fondo de los estanques, la ingestión cesaba, por lo que fue necesario recoger del fondo y volverlo a arrojar para que fuera ingerido por los organismos.

Tabla 1.- Componentes de la dieta suministrada a los organismos durante las etapas experimentales, con adición de 1.5% de zeolita como marcador.

Componentes de la dieta	g PS/kg
CPSP-70% (BoCP, Chile)	50
Concentrado proteico de soya	100
Pasta de soya	79
Gluten de trigo	100
Almidón de trigo	90
Harina de pescado (menhaden)	435
Calamar	100
Premezclas de vitaminas y minerales (dsm) para peces	20
Zeolita	15
Carboximetil celulosa	10

Los estanques circulares en los que permanecieron todos los organismos fueron abastecidos con agua de mar, obtenida a partir de una toma directa desde un pozo profundo hacia un reservorio principal de aireación para posteriormente fluir hacia los estanques. Esto fue posible con el uso de una bomba (Zacisi, 1 HP). Los estanques tuvieron diariamente recambio total de

agua. El oxígeno disuelto fue mantenido en concentraciones cercanas a la saturación (7.5 mg O₂/l) mediante un aireador de 2 HP. La salinidad se mantuvo en valores de 36 ± 1 ups. Los estanques permanecieron a la intemperie con foto período natural de luz-obscuridad. Sin embargo los organismos estuvieron protegidos de los rayos solares directos por medio de una malla sombra (Figura 4).

7.3 Fase experimental.

En este trabajo de investigación se llevaron a cabo dos fases experimentales, una en cada época climática. La primera se llevó a cabo en la temporada de nortes (25 febrero al 31 marzo 2008) mientras que la segunda fase experimental correspondió a la temporada de secas (4 mayo al 8 de junio del 2008). De acuerdo con el peso inicial de los organismos capturados previamente por la doctora Ximena Renán se optó por clasificar a todos los organismos en tres intervalos de talla. Teniendo un intervalo de 351-675 g PH para la talla chica, 700-1042 g PH para la talla mediana y 1053-1611 g PH para la talla grande (Tabla 2).

Los organismos de cada talla fueron colocados de manera aleatoria en una de las tres secciones en las que se dividió cada uno de los tres estanques circulares, de 10,000 L de capacidad, con la finalidad de tener tres repeticiones por cada talla. Las divisiones de cada estanque dieron como resultados tres secciones de iguales dimensiones (Figura 5). Para dividir los estanques se utilizaron marcos contruidos con tubos de PVC forrados con malla plástica con una abertura de 3 cm². Los estanques fueron cubiertos con malla sombra obscura para proteger a los organismos de la luz directa del sol.



Figura 5.- Estanques experimentales. A la izquierda se muestran los estanques cubiertos con la malla sombra. A la derecha se muestran el estanque dividido en tres secciones con ayuda de tubos de PVC.

Tabla 2. Peso inicial de los organismos (g, Phi) por cada clase de talla de las dos fases experimentales (época climática de nortes y de secas). Se señalan valores promedio y de desviación estándar ($X \pm DE$) así como el número de individuos (n) utilizados en cada sección (E), de cada estanque.

Talla	Época	E	n	Peso húmedo (g PHi ± DE)	Talla	Época	E	n	Peso húmedo (g PHi ± DE)
Chica	Seca	1	6	516 ± 111	Chica	Norte	1	6	474.5 ± 40.3
Chica	Seca	2	6	509 ± 81	Chica	Norte	2	6	461.2 ± 94
Chica	Seca	3	6	484.1 ± 84.5	Chica	Norte	3	6	442.6 ± 58.94
Mediana	Seca	1	6	813.7 ± 101.8	Mediana	Norte	1	5	941.1 ± 58.4
Mediana	Seca	2	5	848.3 ± 65.9	Mediana	Norte	2	6	947.1 ± 58.4
Mediana	Seca	3	6	852.5 ± 104.1	Mediana	Norte	3	6	847.6 ± 55.4
Grande	Seca	1	4	1159.4 ± 81.4	Grande	Norte	1	4	1499 ± 104.3
Grande	Seca	2	3	1256.5 ± 100.9	Grande	Norte	2	4	1200.7 ± 145.8
Grande	Seca	3	4	1257.7 ± 252.9	Grande	Norte	3	4	1337 ± 178.2

Ya divididos los estanques con las tres categorías de talla por cada estanque, los organismos permanecieron por 3 días aclimatados a las nuevas condiciones de espacio. En ambas temporadas climáticas, los organismos se alimentaron *ad libitum* cada 2 días, considerando el nivel de saciedad como el momento en que se presentó el primer pellet no consumido por los peces en cada sección experimental de los estanques (esto ocurrió ~45 minutos después del primer ofrecimiento alimento). La alimentación se efectuó siempre a las 15:00 h, a lo largo de los 28 días que duró cada etapa experimental.

Con el fin de sustituir el alimento contenido en el aparato digestivo que fue ofrecido durante la etapa de aclimatación por el alimento ya con el marcador adicionado, éste fue ofrecido tres días previos a la etapa experimental en la que fueron evaluados los distintos parámetros bioenergéticos.

7.4 Marcaje.

Los organismos colocados en cada una de las secciones dentro de los estanques fueron marcados con elastómeros fluorescentes (VIE) en una combinación de cuatro colores (naranja, rosa, verde y amarillo) y se implantaron en las membranas interradales de las aletas dorsal y caudal. Esto permitió llevar a cabo el registro individual de los datos merísticos al inicio y al final de la prueba y así obtener el incremento en biomasa de cada uno de los organismos.

Para evitar lesiones e infecciones bacterianas durante la manipulación de los organismos, estos fueron tratados con un baño de azul de metileno después de cada biometría. Para la remoción y prevención de ectoparásitos se utilizaron baños cortos de 10 minutos en agua dulce 2 veces durante cada fase experimental.

7.5 Datos merísticos

En cada temporada climática, al inicio y final de cada etapa experimental se obtuvieron los datos merísticos de los organismos. Para disminuir el estrés y facilitar el manejo, los organismos se anestesiaron con aceite de clavo (4-alil-2-metoxifenol) en una dosis de 0.1 ml/l por 5 minutos. Este compuesto es de rápida acción y no causa alteraciones permanentes en los organismos (Griffiths, 2000). Todos los organismos se midieron sobre papel milimétrico para obtener el registro de la longitud total (LT; ± 0.5 mm) y se obtuvo el peso húmedo (PH; ± 0.1 g) con una balanza granataria (Scout-Pro 4000 \pm 0.1g).

7.6. Respuestas fisiológicas. Parámetros del balance energético

Todas las variables fisiológicas evaluadas se expresaron en unidades energéticas peso específicas (kJ/d/g PH).

7.6.1 Energía Ingerida (IE)

Para evaluar la energía contenida en el alimento ingerido se contabilizó la cantidad de alimento consumido durante los 28 días. Se consideró la cantidad de alimento ingerido de forma grupal, es decir, se registró el alimento total ingerido por los organismos de cada talla en cada sección de los estanques.

Para esto fue necesario obtener la relación peso húmedo vs peso seco del alimento (a) ofrecido, calculada a partir de 33 submuestras del alimento secadas en una estufa a 60 °C durante 48 h. Se obtuvo la ecuación:

$$Y = 0.5742 X + 0.6124; r^2 = 0.99, \text{ donde } Y = \text{g PSa y } X = \text{g PHa.}$$

Posteriormente se re-expresaron los valores de ingestión en peso específicos (g PS alimento/g PH de organismos) para finalmente transformarlo en unidades energéticas de KJ/día/g PH.

Para calcular el contenido energético del alimento (kj/g PS alimento) se utilizó un analizador elemental Thermo Quest AS 2000 (Falsea™ 1112) propiedad del departamento de nutrición del CINVESTAV-Mérida.

7.6.2 Energía Digestible (DE).

La energía digestible se calcula directamente por la diferencia entre la energía ingerida proveniente del alimento (IE) y la energía contenida en las heces producidas (FE). En este trabajo, la energía digestible fue evaluada a partir de un método indirecto en el cual se requiere estimar el Coeficiente de Digestibilidad Aparente (ADC):

$$DE = ADC * IE$$

El coeficiente de digestibilidad aparente (ADC) fue utilizado como método indirecto para conocer la capacidad del organismo para digerir y absorber el alimento (para más detalles acerca del coeficiente de digestibilidad ver Anexos A2). La digestibilidad fue estimada cuantificando el contenido de submuestras del alimento y de las heces. El ADC fue calculado comparando además la proporción de un marcador inerte adicionado en el alimento y el obtenido en las heces producidas, en las submuestras de pesos similares. El marcador inerte utilizado en esta prueba fue la zeolita (sílica de diatomeas) marcador utilizado recientemente por algunos otros autores (Atkinson *et al.*, 1984; Azevedo *et al.*, 1998).

EL ADC fue calculado a partir de la siguiente ecuación descrita por Wu *et al.* (2006) y otros autores (Jobling 1994; Cruz-Suárez *et al.*, 2002).

$$ADC = 100 - 100 (XA/XB * YB/YA)$$

donde:

- AD = Coeficiente de digestibilidad aparente, %
- XA, XB = Porcentaje del marcador inerte presente en el alimento suministrado y en las heces producidas, respectivamente.
- YA, YB = Energía (kJ/g PS) contenida en el alimento y en las heces, respectivamente.

El porcentaje de la zeolita incluido en el alimento que se les suministró a los organismos fue de la cantidad 1.5% (Tabla 1).

Para determinar las concentraciones del marcador en el alimento y en las heces se recurrió a la técnica de cenizas insolubles en ácido (por sus siglas en inglés, Acid Insoluble Ash o AIA) (Atkinson *et al.*, 1984; Cho y Slinger, 1979). En la técnica AIA se elimina la materia orgánica utilizando un ácido como

solvente para después colocar la muestra a 500 °C (para más detalles ver Anexos A 3).

El contenido energético del alimento y las heces (kJ/g PSh) se obtuvo mediante un analizador elemental Thermo Quest AS 2000 (FlashTM 1112) propiedad del departamento de nutrición del CINVESTAV Mérida. La energía digestible de los organismos de diferente talla fue relacionada con el peso húmedo de cada uno de ellos. Utilizando un modelo de tipo potencial se construyó la ecuación que describió la relación de la energía digestible (kJ/d) y el peso húmedo de los peces (g PH).

Recolecta de Heces

Para estimar la energía perdida en las heces producidas por los peces, éstas se recolectaron 24 horas después de ser alimentados. Cada estanque se sifoneó con un tubo de PVC de ½ pulgada de diámetro, que sirvió como soporte, y una manguera flexible de 60 cm de largo acoplada a una jeringa de 10 ml en uno de sus extremos. Las heces de los peces son conglomerados de color blanquizco grisáceo que pueden ser detectadas de forma visual.

Las heces succionadas fueron depositadas en una malla de 63 µm de apertura colocada en la boca de un bote colector. Las heces se recolectaron cada 2 días alternado con el día de alimentación. Las heces fueron secadas a una temperatura de 60° C por 48 h utilizando una estufa (Terlab). La recolección de heces continuó hasta obtener un total de 3 g PS de heces (PSh) en cada una de las tres secciones que constituía las repeticiones experimentales de cada categoría de tamaño (Figura 6).



Figura 6.- Recolecta de heces dentro de los estanques por medio de un sifón.

7.6.3 Metabolismo de Rutina (RM).

El metabolismo de rutina fue evaluado a partir del consumo de oxígeno de 4 organismos de la talla mediana y 4 organismos de la talla grande, los cuales fueron seleccionados de forma aleatoria de los tres estanques.

Para el registro del consumo de oxígeno se utilizaron 5 cámaras respirométricas (Figura 7) de las cuales una de ellas fungió como control para corregir el efecto del metabolismo de bacterias y algas presentes en el agua (Rosas *et al.*, 2003). Las dimensiones y especificaciones a detalle de las cámaras respirométricas se presentan en sección Anexos A 4. La concentración de oxígeno disuelto se determinó con un oxímetro automatizado modelo OXY-10 (para mayor detalle de OXY-10 ver sección Anexos A.5).

La salinidad dentro de las cámaras se mantuvo constante (36 ± 1 ups). La temperatura se mantuvo en $20 \pm 1^\circ\text{C}$ durante los experimentos que se realizaron en la temporada de nortes y en $26 \pm 1^\circ\text{C}$ para los de la temporada de secas.

La medición del consumo de oxígeno se realizó por un periodo de 600 minutos (de las 20:00 h a las 6:00 h). Antes de comenzar las mediciones, los organismos permanecieron por un lapso de 4 horas dentro de las cámaras respirométricas para disminuir el estrés producido por la manipulación. El periodo de aclimatación de 4 horas fue establecido basado sobre la experiencia previa con peces marinos tropicales (Phan *et al.*, 1993; Gomes *et al.*, 1999).

La cantidad de oxígeno consumido se calculó como la diferencia entre la concentración de oxígeno en el agua de entrada y de salida de cada cámara, multiplicada por el flujo (l/h) utilizando la siguiente expresión (Rosas *et al.*, 2003):

$$VO_2 = \{([O_2]e - [O_2]s) * Flujo\}$$

donde VO_2 es la cantidad de O_2 consumido ($\text{mg } O_2/\text{h}$); $[O_2]e$ y $[O_2]s$ es la concentración de oxígeno ($\text{mg } O_2/\text{l}$) en el agua que entra y sale de cada cámara respirométrica, respectivamente, y F es el flujo del agua que pasa a través de la cámara (L/h) (Rosas *et al.*, 2003). Los resultados fueron corregidos por la cámara control, sin organismo.



Figura 7.- Cámaras respirométricas utilizadas para medir el consumo oxígeno del mero rojo, *Epinephelus morio*



Figura 7.- Cámaras respirométricas utilizadas para medir el consumo oxígeno del mero rojo, *Epinephelus morio*.

Los valores del consumo de oxígeno de los organismos fueron expresados como kJ/día/g de PH utilizando el coeficiente oxicalórico de 3.25 cal/mg de O₂ consumido de acuerdo a Brafiel (1985) y Jobling (1994).

El consumo de oxígeno de cada organismo fue relacionado con el peso húmedo de cada uno de ellos. Utilizando un modelo de tipo potencial se construyó la ecuación que describió la relación del consumo de oxígeno (kJ/d) y el peso de los organismos (g PH). A partir de dicha ecuación se calculó el consumo de oxígeno esperado del resto de los organismos de la categoría de talla conociendo el peso de cada organismo.

7.6.4 Crecimiento y Retención de Energía (RE).

Como estimador del crecimiento se evaluó la tasa absoluta de crecimiento de forma individual a partir de la fórmula propuesta por Jobling (1994):

$$C = (W_2 - W_1) / t_2 - t_1.$$

donde C es la tasa de crecimiento absoluta (g PH/d), W1 es el peso de los organismos (g PH) al inicio del experimento W2 es el peso (g PH) al final de la prueba y $t_2 - t_1$ es el periodo en días de duración del experimento (d).

Para calcular la energía destinada al crecimiento fue necesario conocer el contenido energético de los organismos (CE) para lo cual se utilizaron 3 organismos de cada clase de talla elegidos aleatoriamente. Estos organismos fueron secados por 96 horas a 60°C en una estufa Blum y posteriormente molidos y homogenizados. El contenido energético de los peces (CE, kJ/g PS) se determinó utilizando una bomba calorimétrica (Parr 1425; para ver mas detalle del método colorimétrico ver Anexos A.6). Conociendo el porcentaje de humedad que presentaron los organismos de cada clase de talla (33.8 % para la temporada se secas y un 32.68% para la temporada de nortes) fue factible estimar el contenido energético de los organismos en kJ/g PH.

A partir de estos valores se estimó la energía disponible para el crecimiento de los organismos de cada clase de tamaño utilizando la siguiente ecuación (Bureau *et al.*, 2002):

$$RE = [(PHf - PHi) * (CE)] / T / PHf$$

donde:

RE = Energía retenida en crecimiento (kJ/d/g PH)
 PHf = Peso húmedo final (g PH)
 PHi = Peso húmedo inicial (g PH)
 CE = Contenido energético del organismo (kJ/g PH)
 T = Tiempo experimental (días).

7.7 Distribución de la energía.

Para estimar la canalización de energía hacia los distintos componentes de la ecuación del balance energético, se evaluó el porcentaje de energía que representó cada parámetro evaluado respecto a la energía ingerida y la energía digestible.

Con el fin de estimar los valores de energía resultante total involucrada en cada proceso fisiológico, se obtuvieron los valores de las integrales de cada función potencial que describió cada parámetro bioenergético respecto al peso de los organismos dentro del intervalo de tamaños analizados, mismos que definieron la integral. La integración se realizó aplicando el método de Runge-Kutta a partir de un sistema de computo (Newby, 1980).

7.8 Análisis estadístico.

Se ajustaron modelos potenciales para describir cada parámetro bioenergético evaluado respecto al peso de los organismos y, para cada uno se realizó el análisis de variancia de la regresión y así obtener el estadístico de contraste (F, $\alpha = 0.05$) para obtener la significancia del modelo. Se compararon los parámetros de las relaciones obtenidas en cada temporada climática por medio de un análisis de covariancia (Zar, 1999). Dado que ésta es una medida de asociación lineal entre dos variables estadísticas, las pruebas de hipótesis sobre las pendientes ($\alpha = 0.05$) se efectuaron sobre los datos transformados ($\log X$) para linealizar la función.

Se realizó un análisis de variancia tri-factorial con dos factores fijos (talla y temporada) y un factor aleatorio (repeticiones) con cada uno de los estimadores bioenergéticos evaluados como variable de respuesta. Previamente se comprobó la normalidad de los datos (Kolmogorov-Sminov) y la homogeneidad de varianzas (Cochran C). En los casos en que fue necesario, se transformaron los datos (\sqrt{x}). Posteriormente se aplicó una prueba de Newman-Keuls a fin de detectar las diferencias significativas entre los diferentes grupos de tallas. Los análisis estadísticos fueron ejecutados utilizando el paquete estadístico STATISTICA versión 6.

8. RESULTADOS.

De los factores monitoreados en los estanques en ambas temporadas, la salinidad y la cantidad de oxígeno disuelto permanecieron constantes (7.5 mg O₂/l y 36 ± 1 ups). De acuerdo al diseño experimental, la temperatura fue el factor que varió de acuerdo al patrón estacional que se presenta en la península de Yucatán. En la temporada de nortes los valores fluctuaron de 18° C a 22° C mientras que en la temporada de secas el intervalo fue de 23.5° C a 28.5° C, con valores promedio de 20°C y 26°C en las temporada de nortes y secas, respectivamente.

8.1 Energía Ingerida (IE).

El alimento suministrado a los organismos juveniles *E. morio* tuvo un valor energético de 17.57 kJ/g PS y un porcentaje de proteína de 65.4%. En el intervalo de talla chico, mediano y grande, los organismos consumieron diariamente el 1.30, 0.80 y 0.77 % de su peso húmedo en la temporada de secas y el 0.73, 0.43 y 0.42 % de su peso húmedo en la temporada de nortes. En cada época climática, la relación de la energía ingerida peso específica (kJ/d/g PH) en función del peso de los peces (g PH) presentó un comportamiento de tipo potencial (Figura 8), descrito por las ecuaciones que se integran en la Tabla 3. El ANCOVA denotó que las pendientes de las relaciones fueron similares, independientes de la temperatura ($t_{0.05}(2), 89 = 0.77; p > 0.05$) mientras que las ordenadas al origen en ambas temporadas climáticas fueron distintas ($t_{0.05}(2), 90 = 14.64; p < 0.05$). Los resultados muestran que, por unidad de peso, la energía ingerida a través del alimento fue mayor en la temporada de secas, cuando la temperatura promedio del agua de los estanques fue más elevada (26° C), mientras que la tasa de ingestión fue independiente de la temperatura, en el intervalo estudiado.

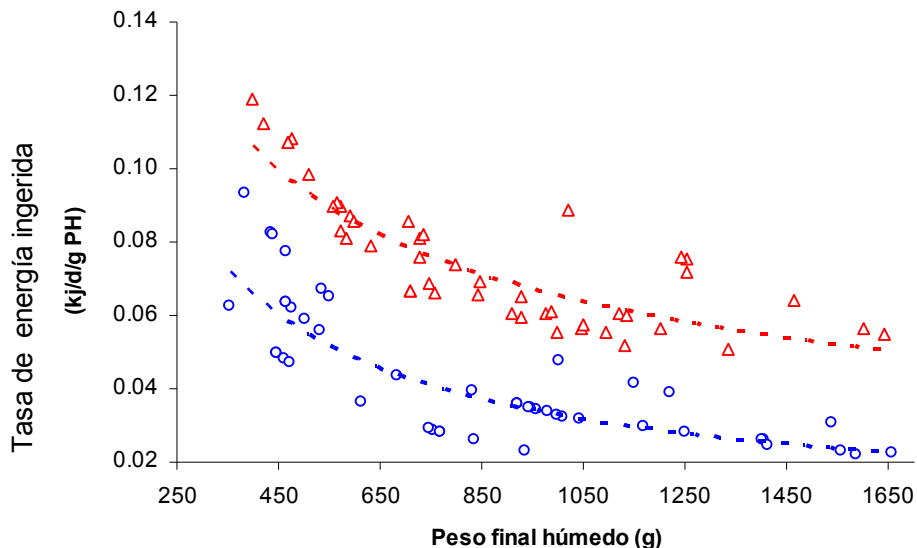


Figura 8. Relación entre la tasa de ingestión peso específica (kJ/d/g PH) en función del peso húmedo (g PH) de los organismos juveniles *E. morio* en dos temporadas climáticas, secas (Δ) y nortes (o).

Tabla 3. Ecuaciones que describen la relación entre las distintas tasas fisiológicas peso específicas evaluadas (kJ/d/g PH) y el peso de los organismos (g PH). Energía ingerida (IE), energía digestible (ED), metabolismo de rutina (RM).

Parámetro bioenergético	Temporada de secas	Temporada de nortes
IE	$Y=2.62 x^{-0.51}$ ($R^2=0.72$, n=46)	$Y=2.48 x^{-0.58}$ ($R^2=0.64$, n=47)
DE	$Y=2.39 x^{-0.52}$ ($R^2=0.71$, n=46)	$Y=5.90x^{-0.75}$ ($R^2=0.72$, n=47)
RM	$Y=6.22 x^{-0.80}$ ($R^2=0.93$, n=8)	$Y=2.98 x^{-0.73}$ ($R^2= 0.94$, n=8)

Y= Valor del parámetro evaluado (kJ/d/g PH)

X = Peso húmedo (g PH)

R²= Coeficiente de correlación.

n = Número de organismos.

El análisis de la tasa de energía ingerida a través del alimento, peso específico, (kJ/d/g PH) por categoría de talla, para las dos épocas climáticas, denotó el efecto significativo tanto de la talla como de la temperatura ($p < 0.05$; Tabla 4) si bien no se observó un efecto significativo de la interacción de los factores ($p > 0.05$; Tabla 4). La energía ingerida a través del alimento fue mayor en la temporada climática de secas (26 °C) respecto a la temporada de nortes (20 °C) (Figura 9). A la vez, en ambas épocas climáticas, la cantidad de energía ingerida peso-específico (kJ/d/g PH) en los organismos chicos fue mayor que en los organismos medianos y grandes ($p < 0.05$), los cuales forman un grupo homogéneo ($p > 0.05$; Tabla 5).

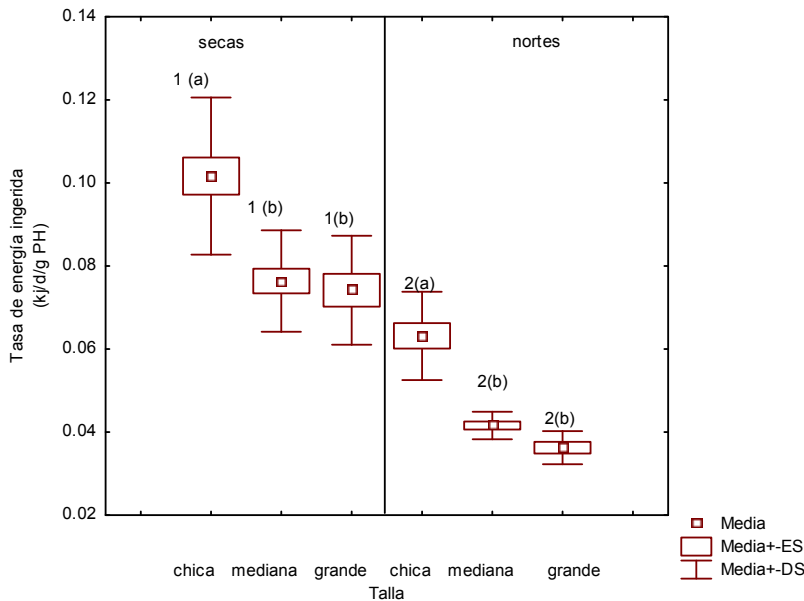


Figura 9. Energía ingerida peso específica (kJ/d/g PH) en juveniles de *E. morio* de tres intervalos de talla, en la temporada de secas (26 °C) y de nortes (20 °C). En cada grupo, números diferentes denotan diferencias significativas entre las temporadas ($p < 0.05$) y letras distintas denotan diferencias significativas entre tallas ($p < 0.05$).

Tabla 4. Parámetros del ANOVA trifactorial realizado sobre los datos transformados de la energía ingerida peso específica (IE; kJ/d/g pH) en juveniles *E. morio*, exponiendo el efecto de la temporada, la talla, las réplicas (3) de cada grupo experimental y la interacción temporada-talla).

	gl	F	P
Temporada	1	169.1	<0.05
Talla	2	60.84	<0.05
Repetición	2	4.47	<0.05
Temporada*Talla	2	1.3	0.28
Error	75		

gl= grados de libertad.

Tabla 5. Resultado de la prueba de Newman-Keuls realizada sobre los datos transformados de la Energía ingerida (IE) de juveniles de *E. morio*. Indicando a partir de (*) las diferencias significativas encontradas entre las tres tallas.

Error entre MS = $\alpha = 0.05$; gl = 75		
Talla	Grupo 1 ($\alpha = 0.05$)	Grupo 2 ($\alpha = 0.05$)
"Chicos"		*
"Medianos"	p>0.05	
"Grandes"	p>0.05	

gl= grados de libertad.

MS= cuadrados medios

8.2 Energía Digestible (DE).

El coeficiente de digestibilidad aparente encontrado en organismos de distinta talla y en ambas temporadas climáticas fue similar (85.78 ± 1.89 %) con apenas un coeficiente de variación de 2.2% (Tabla 6).

La energía digestible peso específica (kJ/d/g PH) en función del peso de los peces (g PH) se describe mediante un modelo potencial (Figura 9). Los resultados muestran un comportamiento inverso entre la energía digestible y el peso de los organismos (Figura 10). Las pendientes de las relaciones obtenidas de la energía digestible de cada temporada fueron similares ($t_{0.05}(2), 89 = 2.55$; $p > 0.05$), mientras que las ordenadas al origen fueron distintas ($t_{0.05}(2), 90 = 17.27$; $p < 0.05$). Los resultados indican que las magnitudes de la energía digestible son mayores en la temporada de secas respecto a la temporada de nortes. Las ecuaciones que describen la relación entre la energía digestible y el peso de los organismos de ambas temporadas se muestran en la tabla 3.

Tabla 6. Coeficiente de digestibilidad aparente (ADC; %) en juveniles de *E. morio* de diferentes tallas, en dos épocas climáticas. Se incluyen valores promedio.

Talla	Temporada climática	Coeficiente de digestibilidad aparente (%)
Chica	Secas, 26°C	87.82
Mediana		86.03
Grande		87.65
Chica	Nortes, 20°C	84.63
Mediana		82.80
Grande		85.73

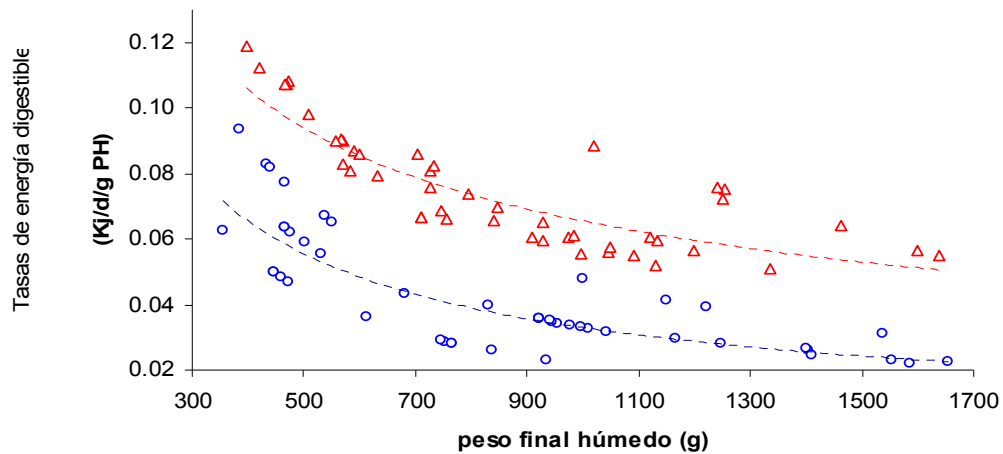


Figura 10. Relación entre la Energía Digestible peso específica (kJ/d/g PH) en función del peso de los juveniles de *E. morio* (g PH) en las temporadas climáticas de secas (Δ) y de nortes (o).

En las tres categorías de talla, la energía digestible fue mayor en la temporada climática de secas respecto a la de nortes (Figura 11). Tanto la talla como la temporada ejercieron un efecto significativo sobre la energía digestible ($p < 0.05$) mientras que la interacción de estos factores no fue significativa ($p > 0.05$; Tabla 7). En términos peso específicos, los organismos más chicos presentaron una energía digestible mayor que los de talla mediana y grande ($p < 0.05$), que forman un grupo homogéneo ($p > 0.05$; Tabla 8).

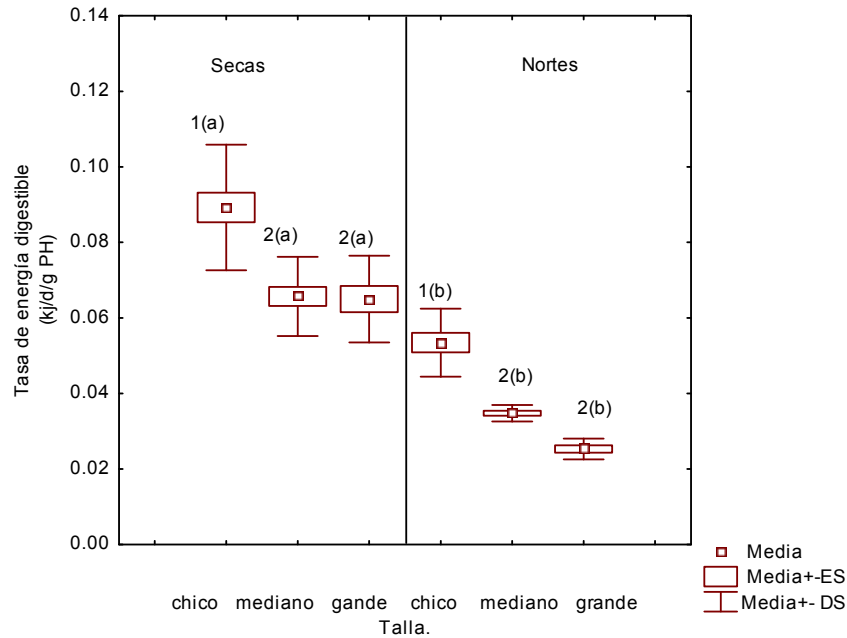


Figura 11. Energía digestible peso específica (kJ/d/g PH) en juveniles de *E. morio* de tres intervalos de talla, en la temporada de secas (26 °C) y de nortes (20 °C). En cada grupo, números diferentes denotan diferencias significativas entre las temporadas ($p < 0.05$) y letras distintas denotan diferencias significativas entre tallas ($p < 0.05$).

Tabla 7. Parámetros del ANOVA trifactorial realizado sobre los datos transformados de la energía digestible peso específica (DE; kJ/d/g pH) en juveniles *E. morio*, exponiendo el efecto de la temporada, la talla, las réplicas (3) de cada grupo experimental y la interacción temporada-talla).

	gl	F	P
Temporada	1	378.2	<0.05
Talla	2	60.08	<0.05
Repetición	2	3.9	<0.05
Temporada*Talla	2	0.32	0.73
Error	75		

gl= grados de libertad.

Tabla 8. Resultado de la prueba de Newman-Keuls realizada sobre los datos transformados de la Energía digestible (DE) de juveniles de *E. morio*. Indicando a partir de (*) las diferencias significativas encontradas entre las tres tallas.

Error. Entre MS = 38×10^{-5} , gl = 75		
Talla	Grupo 1 ($\alpha = 0.05$)	Grupo 2 ($\alpha = 0.05$)
"Chicos"		*
"Medianos"	$p > 0.05$	
"Grandes"	$p > 0.05$	

gl= grados de libertad
MS = cuadrados medios

8.3 Metabolismo de rutina (RM).

Los valores del metabolismo de rutina obtenidos en función del peso se describieron mediante un modelo de tipo potencial. La tasa metabólica peso específica mostró un comportamiento inverso respecto al peso de los organismos (Figura 12). La razón de cambio entre el metabolismo de rutina expresado como una tasa peso-específica y el peso de los organismos fue similar en ambas temporadas climáticas ($t_{0.05}(2), 89 = 0.82$; $p > 0.05$). Las ordenadas al origen fueron diferentes en ambas temperaturas, es decir la magnitud del metabolismo de rutina fue mayor en la temperatura más elevada. ($t_{0.05}(2), 90 = 39.95$; $p < 0.05$).

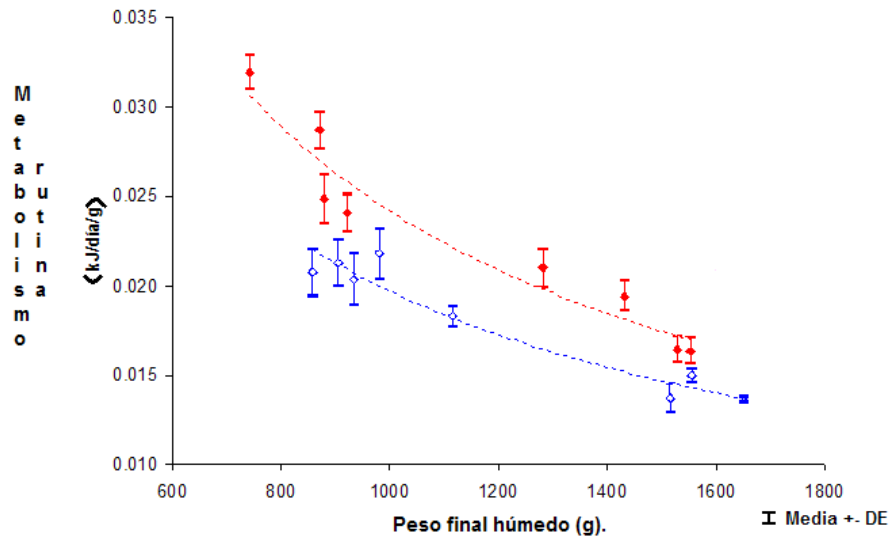


Figura 12. Relación entre el Metabolismo de rutina peso específica (kJ/d/g PH) en función del peso de los juveniles de *E. morio* (g PH) en las temporadas climáticas de secas (●) y de nortes (○).

Los pesos finales de las tres categorías de talla se presentan la tabla 4. El metabolismo de rutina en las tres categorías de talla fue mayor en la temporada climática de secas respecto a la temporada de nortes. (Figura 13). La talla como la temperatura presentaron un efecto sobre el metabolismos de rutina ($p < 0.05$; Tabla 9). La interacción temporada*talla no mostró un efecto significativo ($p > 0.05$; Tabla 10) por lo tanto no hay un efecto sinérgico entre estos factores sobre el consumo de oxígeno. El metabolismo de rutina fue distinto en las tres tallas siendo mayor en la talla chica respecto a la talla mediana y la talla grande. ($p < 0.05$; Tabla 10).

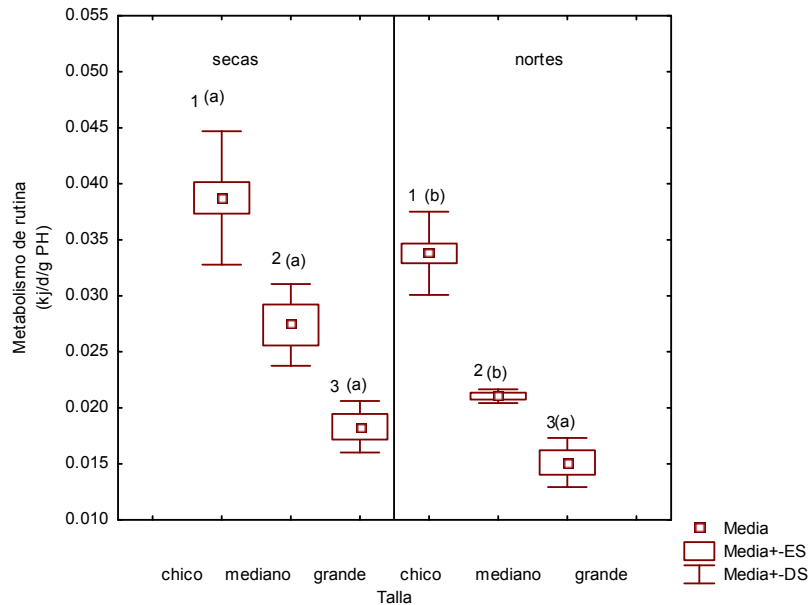


Figura 13. Metabolismo de rutina peso específica (kJ/d/g PH) en juveniles de *E. morio* de tres intervalos de talla, en la temporada de secas (26 °C) y de nortes (20 °C). En cada grupo, números diferentes denotan diferencias significativas entre las temporadas ($p < 0.05$) y letras distintas denotan diferencias significativas entre tallas ($p < 0.05$).

Tabla 9. Parámetros del ANOVA trifactorial realizado sobre los datos transformados del Metabolismo de rutina peso específica (RM; kJ/d/g pH) en juveniles *E. morio*, exponiendo el efecto de la temporada, la talla, las réplicas (3) de cada grupo experimental y la interacción temporada-talla).

	gl	F	P
Temporada	1	42.74	<0.05
Talla	2	213.29	<0.05
Repetición	2	0.60	0.55
Temporada*Talla	2	0.12	0.89
Error	75		

gl= grados de libertad.

Tabla 10. Resultado de la prueba de Newman-Keuls realizada sobre los datos transformados del Metabolismo de rutina (RM) de juveniles de *E. morio*. Indicando a partir de (*) las diferencias significativas encontradas entre las tres tallas.

Error: Entre MS = 46×10^{-5} , gl = 75			
Talla	Grupo 1 ($\alpha = 0.05$)	Grupo 2 ($\alpha = 0.05$)	Grupo 3 ($\alpha = 0.05$)
"Chicos"			*
"Medianos"		*	
"Grandes"	*		

gl= grados de libertad
MS = cuadrados medios

8.4 Energía destinada a la producción de biomasa (RE).

El contenido de energía corporal (kJ/g PS) de los juveniles de *E. morio* fue similar en las tres categorías de talla y en ambas temporadas climáticas ($p>0.05$; Figura 14; tabla 11). El contenido calórico fue de 22.25 kJ/g PS en la temporada climática de secas y de 22.86 kJ/g PS para la de nortes, valores estimados a partir de la ecuación que describe la relación peso (g) y valor del contenido energético del cuerpo. (Figura 14).

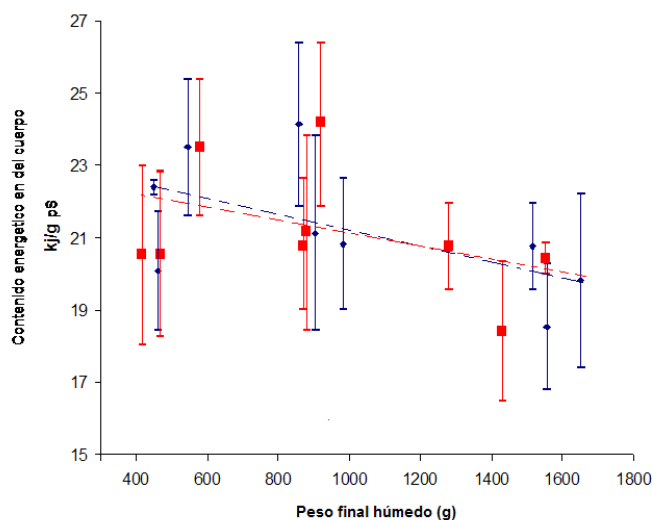


Figura 14. Relación entre el contenido de energía corporal (kJ/g PS) de los juveniles de *E. morio* en dos temporadas climáticas (●) nortes, $n=9$), (▪) secas, $n=9$).

Tabla 11. Parámetros del ANOVA bi factorial realizado sobre el contenido de energía corporal (CE; kJ/g pS) en juveniles *E. morio*, exponiendo el efecto de la temporada, la talla, y la interacción temporada-talla.

	gl	F	p
Temporada	1	0.32	0.58
Talla	2	1.59	0.24
Temporada*Talla	2	0.40	0.68
Error	12		

gl= grados de libertad.

La energía retenida en crecimiento de los organismos juveniles *E. morio* mostró gran variabilidad en ambas temporadas climáticas, obteniéndose un coeficiente de variación del 40 al 85 % (Figura 15). No se encontró un efecto significativo de la talla sobre la energía canalizada al crecimiento somático (kJ/d/g PS) en ambas temporadas climáticas ($p>0.05$). La tasa absoluta de crecimiento promedio (g PH/d) fue más alta en la temporada de secas con un incremento en biomasa de 2.50 ± 1.73 g PH/d respecto a la temporada de nortes, en la que se registró una tasa de 0.61 ± 1.4 g PH/d, para todo el intervalo de tallas (351-1611 g PH inicial). Los pesos iniciales y finales alcanzados de cada categoría de talla se muestran en la tabla 12.

Tabla 12. Peso húmedo (g PH) inicial y final de los juveniles de *Epinephelus morio* de las tres categorías de talla, en ambas temporadas climáticas. Se señalan valores promedio y de desviación estándar.

Talla	Temporada Secas, 26°C		Temporada Nortes, 20°C	
	Peso Inicial	Peso Final	Peso Inicial	Peso Final
Chica	503.20±96.85	573.50 ± 107.06	459.42±71.37	484.86 ± 77.17
Mediana	837.57±98.20	906.49 ±136.80	899.85±85	898.08 ± 95.96
Grande	1221.59±183.65	1295.65 ±197.13	1345.70±198.66	1361.08± 203.85

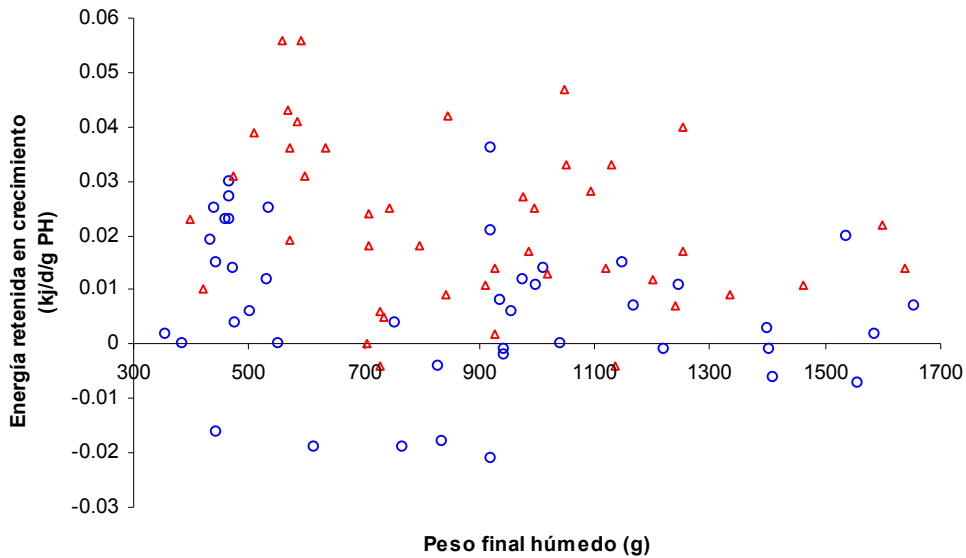


Figura 15. Relación entre la Energía Retenida en crecimiento peso específica (kJ/d/g PH) en función del peso de los juveniles de *E. morio* (g PH) en las temporadas climáticas de secas (Δ) y de nortes (o).

El análisis de la energía canalizada al crecimiento somático (kJ/d/g PH) por categoría de talla, denotó una mayor producción de biomasa en la época climática de secas respecto a la temporada de nortes. (Figura 16). Tanto la talla, la temporada climática como la interacción de los factores tienen un efecto significativo en la energía destinada al crecimiento ($p < 0.05$; Figura 15; Tabla 13). Los organismos chicos destinaron una mayor cantidad de energía peso específica (kJ/d/g PH) al crecimiento que los organismos de talla mediana y grande ($p < 0.05$) los cuales presentaron un comportamiento similar entre sí ($p < 0.05$; Tabla 14).

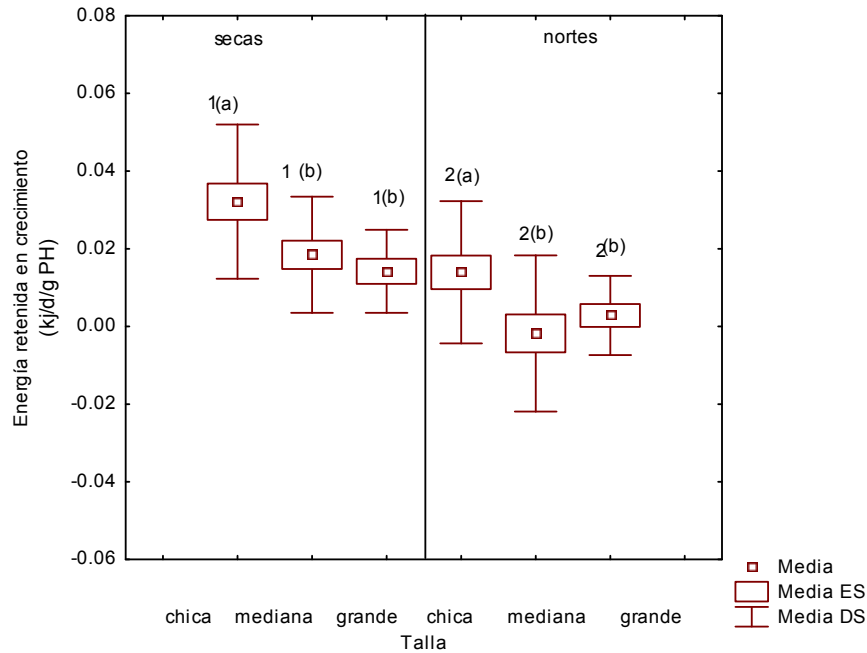


Figura 16. Energía retenida en crecimiento peso específica (kJ/d/g PH) en juveniles de *E. morio* de tres intervalos de talla, en la temporada de secas (26 °C) y de nortes (20 °C). En cada grupo, números diferentes denotan diferencias significativas entre las temporadas ($p < 0.05$) y letras distintas denotan diferencias significativas entre tallas ($p < 0.05$).

Tabla 13. Parámetros del ANOVA trifactorial realizado sobre la energía retenida en crecimiento (RE; kJ/d/g pH) en juveniles *E. morio*, exponiendo el efecto de la temporada, la talla, las réplicas (3) de cada grupo experimental y la interacción temporada-talla).

	gl	F	P
Temporada	1	31.99	<0.05
Talla	2	10.34	<0.05
Repetición	2	0.42	0.06
Temporada*Talla	2	2.08	0.13
Error	68		

gl= grados de libertad.

Tabla 14. Resultado de la prueba de Newman-Keuls realizada sobre los datos de energía retenida (RE) de juveniles de *E. morio*. Indicando a partir de (*) las diferencias significativas encontradas entre las tres tallas.

Error. Entre MS 16×10^{-5} , gl = 68			
Talla	RE	Grupo 1 ($\alpha = 0.05$)	Grupo 2 ($\alpha = 0.05$)
"Chicos"	0.023		*
"Medianos"	0.008	$p > 0.05$	
"Grandes"	0.008	$p > 0.05$	

gl= grados de libertad.
MS = cuadrados medios

La matriz de datos completa de cada uno de los parámetros bioenergéticos evaluados en las dos temporadas climáticas para cada categoría de talla se incluye en la sección de Anexos (Tablas 21 y 22).

8.5 Distribución de la energía.

La energía involucrada en los diferentes parámetros fisiológicos evaluados e integrados en el balance energético de los juveniles de *E. morio* se muestra en la Tabla 15 y en la Figura 17. La energía destinada a la síntesis de biomasa representó el menor porcentaje de la energía ingerida, correspondiente al $25.14 \pm 6.54\%$ para los organismos de la temporada de para secas y $11.03 \pm 4.22\%$ para los de nortes (Figura 17). De manera global, la energía digestible representó el $85.78 \pm 1.73\%$ de la energía ingerida. La energía empleada en el metabolismo de rutina representó el mayor gasto energético, correspondiente al $33.28 \pm 5.78\%$ de la energía ingerida en la temporada de secas y del $43.59 \pm 5.77\%$ en la temporada de nortes. Para el caso específico de los organismos de mayor talla en ambas temporadas, el metabolismo de rutina no representó el mayor gasto energético. El mayor gasto energético fue representado por el parámetro otros. El termino “otros” representa todos aquellos parámetros bioenergéticos no evaluados en este trabajo. Estos parámetros son por ejemplo el calor que se produce en los procesos digestivos, las pérdidas en la excreción de compuestos nitrogenados o la energía destinada a la actividad locomotora. El termino “otros” fue calculado como la diferencia entre un 100% de la energía que representó la energía incorporada en el alimento (IE) menos los parámetros evaluados:

$$\text{Otros} = \text{IE} - (\text{FE} + \text{RM} + \text{RE})$$

Donde.

- IE = Energía ingerida (%).
- FE = Energía eliminada en heces (%).
- RM = Energía utilizada en el metabolismo de rutina (%)
- Otros = Parámetros no evaluados.

Las respuestas de los organismos de talla grande pudieron estar mediadas por un conjunto de condiciones ajenas a nuestro experimento que no fueron controladas pero que representaron gastos energéticos, los cuales están incluidos en el parámetro “otros”. Éste representa un porcentaje de energía que incluso es mayor que el metabolismo de rutina en los organismos de talla grande en ambas temporadas climáticas.

Tabla 15.- Energía destinada a diversos procesos fisiológicos (J/d/g PH) en tres clases de talla de los juveniles de *E. morio*, en dos temporadas climáticas. Se incluyen valores promedio y de desviación estándar (X±DE). Energía ingerida (IE), energía digestible (DE), energía canalizada al metabolismo de rutina (RM) y energía retenida en biomasa (RE).

Talla y temporada	Peso final (g PH)	J/d/g PH			
		IE	DE	RM	RE
Chica secas	573.50±107.06	102±20 1 (a)	89±17 1(a)	39±6.00 1(a)	33±14 1(a)
Chica nortes	484.86±77.17	73±18 2 (a)	62±15 2 (a)	34±4.0 2(a)	11±15 2 (a)
Mediana secas	906.49±136.8	76±12 1 (b)	66±10 1 (b)	27±3.0 1 (b)	18±15 1(b)
Mediana nortes	898.08±95.96	45±7.0 2 (b)	37±5.0 2 (b)	21±2.0 2 (b)	3.0±15 2 (b)
Grande secas	1295.65±197.13.	74±13 1 (b)	65±11 1 (b)	20±2.0 1 (c)	14±11 1(b)
Grande nortes	1361.08±203.85	43±12 2 (b)	37±10 2 (b)	16±2.0 2 (c)	5.0±8.0 2 (b)

Números diferentes señalan diferencias significativas entre las temporadas (p<0.05); letras distintas denotan diferencias entre tallas (p<0.05).

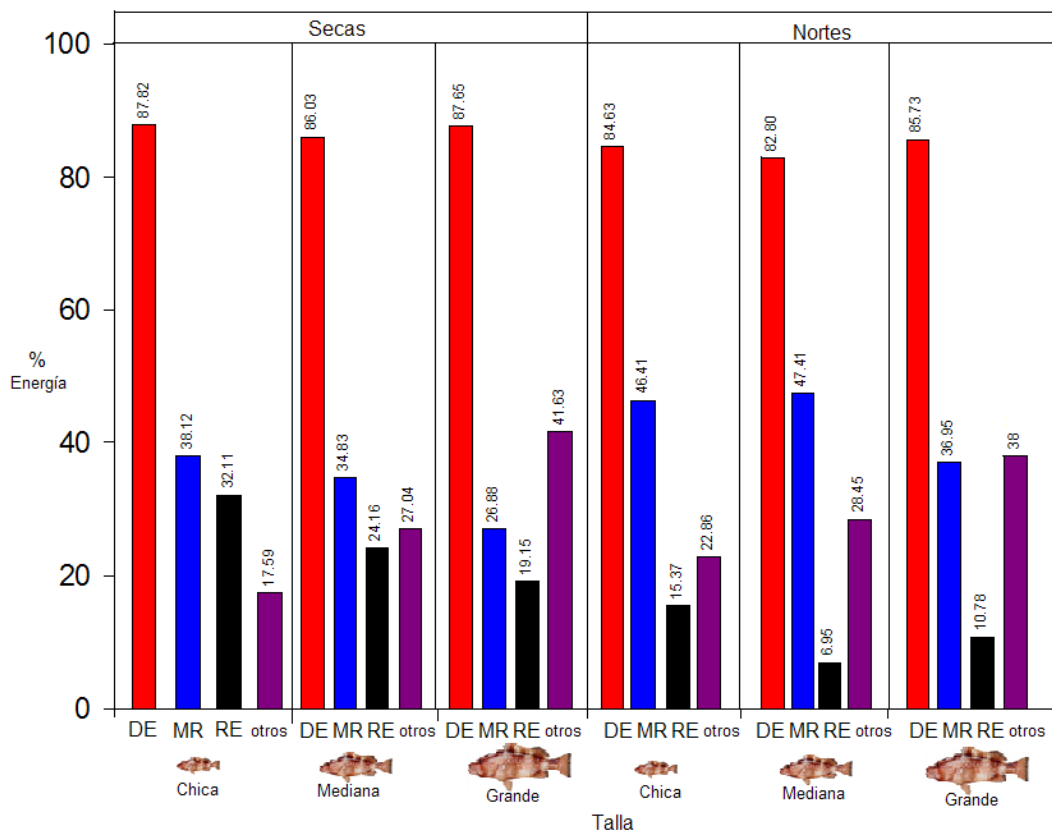


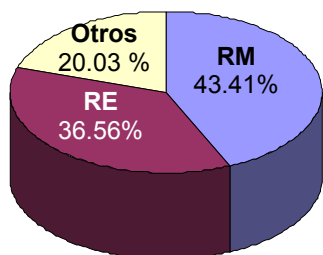
Figura 17.- Distribución de la energía ingerida (IE) en los diferentes componentes del balance energético de meros juveniles de *E. morio* de tres tallas y de dos épocas climáticas, secas y nortes. En el eje horizontal se muestra la energía canalizada a la Digestión (DE), al Metabolismo de rutina (MR), al crecimiento somático (RE) y a parámetros energéticos no evaluados (otros). En la parte inferior se muestra las tres categorías de talla de cada época climática.

El Metabolismo de rutina (RM) fue el proceso al que se canalizó la mayor proporción de la Energía Digestible (DE), comportamiento similar al descrito para la Energía Ingerida (IE). En ambas temporadas climáticas, para la talla chica y mediana el metabolismo de rutina representó el 48 ± 8 % de la DE, (Figura 18) mientras que en la talla grande el mayor porcentaje de energía correspondió a los parámetros bioenergéticos no evaluados (“otros”) a los que se canalizó el 47.49 % en secas y el 44.33% en nortes.

Para las tres categorías de talla, al metabolismo de rutina se canalizó la mayor proporción de la DE en la temporada de nortes (51.73 ± 7.57 %), respecto a la temporada de secas (38.19 ± 6.67 %). Para las tres categorías de talla el porcentaje de DE destinado al crecimiento fue mayor en la temporada de secas (28.83 ± 7.39 %) respecto a la temporada de nortes (13.04 ± 4.90 %). (Figura 18).

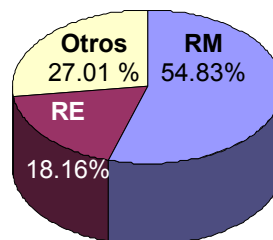
Temporada climática de secas
26 °C

Talla Chica

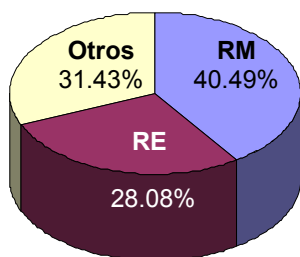


Temporada climática de nortes
20 °C

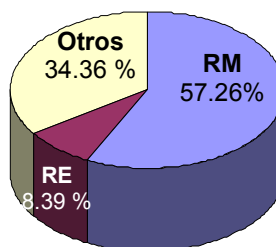
Talla Chica



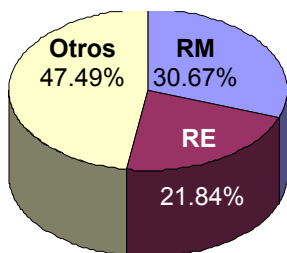
Talla Mediana



Talla Mediana



Talla Grande



Talla Grandes

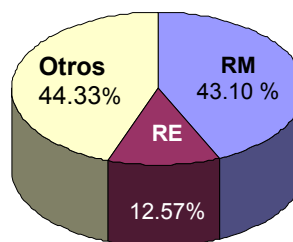


Figura 18.- Distribución de la energía digestible (DE) en los diferentes componentes del balance energético de meros juveniles de *E. morio* de tres tallas y de dos épocas climáticas, secas y nortes. Metabolismo de rutina (RM), Energía retenida como tejido somático (RE) y parámetros energéticos no evaluados (otros). En la parte superior se muestra la talla y temporada.

Los valores de la energía resultante total de cada parámetro evaluado a partir de la integración acorde al método de Runge-Kutta (Newby, 1980) se muestran en la Tabla 16. Los valores resultantes de todos los parámetros son mayores en la temporada de secas respecto a la temporada de nortes (Tabla 15).

Tabla 16. Integrales de cada uno de los parámetros bioenergéticos evaluados (kJ/d/g PH) en juveniles de *E. morio* (300 a 500 g PH). Energía ingerida (IE), Energía digestible (DE), Energía canalizada al metabolismo de rutina (RM) y Energía retenida en biomasa (RE).

Parámetro bioenergético.	Temporada de secas.	Temporada de nortes.
IE	164.5	93.9
DE	91.0	48.1
RM	36.0	28.6
RE	25.9	14.2

9. DISCUSIÓN.

El modelo del balance energético utilizado en este trabajo asume que la incorporación del alimento es la única vía de entrada de la energía al organismo, por lo que el resto de los procesos fisiológicos dependen de la ingestión, que representa la energía potencial que puede ser asignada al mantenimiento y funcionamiento individual. La tasa de ingestión de los organismos juveniles *E. morio* fue mayor en la temporada más cálida (26 °C) respecto a la de nortes (20 °C) debido a que la temperatura determina el metabolismo de los organismos poiquiloterms que responden al aumento de la temperatura con un incremento en la cantidad de alimento que consumen (Elliot, 1975; Windell, 1978b; Jobling, 1994; Chen *et al.*, 2008). La tasa de ingestión promedio de las tres tallas aumentó en un 54% en forma directa con un incremento de 6 °C en la temperatura. Los valores obtenidos por Wiley y Sons (1977) para *E. guttatus* fue de 200% cuando la temperatura se incremento 9° C (19 - 28° C). Dado que la variación en la temperatura es similar en ambos trabajos pudieran esperarse que el incremento en la ingestión en ambas especies pudiera ser similar. Es probable que la diferencia observada entre ambos estudios pudiera atribuirse a las diferencias interespecíficas, considerando, por ejemplo que *E. guttatus* es una de las especies que alcanzan las mayores tallas dentro de la familia Serranidae, por lo que su crecimiento es muy acelerado durante las primeras etapas de desarrollo.

La tasa de ingestión peso específica de los juveniles de *E. morio* disminuyó de forma potencial conforme el peso de los organismos se incrementó de manera similar a la descrita en la mayoría de las especies de peces (Brown *et al.*, 2004). La relación entre la tasa de ingestión y la talla de los meros juveniles *E. morio* mostró un valor de la pendiente $b = 0.49$ para la temporada de secas y de $b = 0.42$ para la temporada de nortes. Jobling, (1994) sugiere que el valor del exponente b será siempre menor a 1, siendo aproximadamente de 0.75 para la mayoría de las especies (Tabla 15). En el salmón *Oncorhynchus nerka*, la trucha arcoiris *Oncorhynchus mykiss* así como en la mayoría de las especies el valor de la pendiente “ b ” que describe la tasas de ingestión y el peso de los organismos está por arriba de los valores obtenidos en *E. morio* (Tabla 15). El valor del exponente puede variar por diversas causas, como el nivel energético del alimento y la ración alimenticia (Cui *et al.*, 1992), entre otras. Es probable que esta diferencia sea ocasionada por un efecto denso dependiente así como el distinto régimen alimenticio. El efecto denso dependiente no es más que la distinta densidad de biomasa presente en cada una de las secciones del estanque. Es decir que por una misma unidad de volumen la cantidad de biomasa presente en cada sección fue distinta para las tres tallas (chico, median y grande) siendo menor en la talla chica y mayor en la talla grande. Por lo que el efecto que ocasiona una mayor densidad de organismos en un mismo volumen podría no ser distribuido de manera uniforme por todos los organismos de cada sección, viéndose beneficiados en mayor grado los organismos dominantes.

En cuanto al régimen alimenticio aplicado a otros peces (Tabla 17), en la mayoría de los estudios se suele alimentar de 2 a tres veces al día, mientras que en el presente trabajo, los organismos juveniles de *E. morio* fueron alimentado una vez (*ad libitum*) cada 2 días. El mero presenta una tasa de ingestión baja comparada con otros organismos de nado más activo. Para el presente estudio, resultados preliminares mostraron que si los juveniles de mero eran alimentados diariamente, éstos consumían menor cantidad de alimento. El mero presenta una conducta alimentaria basada en el acecho a las presas (Parrish, 1987) y parecen no invertir cantidades importantes de energía en el proceso de búsqueda activa del alimento (Giménez *et al.*, 2001). Incluso es considerado como un carnívoro oportunista (Gudger, 1972; Smith, 1971). Adicionalmente, estos organismos presentan tiempos de tránsito intestinal prolongados lo que posiblemente permite aprovechar eficientemente la energía durante los períodos de ayuno (com.per. Dra. Gaxiola Cortés). Esto podría explicar las diferencias observadas con otras especies de peces.

Tabla 17. Valores de la pendiente (exponente “b”) de la relación potencial entre la tasa de ingestión peso específica y el peso, de diferentes especies de peces (Jobling, 1994).

Especie	Intervalo de talla (g PH)	Régimen alimenticio	Exponente
<i>Oncorhynchus nerka</i>	4-216	a saciedad 3 veces al día	0.66
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	3-1300	a saciedad 3 veces al día	0.83
<i>Salmo trutta</i>	5-300	4 veces al día	0.76
<i>Micropterus salmoides</i>	8-150	a saciedad 2 veces al día	0.71
<i>Dicentrarchus labrax</i>	2-180	a saciedad 3 veces al día	0.72
<i>Pleuronectes plateas</i>	0.7-9.2	<i>ad libitum</i> diario	0.70
<i>Perca fluviatis</i> *	1- 100	—	0.73
<i>Epeniphelus morio</i> Presente estudio	350-1650	1 vez cada 2 días <i>ad libitum</i>	0.49 (secas) 0.42 (nortes)

*Los datos de *Perca fluviatis* fueron tomados de Karas y Thorenson (1992).

Pruebas preliminares a este estudio de investigación mostraron que cuando los organismos juveniles *E. morio* se encuentran aislados estos no consumen alimento. La cantidad de alimento ingerido fue calculada como la cantidad total de alimento por grupo (o repetición), dividida entre el número de organismos presentes en el grupo. Por lo tanto, se asume que cada organismo consumió la misma cantidad de alimento. Sin embargo, la interacción y el establecimiento de jerarquías o dominancias pueden modificar la ingestión de algunos organismos dentro del grupo. Así, es tarea de trabajos futuros proponer por un lado nuevas formas de aislamiento que permita que los organismos ingieran alimento o crear modelos que involucren la evaluación de parámetros bioenergéticos de forma grupal y, de esta manera, mantener la congruencia en todas las estimaciones considerando incluso a la unidad experimental como el grupo de organismos y no al individuo mismo. Es probable que la variabilidad que se encontró en la fase experimental de este trabajo sea reflejo de los

reflejar los efectos causados por la interacción de los organismos dentro de un grupo.

La razón de cambio entre la tasa de ingestión peso específica y el peso de los organismos fue similar en ambas temporadas climáticas, por lo que podemos afirmar que la velocidad en la que los organismos juveniles *E. morio* ingieren la energía es indistinta respecto a la época climática. Sin embargo la magnitud o cantidad de energía ingerida por unidad de gramo fue mayor en la temporada de secas respecto a la temporada de nortes.

La capacidad que presentaron los organismos juveniles *E. morio* para absorber el alimento fue de $85.8 \pm 1.9\%$ de la energía que es ingerida por el alimento. De acuerdo a Jobling (1994) los peces carnívoros se caracterizan por tener las mayores eficiencias de absorción con valores entre el 70 y 95% comportamiento similar al presentado por los juveniles *E. morio* y cuyos resultados denotan que éstos organismos absorben eficientemente el alimento que se les suministró. Algunos trabajos señalan que la temperatura no afecta significativamente la eficiencia de absorción de la energía en la trucha arcoiris (Cui *et al.*, 1995) incluso en el intervalo relativamente de 9 a 18 °C (Cho y Kaushik, 1990; Medale *et al.*, 1991). Nuestros resultados coinciden con estas observaciones ya que en ambas temporadas climáticas el porcentaje de energía absorbida es similar.

En términos relativos, un gramo de un organismo de talla pequeña presentó una energía digestible mayor que los organismos de talla mayor. Esto se debe a que existe una mayor relación superficie-volumen en organismos de menor tamaño, donde las reacciones químicas e intercambios celulares ocurren a una mayor velocidad incrementando el metabolismo (Schmit-Nielsen, 1998). La velocidad con la que un gramo de organismo absorbe la energía fue indistinta en ambas temporadas, mientras que la magnitud fue mayor en la temporada de secas. En el caso de los juveniles del mero rojo *E. morio*, la temperatura tiene un efecto sobre la tasa a la que la energía es absorbida

Por otra parte, con un decremento de temperatura de 15 a 6° C, Azevedo *et al.* (1998) observaron diferencias en la digestibilidad aparente en dos especies de samónidos. De igual manera, Choubert *et al.* (1982) observaron un incremento en el coeficiente de digestibilidad aparente cuando la temperatura se incrementó de 10 a 18° C en la especie *Oncorhynchus mykiss* (Truca arcoiris; Salmo gairdneri). Incluso con distintas técnicas de recolección de heces, también se ha observado un incremento en la digestibilidad cuando se eleva la temperatura de 5 a 15° C (Watanabe *et al.*, 1996). Los resultados de este trabajo difieren con estas observaciones ya que en ambas temporadas climáticas el coeficiente de digestibilidad en los juveniles de *E. morio* fue similar.

El consumo de oxígeno que presentaron los meros juveniles *E. morio* dentro de las cámaras respirométricas se mantuvo estable a lo largo de un periodo de 10 horas (con un coeficiente de variación no mayor a 7.3 %). Dentro de las cámaras respirométricas los organismos se mantuvieron en condiciones estables de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto, variables que suelen

alterar el consumo de oxígeno (Licea, 1991; Boeuf y Payan 2001). El metabolismo de rutina que presentaron los organismos fue mayor en la temperatura de 26 °C (secas) que en la temperatura de 20 °C (nortes) lo cual se relaciona con el hecho que la temperatura del agua tiene un efecto directo con los requerimientos de oxígeno de las especies acuáticas (Sanchez 1991). Un descenso en la temperatura del medio reduce la demanda de este gas ya que disminuye el metabolismo del pez mientras que a altas temperaturas aumenta el ritmo respiratorio de los organismos poiquiloterms, siempre y cuando no sobrepase el límite de tolerancia térmica de las especies. Al igual que en los resultados obtenidos en este trabajo, en la literatura se reportan distintas tasas metabólicas en diferentes temporadas. De Morais (1985) comparó la tasa metabólica de invierno y verano en dos pleuronectiformes *Burglossidium luteum* y *Arnoglossus thori* encontrando que el consumo de oxígeno se incrementa en verano disminuyendo gradualmente cuando se acercan los meses invernales, lo cual se relaciona con la disminución en la temperatura del agua en cada temporada estacional.

El comportamiento del metabolismo de rutina peso específico con respecto al peso de los organismos permite concluir que existe una relación potencial entre las variables, similar a lo descrito ampliamente en la literatura (Makarieva *et al.*, 2008). Así, este parámetro expresado en unidades de peso específicas disminuye conforme el peso de los organismos aumenta lo cual denota que los organismos de talla chica presentan un metabolismo más acelerado respecto a los de tallas mayores. Por lo tanto, los individuos pequeños requieren, proporcionalmente, una mayor cantidad de alimento para poder mantener unitariamente la biomasa corporal. Estos resultados concuerdan con muchos trabajos de investigación (Brett y Groves, 1979; Brett, 1979; Martinez y Ross 1986; Lezama y Gunther 1992; Fidhianny y Winckler, 1995; Clark y Johnston 1999; Chen *et al.*, 2008; Fitzgibbon *et al.*, 2008; Pirozzi y Booth, 2009). Las curvas potenciales que describen el comportamiento del metabolismo de rutina en función de peso en cada temporada climática son equidistantes, indicando que existe la misma razón de cambio. Así, independientemente de la temperatura, la tasa de consumo de oxígeno que representa el metabolismo de rutina es similar. Las diferencias en la ordenada al origen significan que la cantidad de oxígeno consumido es mayor en la época de secas cuando la temperatura es más elevada. Estos resultados también coinciden con observaciones realizadas para la mojarra paleta (*Cichlasoma synspillum*). Sánchez (1991) midió la tasa metabólica de rutina de esta especie en cuatro temperaturas (20°, 25°, 30°, y 35° C) encontrando una pendiente común pero distintos puntos de origen. En coincidencia con los resultados de este trabajo, la razón de cambio entre la tasa respiratoria y el peso de la mojarra paleta no se ve afectada por la temperatura.

Típicamente, la relación entre la tasa metabólica (RM) y el peso de los organismos (X) suele expresarse por una ecuación alométrica de la forma $RM = a X^b$. El valor del exponente (b) en mamíferos tiene una magnitud desde $2/3$ (White y Seymour, 2003) hasta $3/4$ (Brody, 1945). A pesar de que el estudio de White y Seymour (2003) contempla 69 especies, agrupadas en 19 órdenes de mamíferos, de acuerdo con Azevedo *et al.* (2005) los resultados no se sustentan en un soporte teórico sólido. Las variaciones del exponente b en

peces también son importantes. Por ejemplo Bartholomew, (1977) y Schmidt-Nielsen (1998) señalan valores del exponente entre 0.6 y 0.9 mientras Brett y Groves (1979) proponen un valor promedio global de 0.86 con base en estudios de peces de aguas frías. Robinson *et al.* (1983) calcularon el exponente para el metabolismo de rutina en 729 organismos poiquiloterms incluyendo a los peces, encontrando un valor promedio del exponente de 0.76. A su vez, Brill (1979; 1987) comparó la tasa metabólica de varios tipos de atún utilizando un agente neuromuscular paralizador (metabolismo de mínima actividad) encontrando valores para el exponente b de 0.5 para *Euthynnus affinis* (2.2 kg) y de 0.56 para *Thunnus albacares*. (0.6 – 3.9 kg). Clark y Johnson (1999) reportaron que el valor del exponente b es de 0.79 considerando las evaluaciones realizadas en juveniles de 69 especies de peces teleosteos que habitan en un amplio intervalo de temperaturas.

Los trabajos de Herpfer (1998), Cho y Kaushik (1990), Bureau *et al.* (2002) permiten situar el valor del exponente b de varias especies de salmones cercano a 0.8 y se ha reconocido que en los peces, las tasa metabólicas (basales y de mantenimiento) pueden ser de 5 a 30 veces más bajas que en los organismos terrestres (Bureau *et al.*, 2002).

El exponente que describe la relación entre el metabolismos de rutina y el peso de los meros juveniles *E. morio* tuvo un valor de $b = 0.20$ en la temporada de secas (26 °C) y de $b = 0.27$ en la temporada de nortes (20 °C). Estos valores están por debajo de los valores encontrados por la mayoría de los trabajos antes mencionados para peces. Los valores más cercanos del exponente b fueron los obtenidos por Martínez Palacios y Ross (1986) quienes reportan valores del exponente de 0.32 para *Chichlasoma urophthalmus*. En su estudio evaluaron en el metabolismo basal en organismos con un peso de 1.1 g a 195 g aclimatados a 20°, 25°, 30° y 36° C. Aún así, el valor del exponente obtenido en este trabajo con los juveniles de *E. morio*, es inferior. Las diferencias pueden deberse a varias razones. Una de ellas es que el mero es una especie reconocida como de “baja actividad”, dado que presenta hábitos bentónicos, ocupando grietas u hoquedades y desplegando hábitos crípticos (Renán 2005). También hay que considerar que los datos obtenidos en este trabajo provienen de las evaluaciones realizadas en organismos que pertenecen a un estrecho intervalo de tamaños. La amplitud del intervalo de peso de los individuos que participaron en el registro del consumo de oxígeno fue de 900 g PH. Algunos autores como Fitzgibbon *et al.* (2008) mencionan que es recomendable utilizar un intervalo mayor.

No existen datos publicados sobre el metabolismo de rutina de *E. morio*, estimado a partir del consumo de oxígeno, por lo que no es posible situar los valores de este trabajo en el ámbito de la especie. Tampoco es fácil comparar los datos de consumo de oxígeno con los obtenidos en otras condiciones debido a la gran cantidad de factores que alteran el consumo de oxígeno. El análisis de las variaciones que ocurren en las tasas metabólicas en varios grupos taxonómicos muestra que el intervalo de los coeficientes de alometría se deben a un amplio conjunto de causas que incluyen factores bióticos (Glazier, 2005; Makarieva *et al.*, 2008) y abióticos (White *et al.*, 2006). Entre estos factores, destacan las diferencias específicas, la temperatura, los

protocolos experimentales, las variaciones intraespecíficas como son la talla, la edad y el estado fisiológico, la hora del día, las técnicas empleadas para la evaluación del consumo de oxígeno, el tiempo de aclimatación del pez y las características físico-químicas del medio en el que se efectúan las mediciones (Job, 1969; Jobling 1982; Lagler *et al.*, 1984; Fidhiany y Winckler, 1995). A pesar de estas limitaciones, se realizó una comparación entre algunas estimaciones del metabolismo de rutina en varias especies con tallas semejantes a las de este trabajo, realizadas en condiciones de temperatura similares (Tabla 18).

Tabla 18. Metabolismo de rutina (RM) de diversas especies de peces marinos.

Especie	Peso (kg PH)	Temperatura (°C)	RM (mg O ₂ /h/kg PH)	Referencia
Tiburón Banbu (<i>Chiloscyllium plagiosum</i>)	0.29 - 0.75	18	30.21±5.68	Chen <i>et al.</i> (2008)
		28	70.38±14.81	
Tilapia e híbridos	0.3 - 0.8	26	55.5-127	Becker, y Fishelson (1990)
Carpa (<i>Cyprinus carpio</i>).	1.5	25	115	Becker <i>et al.</i> (1992)
Salmon (<i>Oncorhynchus kisutch</i>)		20	230	Warren (1971)
Lenguado (<i>Cynoglossus sp</i>)	0.17	28	105	Edward <i>et al.</i> (1971)
Róbalo (<i>Centropomus parallelus</i>)	0.02	21	250	Rocha <i>et al.</i> (2005)
Robalo (<i>Centropomus parallelus</i>)	0.07	25	271	Lemos <i>et al.</i> (2006)
Anguila (<i>Anguilla Anguilla</i>)		25	246	Owen <i>et al.</i> (1998)
Atún de aleta azul (<i>Thunnus maccoyii</i>)	19.6	19	460	Fitzgibbon <i>et al.</i> (2008)
Mero (<i>Epeniphelus morio</i>)	0.85	26	83.95	
	1.45	26	56.11	Este estudio
Mero (<i>Epeniphelus morio</i>)	0.92	20	64.48	
	1.46	20	46.34	

Considerando que el mero rojo es un organismo con una actividad de nado baja dado que la mayor parte del tiempo ocupa grietas en los arrecifes y cavernas (Moe, 1969; Rivas, 1970) puede suponerse que el consumo de oxígeno sea menor que el de algunas otras especies de peces con nado más activos como por ejemplo salmón (*Oncorhynchus kisutch*) o la anguila (*Anguilla Anguilla*; Tabla15).

La comparación del consumo de oxígeno de los meros juveniles especie demerso-pelágica con hábitos más bien sedentarios, con una especie tropical pelágica, altamente activa, por ejemplo con el robalo (*Centropomus parallelus*) (Rocha *et al.*, 2005) permite observar que el consumo de oxígeno (mg O₂/h/animal) es mayor en *C. parallelus* que en *E. morio* (Figura 19).

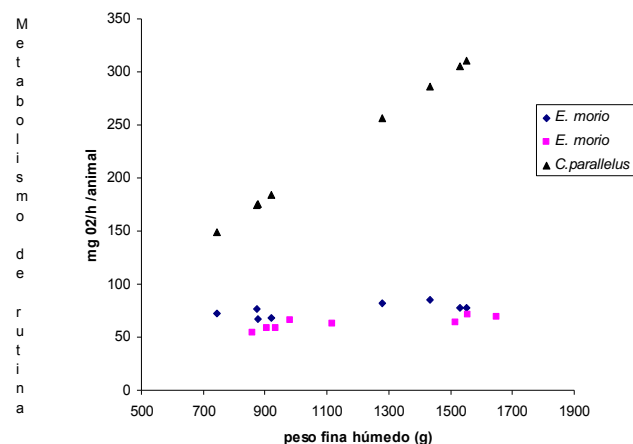


Figura 19. Metabolismo de rutina (mg O₂/h/animal) en función del peso (g PH) de dos organismos tropicales. (Δ) *C. pararellelus*; (◇) *E. morio* en época de secas; (□) *E. morio* en época de nortes.

En cuanto al contenido energético corporal de los juveniles del mero *E. morio* éste fue similar en ambas temporadas climáticas, resultados que coinciden con el trabajo de Sun *et al.* (2006) en el que no reportan diferencias significativas en el contenido energético corporal de los juveniles de la cobia *Rachycentron canadum* evaluado en dos temperaturas distintas (27 y 31° C). En *E. morio*, el contenido energético por unidad de peso fue similar en todas las tallas, lo cual sugiere que el contenido en grasa, proteínas y carbohidratos por unidad de peso se mantuvo similar en las tres tallas dado que pertenecen a una misma fase del desarrollo juvenil.

El contenido energético corporal de juveniles de *E. morio* fue mayor al obtenido en el congénere *E. awara* (Sun *et al.*, 2007). Comparado con otras especies de peces tropicales, el contenido energético de *E. morio* es mayor que el reportado para la cobia juvenil (*Rachycentron canadum*; Sun *et al.*, 2006) y para *Centropomus parallelus* (Lemos *et al.*, 2006) (Tabla 19).

Tabla 19. Contenido energético corporal (kJ/g PS) de algunas especies de peces tropicales.

Especie	Contenido energético (kJ/g PS)	Temperatura (°C)	Referencia
Róbalo (<i>Centropomus parallelus</i>)	17.7 PS	25	Lemos <i>et al.</i> (2006)
Cobia (<i>Rachycentron canadum</i>)*	17.84 PS	23	Sun <i>et al.</i> (2006)
Mero (<i>Epinephelus awara</i>)*	18.87 PS	27	Sun <i>et al.</i> (2006)
Mero (<i>Epinephelus awara</i>)*	14.42 PS	25.2-28.4	Sun <i>et al.</i> (2007)
Mero rojo (<i>Epinephelus morio</i>)	22.5 PS	26	En el presente estudio
	22.86 PS	20	

* Para *Rachycentron canadum* y *Epinephelus awara* el contenido energético (kJ/ g PS) fue obtenido considerando un 33.4% de humeado, similar al encontrado en *E. morio* juvenil.

La energía dirigida a la síntesis de biomasa mostró la mayor variabilidad entre los parámetros bioenergéticos evaluados en este trabajo (con coeficientes de variación entre 40-85% en las tres categorías de talla). Este comportamiento puede estar influenciado tanto por aspectos genéticos, alimenticios, estrés o por factores ambientales. Es posible que las variaciones registradas en el crecimiento de los meros juveniles puedan atribuirse a las diferencias en la ingestión entre los organismos de cada grupo experimental. La conducta alimentaria de *E. morio* responde a un orden jerárquico que da como resultado que, en condiciones de cautiverio, algunos organismos consuman menor cantidad de alimento que otros y con ello presenten menor cantidad de energía disponible para síntesis de biomasa. Algunos autores apoyan la idea que las grandes diferencias entre el crecimiento entre organismos se debe a la cantidad de alimento ingerido incluso entre organismos de diferentes especies (Cui y Lui, 1990).

Los resultados obtenidos muestran que el crecimiento de los meros juveniles fue distinto respecto a cada grupo de talla y la temporada climática. Los valores mayores se obtuvieron en la temporada de secas en organismos de talla chica. Estos resultados muestran que los organismos de tallas menores presentan un una tasa de crecimiento mayor que los organismos más grandes (Jobling, 1994). Asimismo, el crecimiento es más acelerado cuando la temperatura es mayor, siempre y cuando no se sobrepasen los límites de tolerancia térmica (Sun y Chen, 2009). De manera global, la tasa absoluta de crecimiento promedio obtenida para los juveniles de *E. morio* considerando todo el intervalo de tallas utilizado fue cuatro veces mayor en la temporada de secas respecto a la temporada de nortes lo cual puede ser relacionado con el mayor consumo de alimento de los organismos en la época de secas reflejándose en una mayor cantidad de energía dirigida a la síntesis de biomasa en la época más cálida.

Silva (2009; datos sin publicar) encontró una tasa crecimiento en *E. morio* de 1.03 g PH/d. Silva (2009) utilizó organismos con un peso promedio de 148.6 g PH que fueron colocados en pequeños estanques a una temperatura de 20 °C y alimentados a saciedad una vez al día. En el presente estudio, la tasa de crecimiento obtenida en organismos de talla chica (351-675 g PH) a la misma temperatura fue de 0.64 g PH/d, menor al obtenido por Silva (2009, sin publicar). La diferencia puede atribuirse a que los organismos de menor talla presentan una tasa de crecimiento mayor que los organismo de tallas mayores (Jobling, 1994) o bien a las diferencias en el regimen alimentario, ya que en el estudio de Silva (2009) los meros juveniles fueron alimentados *ad libitum* una vez al día.

La tasa absoluta de crecimiento de otros congéneres como *E. aeneus*, es de 3.3 g PH/d (Hassin *et al.*, 1997) para organismos con un peso entre 500 y 1500 g PH, mantenidos a 27 °C durante 325 días y alimentados *ad libitum* con pellet con un 25% de proteína. Estas características de cultivo son parecidas a las utilizadas en el presente estudio en juveniles de *E. morio* en la temporada de secas (26 °C) de talla mediana y grande, en los que se registraron tasas de crecimiento de 2.5 ± 2.1 y 2.6 ± 1.99 g PH/d, respectivamente. Las diferencias observadas entre ambas especies pueden ser atribuidas a la distinta composición del alimento suministrado, al protocolo experimental, a la duración

del ensayo o propiamente a las diferencias que existen al ser organismos de distinta especie.

Botero y Ospina (2003) estudiaron el crecimiento y desempeño general de juveniles silvestres de mero *E. itajara* (el serránido más grande, que alcanza tallas de 455 kg) mantenidos en jaulas flotantes bajo diferentes condiciones de cultivo; se obtuvieron tasas de crecimiento en un intervalo de 6.83 a 12.4 g PH/d para organismos alimentados con trozos de pescado fresco. Estos valores son mayores a la tasa de crecimiento registrada en el presente estudio en *E. morio* (2.50 ± 1.73 g PH/d), diferencia que puede ser atribuida al hecho que *E. morio* no es una de las especies de mayor talla dentro de la familia Serranidae por lo que, a pesar de la menor cantidad de biomasa sintetizada por unidad de tiempo, *E. morio* puede alcanzar las tallas teóricas máximas en poco tiempo (Stiles y Burton, 2000). El mayor crecimiento encontrado en *E. itajara* también puede atribuirse a que estos consumieron un 4% diario de su peso húmedo mientras que para *E. morio* fue tan solo del 0.95% tanto en la temporada de secas como de 0.52% en la temporada de nortes.

El crecimiento de juveniles de *E. morio* registrado en el presente estudio fue inferior a los reportados para algunas especies de peces tropicales como el róbalo, *Centropomus undecimalis* (4.11 g PH/d), *Epinephelus striatus* (3.21 g PH/d), *Sciaenops ocellatus* (3.68 g PH/d) y la corvina negra, *Pogonias cromis* (4.57 g PH/d) (Nash y Novonty, 1995; Turcker, 1998). Sin embargo, la tasa de crecimiento de *E. morio* fue mayor al reportado para el róbalo *Centropomus parallelus* de 0.008 a 0.104 g PH/d (Lemos *et al.*, 2006).

La distribución de la energía hacia los diferentes componentes del presupuesto bioenergético se realiza de forma jerárquica. Por orden de prioridad tienen que ser cubiertos los procesos de mantenimiento; primero se tienen que solventar los costos energéticos necesarios para realizar las funciones básicas para mantener la vida y sólo hasta que estos requerimientos hayan sido cubiertos, se asigna energía a otras funciones. Así, una vez asignada la energía de mantenimiento, la energía restante es canalizada a otras funciones tales como la síntesis de biomasa a nivel de tejido somático o reproductor y para cubrir la actividad locomotora (Wootton, 1990). Esto concuerda con nuestros resultados puesto que el metabolismo aerobio representó el mayor costo energético de entre los parámetros bioenergéticos evaluados. El metabolismo de rutina representó entre un 27-47 % de la energía total ingerida a través del alimento por el mero. Estos resultados concuerdan con los reportados para el róbalo *Centropomus parallelus* (Lemos *et al.*, 2006) y la cobia *Rachycentron canadum* (Sun *et al.*, 2006; Sun y Chen, 2009) especies en las que el metabolismo aerobio tiene un alto costo energético.

En los juveniles de *E. morio*, el porcentaje de la energía para cubrir el costo del metabolismo de rutina fue mayor en la temporada de nortes (37-46%) que en la de secas (27-38%; Figura 16). Este patrón de repartición se debe a que los organismos, durante la época más fría, ingieren menor cantidad de energía (1.7 veces menos) y, por lo tanto, la fracción destinada a cubrir los costos del metabolismo de rutina es proporcionalmente mayor. El efecto consecuente es que el porcentaje de energía que puede destinarse hacia el crecimiento es

menor en la temporada de nortes respecto a la temporada de secas (Figura 16). Los organismos particularmente de la talla mediana en la época de nortes son los organismos que destinaron un menor porcentaje de energía al crecimiento. Este bajo crecimiento pudo ser originado por el efecto de variables ajenas a nuestro experimento y que no fueron controladas, las cuales pudieren estar relacionadas con el comportamiento social de la especie aunado a una baja tasa de ingestión.

Brett y Grooves (1979) calcularon el presupuesto energético promedio para peces carnívoros, basado en 15 presupuestos energéticos donde los organismos fueron mantenidos a temperaturas adecuadas para las especies (no extremas) y alimentados con una ración de mantenimiento. El presupuesto energético calculado se describe como $100 C = 27(F+U) + 44 R + 29 G$, integrando en la ecuación la energía consumida a través del alimento ingerido (C), la energía perdida en la producción fecal (F) y productos de excreción nitrogenada (U), la energía canalizada al metabolismo (R) y la destinada al crecimiento (G). Los resultados obtenidos en el presente estudio en los juveniles de *E. morio* presentan un presupuesto energético similar al de organismos carnívoros no especializados, sobre todo en la temporada de secas (Tabla 20).

Existen pocos estudios realizados en especies congéneres del mero que permitan establecer comparaciones del presupuesto bioenergético. Por ejemplo Sun *et al.* (2007), trabajó con meros juveniles de la especie *Epinephelus awoara* encontrando que el metabolismo de rutina de esta especie tiene un costo energético mayor en un 10% que el de *E. morio*. Sun *et al.* (2007) mantuvieron a los organismos a una temperatura de 25.7 a 29 °C, cercana a la utilizada en este estudio en la temporada de secas. Considerando sólo los datos de la temporada cálida, se puede observar que *E. awoara* (de 5.5 g PH) destina 6% menos de energía hacia crecimiento que *E. morio* (de 350 a 1500 g PH).

Tabla 20. Presupuesto bioenergéticos en algunos peces teleósteos, establecido como la proporción (%) de la energía ingerida (IE) perdida a través de las heces (FE) (calculada como IE-DE) y de la excreción renal y extrarrenal (UE + ZE), canalizada al metabolismo de rutina (RM) y destinada al crecimiento (RE). DE = energía digestible; (*) parámetros no evaluados.

Especie	FE	DE	UE+ZE	HiE	RM	RE	Dieta	Peso inicial (g PH)	Temperatura (C)	Referencia
<i>E. morio</i> Chico	12.18	87.25	*	*	38.12	32.11	<i>ad libitum</i>	351-675		
<i>E. morio</i> s Mediano.	13.97	86.03	*	*	34.83	24.16	1 vez al día	700-1042	26	
<i>E. morio</i> Grande Promedio	12.35	87.65	*	*	26.88	19.15	Dieta Formulada	1053-1611		
<i>E. morio</i> Chicos	12.83	86.98	*	*	33.28	25.14				En el presente estudio.
<i>E. morio</i> Medianos	15.37	84.63	*	*	46.41	15.37	<i>ad libitum</i>	351-675		
<i>E. morio</i> Grandes Promedio	17.2	85.8	*	*	47.41	6.95	1 vez al día	700-1042	20	
<i>E. morio</i> Mero	14.27	85.73	*	*	36.95	10.78	Dieta Formulada	1053-1611		
(<i>Epeniphelus Awará</i>)	15.61	85.39	*	*	43.59	11.03	<i>ad libitum</i>	5.5	25.2-28.4	Sun <i>et al.</i> (2007)
Robalo (<i>Centropomus Parallelus</i>)	2.5	*	4.6	*	82	10	<i>ad libitum</i> 2 veces al día Langostino	5.18-10.25	25	Lemos <i>et al.</i> (2006)
Perca Europeo (<i>Perca Fluviatilis</i>)	*	*	25	*	74.4	6.4	*	*	*	Solomon y Brafield (1972)
Trucha arcoiris (<i>Oncorhynchus mykiss</i>)	20	*	7	*	44	29	*	*	*	Alavoine (1981)
Tilapia (<i>Sarotherodon Mossambicus</i>)	21	*	6.7	*	58	10	*	*	*	Brafield (1985).
Tilapia del Nilo (<i>Oreochromis niloticus</i>)	18.5	*	5.9	*	49.3	26.3	*	*	*	*Xie <i>et al.</i> (1977)
Cobia juvenil (<i>Rachycebtron canadum</i>)	5	*	*	*	70	25	*	*	*	Sun <i>et al.</i> (2006)
Bacalao del Atlántico (<i>Gadus morhua</i>)	*	*	1.3	*	76.5	22.2	*	*	*	Edward <i>et al.</i> (1972)
<i>Paralichthys olivaceus</i>	0.95	*	5.52	*	44.31	49.21	*	*	*	Xian y Zhu (2000)
Atun <i>Katsuwonus pelamos</i>	16		5		67	12	*	*	*	Kitchell <i>et al.</i> (1978)

Algunos datos fueron obtenidos a partir de los trabajos de Lemos *et al.* (2006)

La repartición de la energía ingerida muestra marcadas diferencias entre varias especies de peces teleósteos, particularmente en lo que se refiere a la energía destinada al crecimiento (RE; Tabla 20). La energía perdida en heces (FE) para juveniles de *E. morio* fue similar a los valores calculados para la trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*), la tilapia del Nilo (*Oreochromis niloticus*) y al atún (*Katsuwonus pelamos*) con diferencias menores a un 10%. En contraste, *Epeniphelus awara*, el róbalo (*Centropomus parallelus*) y los juveniles de la cobia (*Rachycebtron canadum*) presentan diferencias mayores al 10-13%.

La energía canalizada al metabolismo de *E. morio* fue similar sobre todo en la temporada de nortes con la trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*), la tilapia (*Sarotherodon mossambicus* y *Oreochromis niloticus*) con un 7% de diferencia aproximadamente. En contraste con el mero (*E. awara*), robálo (*Centropomus*

parallelus), *perca* (*Perca fluviatilis*) y la Cobia (*Rachycebtron canadum*) el metabolismo alcanzó diferencias del 20 al 30%.

Si se comparan de forma particular los resultados obtenidos en el róbalo juvenil (*Centropomus parallelus*) (Lemos *et al.*, 2006) se observa que la energía destinada al crecimiento es menor a la registrada en el presente estudio en juveniles de *E. morio*, en contraste con el porcentaje de energía destinado al metabolismo de rutina mayor en *C. parallelus* que en *E. morio* (Tabla 20). Esto podría deberse a las menores tallas inferiores de *C. parallelus* (5.18 g – 10.25 g PH) respecto a las de los meros juveniles *E. morio* (350-1500 g PH).

Sun *et al.* (2006) observaron que los juveniles de la cobia (*R. canadum*) destinan un 70% de la energía ingerida, al metabolismo. Este valor es casi un 40% mayor que en juveniles de *E. morio* en la temporada de secas y un 30 % mayor para la temporada de nortes. En cambio, tanto *R. canadum* como *E. morio* (en la temporada de secas) destinan el mismo porcentaje de energía hacia el crecimiento.

La repartición de energía es suele tener cierta constancia en los peces carnívoros. En la mayoría de los casos se asume que el 20% de la energía ingerida es excretada y el 75% es usado en el metabolismo de rutina en peces adultos (Brett y Groves 1979). Aunque *E. morio* es considerado un carnívoro no especializado el porcentaje de energía destinada para el metabolismo de rutina es de 33.28% para la época de nortes (20 °C) y de 43.59% para la época de secas (26 °C). Es probable que la diferencia radique en que los organismos utilizados en este trabajo aun no llegan a una edad adulta. El reducido metabolismo de rutina en *E. morio* incluso se asemeja más a organismos de grandes profundidades, aunque estos presentan una tasa de crecimiento elevada (Childress *et al.*, 1980), a diferencia de los juveniles de *E. morio* que registró tasas de crecimiento menores.

En el desarrollo de modelos ecológicos con un enfoque productivo, los índices de Eficiencia Bruta de Crecimiento ($K_2=RE/IE$) y Eficiencia Neta de Crecimiento ($K_2=RE/ED$) dan cuenta de la proporción de la energía ingerida y digestible respectivamente canalizada a la producción, usualmente evaluada con la biomasa. Para *E. morio* los valores de cada índice reflejan un mayor crecimiento en la temporada de secas respecto a la temporada de nortes. (Tabla 21). En la época de nortes los organismos no absorbieron la cantidad de energía suficiente para tener un mayor porcentaje de energía canalizada al crecimiento. (Tabla 21).

Tabla 21. Eficiencia Bruta de crecimiento (K_1) y Eficiencia neta de crecimiento (K_2) en juveniles *E. morio*.

Talla	K_1	K_2	Temporada
Chica	0.32	0.36	Secas
Mediana	0.24	0.28	
Grande	0.19	0.22	
Chica	0.15	0.18	Nortes
Mediana	0.06	0.08	
Grande	0.10	0.12	

En cualquier sistema biológico la energía alimentaria es un recurso limitado. Por lo tanto, la repartición de la energía hacia los diferentes procesos fisiológicos es de vital importancia. Considerando que la energía ingerida es un recurso finito, un incremento en la asignación de energía hacia un componente debe asociarse con un decremento en otro (Sibly y Calow, 1987; Arendt y Wilson, 1997). En este trabajo de investigación se observó una distribución diferencial de la energía tanto en organismos de distinta talla como en distintas épocas climáticas. Todos los parámetros bioenergéticos fueron mayores en la temporada de secas y en los organismos más pequeños, cuando fueron expresados en unidades de peso específico.

Las variaciones estacionales y el efecto que éstas ocasionan en el metabolismo de los organismos tienen implicaciones importantes en el presupuesto bioenergético. Sin embargo, en la mayoría de los trabajos publicados sólo se presenta el presupuesto energético de los organismos bajo ciertos parámetros físico-químicos establecidos por el investigador (Kitchell *et al.*, 1977; Claireaux y Lagardère, 1999; Vega *et al.*, 2004; Lemos *et al.*, 2006; Sun *et al.*, 2007; Fitzgibbon *et al.*, 2008; Sun y Chen, 2009), por lo que los resultados son parciales y, cuando se trata de hacer estimaciones anuales, los errores de las estimaciones se incrementan (Evans, 1984; Cunjak *et al.*, 1987).

El presente estudio contribuye a nuestro entendimiento de la influencia de los factores ambientales sobre el metabolismo de los juveniles de *E. morio* en dos temporadas climáticas (secas y nortes) y provee información sobre la bioenergética básica y cómo las características ambientales afectan la canalización de energía. Para trabajos futuros sería interesante conocer a lo largo de todo un ciclo anual el efecto de los factores ambientales sobre el presupuesto bioenergético con la finalidad de realizar estimaciones bioenergéticas temporales más robustas.

Las ecuaciones del balance energético suelen construirse con los valores de los estimadores de las velocidades a las que ocurren los procesos fisiológicos que generalmente, provienen de funciones no-lineales. Es importante considerar que las magnitudes de la energía total pueden ser comparadas independientemente de la velocidad con la que ocurre un proceso (Goudriaan y Van Laar, 1994). Estos autores aseguran que su uso en un sistema lineal de sumas y restas (usando, por ejemplo, la producción medida como la acumulación de biomasa y el gasto, representado por el metabolismo de rutina) incrementa el nivel de error en las estimaciones por lo que utilizar los valores globales que se obtienen de la integración de las funciones conllevan un nivel de error mucho menor. En este trabajo los resultados integrados a partir de la parametrización de los modelos potenciales permitieron calcular los valores de energía total involucrada en cada proceso fisiológico y no solamente presentar los valores de las tasas a las que ocurren. Con esto fue posible determinar, por ejemplo, la cantidad de energía asignada a cada proceso fisiológico considerando el intervalo de peso de cada categoría. Los resultados así mostrados tienen aplicaciones importantes. Se podría analizar a nivel de ecosistema cual es la demanda energética necesaria para sustentar a una población durante el tiempo necesario para que los juveniles de *E. morio* incrementen su peso de 300 a 1500 g, como en este caso en particular.

Finalmente se puede concluir que los resultados obtenidos apoyan la hipótesis de este trabajo de investigación en la que se plantea que existe una asignación diferencial de la energía para mantener distintos procesos metabólicos en las dos temporadas climáticas. Asimismo, los resultados apoyan el planteamiento de la hipótesis que predice que se favorecerá el crecimiento somático durante la temporada en la que se registran los valores más elevados de temperatura.

10. CONCLUSIONES.

- Las condiciones de cautiverio utilizadas en este trabajo durante las etapas de mantenimiento y experimentales permiten que los organismos juveniles de *E. morio* (351-1611 g PH) presenten una sobrevivencia del 100%.
- La repartición de la energía ingerida hacia los distintos procesos fisiológicos depende significativamente tanto de la temperatura como de la talla. En la época de secas, cuando la temperatura promedio del agua fue de 26°C, la magnitud de todos los parámetros evaluados fue mayor que en la época de nortes, cuando se registraron temperaturas de 20°C. La tasa a la que ocurre cada proceso en función del peso corporal fue similar en las dos temporadas climáticas. Las relaciones entre las distintas variables y el peso de los organismos pueden ser descritas por modelos de tipo potencial.
- El exponente de la relación entre el consumo de oxígeno y el peso corporal de los juveniles de *E. morio* es menor al que presentan otras especies. Dado que la magnitud de dicho parámetro depende de varios factores, desde los meramente metodológicos hasta los relacionados con la fisiología y conducta de una especie, será necesario abundar en su estudio para esclarecer las posibles causas de variación del exponente y cuál es el efecto biológico de dicha variación.
- Los juveniles del mero rojo presentan una tasa de ingestión menor a la que se ha registrado en otras especies. Esto sugiere que, tanto los hábitos alimenticios de *E. morio*, que acecha a sus presas en lugar de perseguirlas, como el lento tránsito intestinal del material alimentario, permiten que los individuos puedan permanecer tiempos prolongados en ayuno. Asimismo, las variaciones individuales en los valores de la energía destinada al crecimiento registradas en este trabajo pueden deberse a la conducta alimentaria de *E. morio* que, en cautiverio, se alimenta de acuerdo con un orden jerárquico. El diseño experimental de este trabajo no permitió calcular los valores de ingestión individuales por lo que algunos organismos pudieron haber consumido menor cantidad de alimento que otros y con ello hayan destinado una menor cantidad de energía hacia la síntesis de biomasa.
- El metabolismo de rutina tiene un costo energético elevado pues representa la mayor proporción de energía respecto a la energía ingerida. Mientras que la energía que se destina al crecimiento somático representa, en términos generales, la fracción más pequeña destinada al conjunto de procesos fisiológicos medidos en este trabajo, siendo aun menor en la temporada de nortes donde la temperatura del agua fue inferior a la temporada de secas.
- Este trabajo sienta las bases para los estudios bioenergéticos posteriores de una de las especies marinas de gran importancia ecológica y económica para la península de Yucatán.

11. ANEXOS.

11. A1. *Epinephelus morio*.

La especie también es conocida con varios nombres comunes. En México se le conoce como cherna yucateca, mero, garropa, mero paracamo (Moe, 1969; Rivas, 1970). Y en otros países, como Cuba, se le conoce también como: cherna americana, cherna de vivero, cherna de corrida y cherna de arribazón (Jordan y Everman, 1963; Moe, 1969; Rivas 1970; Depestre y Blanco, 1985). En el idioma inglés se le llama “red grouper”, y en francés “merou rouge” (Renán 2005).

El nombre del género *Epinephelus* deriva del griego y significa nublado. Este fue aplicado en 1898 al grupo de serránidos, aludiendo a la membrana que supuestamente cubría el ojo de las especies (Stewart, 1989).

Los organismos del género *Epinephelus* presentan una aleta dorsal con XI espinas entre 16 y 17 radios; aleta anal con III espinas entre 8 y 10 radios; aleta pectoral con 16 a 18 radios; línea lateral con 60 a 68 escamas ctenoides (Heemstra y Randall 1993, Smith 1961).

Con base en la clasificación de Nelson (1994), la posición taxonómica del mero rojo es:

Phylum Chordata

Clase Osteichthyes

Superorden Acanthopterygii

Orden Perciformes

Familia Serranidae

Subfamilia Epinephelinae

Tribu Epinephelini

Género *Epinephelus*

Especie *E. morio* (Valenciennes, 1828)

La fase juvenil de los meros presenta características morfológicas similares a la fase adulta, se considera a la fase juvenil como aquellos organismos que han terminado con todos sus procesos de metamorfosis, pero no han alcanzado la madurez sexual (King, 1996; Kóvac y Copp, 1999). Generalmente estos organismos son de una talla menor a 50 cm de longitud total (Lt).

Los adultos de la especie *Epinephelus morio* tienen una cabeza y cuerpo de color café oscuro, sombreado de rojo en la parte ventral; (parte blanda de la aleta dorsal); las aletas caudal y anal son oscuras distalmente con un estrecho borde blanco; algunos puntos oscuros sobre boca y/o mejillas; su cuerpo está cubierto de manera uniforme con puntos blancos de forma irregular y/o grandes manchas pálidas (Tuz-Sulub, 1999 en Renán 2005).

11. A2 Biología de la especie.

Dentro de los estudios sobre la biología de la especie se pueden mencionar los trabajos de Moe (1969), Brulé y Déniel (1996), Crabtree y Bullock (1998), Brulé *et al.* (1999), quienes la catalogan como hermafrodita protógina, con una talla de inversión sexual entre 41.0 – 85.4 cm de longitud total (Lt) y una talla de primera madurez sexual en hembras de aproximadamente 50.9 cm (Lt). Según Bullock y Smith (1991), las hembras maduran entre cuatro y seis años a una talla de aproximadamente 45 cm de longitud estándar (Le). El periodo de reproducción del mero rojo para el stock del Banco de Campeche es entre enero y marzo (Brulé *et al.* 1999).

Esta especie es carnívora no especializada, consume principalmente peces, camarones, cangrejos, langostas, pulpos, calamares y anfípodos (Brulé y Rodríguez 1993). Sin embargo no se puede decir con exactitud si estos organismos presentan hábitos nocturnos o diurnos de alimentación, o el período en cual el organismo presenta una mayor tasa de alimentación (Renán 2009, comunicación personal).

El mero habita aguas tropicales con temperaturas mayores a 20°C (Giménez 2005). Se han reportado, individuos a profundidades de hasta 189 m y con temperaturas de fondo entre 15 a 30 °C, aunque la mayoría de los especímenes se han colectado en aguas entre 19 y 25°C (Jory and Iversen 1989).

Los adultos de *E. morio* se localizan principalmente sobre fondos rocosos, aunque llegan a presentarse en fondos suaves (Renan, 2005). *E. morio* es una especie de hábitos demersales que a pesar de vivir en presencia de otros meros, es altamente territorialista (Bullock y Smith 1991). *E. morio* habita tanto en cantiles que se forman en los arrecifes como en extensas planicies con fondos rocosos.

La distribución *E. morio* va desde la Bahía de Katama, Massachussets, EE.UU., hasta Río de Janeiro, Brasil (Smith, 1961; Moe, 1969; Rivas, 1970) incluyendo el Golfo de México.

11. A3 Digestibilidad aparente.

El alimento que no puede atravesar la mucosa intestinal se elimina por vía anal en las heces, de igual forma que sucede con los desechos de origen metabólico (mucus, células descamadas, secreciones enzimáticas) o los procedentes de la flora bacteriana. La digestibilidad constituye una forma de medir el conjunto de fenómenos que se dan en el proceso de digestión y que finaliza con la absorción de los nutrientes del bolo alimenticio. El valor nutritivo de un alimento no depende sólo de su contenido en nutrientes sino también de la capacidad del animal para digerirlos y absorberlos.

La digestibilidad permite conocer el potencial de los nutrientes en el alimento y mejorar la calidad de los alimentos acuícolas puesto que permite disminuir los desechos de origen alimentario.

El coeficiente de digestibilidad (CD) permite cuantificar la digestibilidad considerando la fracción de origen endógeno (esencialmente en el caso de lípidos, aminoácidos y minerales) en los desechos fecales. Cuando se conoce esta fracción, puede calcularse el coeficiente de digestibilidad real. Sin embargo cuando dicha fracción no se conoce, puede calcularse el coeficiente de digestibilidad aparente (CDA)

Calculada como:

$$CDA = \frac{\text{ingesta} - \text{contenido fecal}}{\text{ingesta}}$$

Los valores del CDA dependen del estado fisiológico del organismo y de la cantidad de material ingerido. EL CDA permite conocer la capacidad del animal para retener o utilizar una cantidad determinada de alimento.

Para medir la digestibilidad es necesario conocer la cantidad de material ingerido y la cantidad expulsada en las heces. La cuantificación puede realizarse por métodos tanto directos como indirectos. El método directo implica la medición total del alimento y las heces producidas. El método indirecto consiste en utilizar un marcador inerte no digestible y no absorbible incluido en la dieta. Una sustancia con estas características atraviesa todo el tracto digestivo y se recupera totalmente en las heces.

Dentro los marcadores pueden reconocerse aquellos que ya están presentes en algún componente de la dieta, por ejemplo la lignina o el sílicio, o marcadores externos, que se añaden al alimento en cantidades conocidas (se utilizan el óxido de cromo, tierras raras, partículas coloreadas o, más recientemente, la zeolia, que es una tierra de diatomeas.

Los marcadores tiene que reunir ciertas características tales como:

- 1.-Ser absolutamente inertes, sin ningún efecto fisiológico en el animal.
- 2.-No ser absorbido ni metabolizado.
- 3.-No influir en los fenómenos de absorción, secreción, digestión ni en la motilidad gastrointestinal.
- 4.- Ser fácil y rápidamente dosificable.

El oxido crómico ha sido el marcador más comunmente utilizado en estudios de digestibilidad (e.g. Fagendro y Jauncey, 1993; Falaye y Jauncey, 1999). Sin embargo, se ha cuestionado la validez del uso del oxido crómico como marcador (De Silva *et al.*, 1997; Bowen, 1978; Hanley, 1987). Leavitt (1985), utilizando la langosta americana, consideró que el uso del óxido crómico no era recomendable dado que este compuesto tiene un tránsito intestinal distinto al de la materia orgánica. De igual forma, Brown *et al.* (1986), en su trabajo con cangrejos rojos adultos, también reportan una tasa de transito distinta que el resto de los componentes de la dieta así como una distinta aceptación del alimento con oxido crómico. Por estas razones, actualmente se utiliza otro tipo de marcadores y la zeolita da buenos resultados (Goddard y McLean, 2001)

11. A4 Método de AIA.

El método AIA (Acid Insoluble Ash; Atkinson *et al.*, 1984; Cho y Slinger, 1979) consiste en la eliminación de toda la materia orgánica para recuperar el marcador colocado en heces como en alimento. Para esto es necesaria la utilización de un ácido (HCl), así como incinerar cada una de las muestras llevándolas a 500 °C con ayuda de una mufla.

Las muestras tanto del alimento como de las heces son colocadas en capsulas de porcelana (C) las cuales son pesadas previamente. Las muestras son molidas obteniendo el peso total de la capsula y de la muestra C + S.

Posteriormente se colocaron las muestras en la estufa de desecación a 60 °C durante 24 hrs. Para la continuación volver a pesarlas registrando el peso seco verdadero. Calculando así el % de humedad existente en las muestras.

Sucesivamente las muestras fueron colocadas en una mufla a 500 °C durante 4 horas. Posteriormente estas fueron colocadas en un desecador hasta alcanzar la temperatura ambiente para pesar nuevamente su peso, pudiendo así calcular el % de cenizas.

Las cenizas fueron colocadas (de manera individual) en un matríz Erlenmeyer de 250 ml y agregando 100 ml de HCl al 4 M (en la campana de extracción). El matríz permaneció a una temperatura de ebullición durante media hora (en campana de extracción). Después el contenido del matríz fue filtrado en papel Whatman #40 libre de cenizas con ayuda de un matríz Kitasato o con una cámara de filtrado. Los papeles fueron colocados en la cápsula de porcelana original de la muestra correspondiente.

Seguidamente se colocaron las muestras en la mufla a 500 °C durante 12 hrs.

Por último se colocan las muestras en un desecador a la espera de que se alcancen la temperatura ambiente, pesando y registran los valores. Con esto fue posible calcular el % de zeolita en la muestra de alimento y heces.

Es claro que existen distintas maneras de calcular la digestibilidad con varias técnicas por lo tanto en algunas ocasiones es un poco difícil llegar a conclusiones objetivas y fiables con el uso de técnicas distintas. La cuantificación de varios componentes de energía (perdida en heces, producción de calor) en peces necesita mayor investigación y especialización

11 A5. Cámaras respirométricas y oxímetro automatizado.

Cada una de las cámaras respirométricas fue elaborada con acrílico transparente de 2 cm de grosor con las siguientes dimensiones 77.3 X 17.3 X 19 cm (Figura 20) teniendo un volumen interno de 14.62 l. Cada cámara tiene una tapa que permite el cierre totalmente hermético y cuenta con un tapón de rosca que permite eliminar las burbujas que pudieran formarse dentro de las cámaras y alterar la medición.

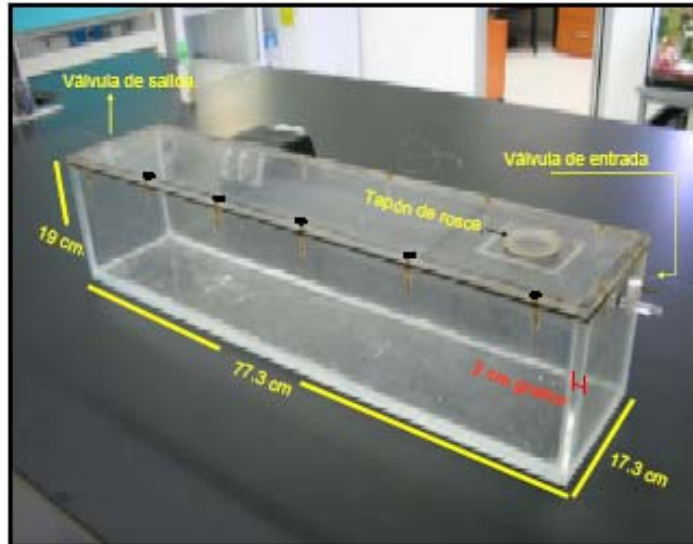


Figura 20.- Cámara respirométrica.

Oxímetro automatizado (Presens OXY-10).

El oxímetro automatizado (Presens OXY-10) de 10 canales fue programado para registrar la concentración de oxígeno disuelto en unidades de $\text{mg O}_2/\text{l} \pm 0.1$ cada minuto a una temperatura constante de $20 \pm 1^\circ\text{C}$ en las mediciones que se realizaron en la temporada de nortes y de $26 \pm 1^\circ\text{C}$ para las de la temporada de secas (Figura 21).



Figura 21- Oxímetro automatizado OXY-10 de 10 canales.

11 A6. Calorimetría.

Para obtener el contenido calórico de los organismos se utilizó una bomba calorimétrica tipo Parr 1425 (Figura 22).

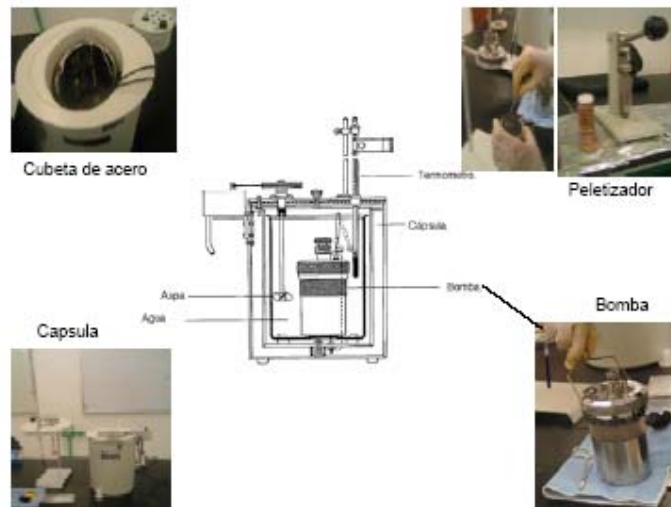


Figura 22.- Bomba Calorimetrica Parr (1425).

El principio de funcionamiento de la bomba consiste en registrar las diferencias en la temperatura con un aparato sensible y cuantificar los pesos iniciales y finales tanto de la muestra como de los elementos que la fijan, como es el caso del alambre de ignición (alambre de ignición con 1400 cal/g).

La muestra de *E. morio* se obtuvo a partir de tres individuos de cada talla, los cuales fueron previamente secados y molidos hasta obtener una harina lo más homogénea posible. El secado de los organismos fue durante 96 horas a 60 °C utilizando una estufa Blum. El comprimido (pellet) de los organismos tuvo un peso promedio de 0.186 ± 0.048 g PS

Antes de utilizar la bomba calorimétrica es necesario llevar a cabo la estandarización de la misma, ya que los valores mostrados por la bomba calorimétrica pueden variar dependiendo del lugar donde se realice la prueba y a las condiciones de temperatura y presión de la localidad donde se realice la prueba. Para la estandarización es necesario utilizar una pastilla de ácido benzoico con un contenido calórico de referencia (6318 cal/g).

Cada muestra es colocada en el soporte (Figura 28) con ayuda de pinzas y guantes sobre el alambre de ignición dentro de cápsula de los que se conoce el peso, que se obtuvo en una balanza analítica (APY-2000, ± 0.0001 g). Posteriormente la cámara, que contiene además de la muestra un 1 litro de agua destilada junto con oxígeno al 100% a una presión de 30 ATM, se cierra herméticamente. La bomba se coloca dentro de la cubeta de acero (Figura 28) que es conectada a la fuente de ignición la cual deja pasar una corriente eléctrica ocasionando que se lleve a cabo la combustión.

Posteriormente a la combustión se retira la bomba de la cubeta y se registran los pesos finales del alambre de ignición y de la cápsula de acero, el material remanente dentro de la bomba es retirado y combinado con 1 gota de naranja de metilo para llevarlo a la titulación con NaOH 0.01 N en agitación constante, registrando el volumen necesario para el viraje de color de naranja a amarillo (Figura 23).



Figura 23.- Titulación con NaOH 0.01 N en agitación constante.

Para poder calcular el valor calórico de las muestras fue necesario calcular la constante de estandarización (W) utilizando la siguiente ecuación:

$$W = \frac{H m + e_1 + e_2}{\Delta T^{\circ} C}$$

Donde:

H= es el calor desprendido por el ácido benzoico (6318 cal/g).

m = es el peso de la pastilla (0.9832 g).

e1 = es el valor de corrección por la formación de ácido nítrico en la reacción (son los ml de NaOH utilizados para neutralizar el ácido nítrico formado en la reacción (1ml = 1cal).

e 2 = es el valor de corrección de combustión del alambre y se calcula de la siguiente manera:

e 2 = Peso inicial – peso inicial x 1400.

ΔT = es la diferencia entre la $T^{\circ} C$ inicial y $T^{\circ} C$ final.

Ya calculado el valor de W estandarizado se calculara el valor de la energía bruta (Hg) de la muestra a partir de la siguiente ecuación (Rosas *et al.*, 2003):

$$Hg = \frac{\Delta T \cdot W - e_1 - e_2}{m}$$

Donde:

Hg= energía bruta de la muestra cal/g.

ΔT = incremento de temperatura en $^{\circ} C$

W= constante de estandarización.

12. ANEXOS RESULTADOS.

Tabla 22.- Estimaciones de los parámetros bioenergéticos evaluados en la temporada de secas. Los valores de (n) representan los valores bioenergéticos obtenidos de forma individual. Energía ingerida (IE), energía digestible (DE), metabolismo de rutina (RM). Para cada repetición se muestran los valores de la media y desviación estándar (Des, Std).

n	TALLA	REPETICIÓN.	IE kj/día/g PH	DE kj/día/g PH	RM kj/día/g PH	RE kj/día/g PH	Peso inicial g PH	Peso final g PH
1	Chica	1	0.135	0.119	0.051	0.023	363	397
2	Chica	1	0.076	0.067	0.032	0.018	661.3	708.8
3	Chica	1	0.076	0.067	0.032	0.024	644	708.7
4	Chica	1	0.094	0.083	0.038	0.019	530	570
5	Chica	1	0.092	0.081	0.037	0.041	494	584
6	Chica	1	0.128	0.112	0.049	0.01	405	420
Media			0.1	0.088	0.04	0.022	516.2	564.8
Des. Std			0.022	0.019	0.007	0.009	102.8	114
1	Chica	2	0.102	0.09	0.038	0.036	493.6	571
2	Chica	2	0.099	0.087	0.037	0.056	465.9	590.3
3	Chica	2	0.078	0.069	0.031	0.025	675	745
4	Chica	2	0.103	0.091	0.038	0.043	474	566
5	Chica	2	0.098	0.086	0.037	0.031	528	598
6	Chica	2	0.123	0.108	0.044	0.031	419	474
Media			0.101	0.088	0.037	0.037	509.3	590.7
Des. Std			0.012	0.011	0.004	0.009	75	74.1
1	Chica	3	0.09	0.079	0.035	0.036	547.5	632.5
2	Chica	3	0.076	0.066	0.03	0.048	618	755
3	Chica	3	0.122	0.107	0.045	-0.022	507	468
4	Chica	3	0.112	0.098	0.042	0.039	434.2	509.3
5	Chica	3	0.122	0.107	0.045	0.062	358	467.4
6	Chica	3	0.102	0.09	0.039	0.056	440	558
Media			0.104	0.091	0.039	0.037	484.1	565
Des. Std			0.016	0.014	0.005	0.026	78.2	94.7
1	Mediana	1	0.094	0.081	0.031	0.006	709.3	726
2	Mediana	1	0.06	0.052	0.022	0.033	986.7	1130
3	Mediana	1	0.07	0.06	0.025	0.027	875	974
4	Mediana	1	0.086	0.074	0.029	0.018	742.1	796
5	Mediana	1	0.081	0.069	0.025	0.042	711	846
6	Mediana	1	0.065	0.056	0.023	0.047	858	1046
Media			0.076	0.065	0.026	0.029	813.7	919.7
Des. Std			0.011	0.009	0.003	0.013	94.3	131.7
1	Mediana	2	0.071	0.061	0.026	0.011	870.3	910
2	Mediana	2	0.064	0.055	0.024	0.025	901.8	995.4
3	Mediana	2	0.076	0.066	0.029	0.009	810.6	840.8
4	Mediana	2	0.069	0.06	0.024	0.002	919.4	927
5	Mediana	2	0.088	0.076	0.031	-0.004	739.4	728

Media			0.074	0.063	0.027	0.009	848.3	880.2
Des. Std			0.007	0.006	0.002	0.009	60.1	82.7
			IE	DE	RM	RE	Peso inicial	Peso final
n	TALLA	Repetición	kJ/día/g PH	kJ/día/g PH	kJ/día/g PH	kJ/día/g PH	g PH	g PH
1	Mediana	3	0.064	0.055	0.023	0.028	977.5	1092
2	Mediana	3	0.096	0.082	0.032	0.005	718.6	733
3	Mediana	3	0.076	0.065	0.026	0.014	877.2	928
4	Mediana	3	0.067	0.057	0.023	0.033	917	1049
5	Mediana	3	0.071	0.061	0.024	0.017	920.8	985.2
6	Mediana	3	0.1	0.086	0.032	0	704	704
Media			0.079	0.068	0.027	0.016	852.5	915.2
Des. Std			0.013	0.011	0.004	0.011	96.4	137.3
1	Grande	1	0.064	0.057	0.021	0.012	1143	1200
2	Grande	1	0.069	0.061	0.022	0.014	1057.4	1120
3	Grande	1	0.058	0.051	0.019	0.009	1285	1334.6
4	Grande	1	0.068	0.06	0.022	-0.004	1152	1135
Media			0.065	0.057	0.021	0.008	1159.4	1197.4
Des. Std			0.004	0.003	0.001	0.006	72.8	75.8
1	Grande	2	0.073	0.064	0.019	0.011	1397.4	1463
2	Grande	2	0.086	0.075	0.021	0.017	1167	1252.4
3	Grande	2	0.087	0.076	0.02	0.007	1205	1240
Media			0.082	0.072	0.02	0.012	1256.5	1318.5
Des. Std			0.005	0.005	0.001	0.004	87.3	88.6
1	Grande	3	0.101	0.088	0.024	0.013	964.3	1018.4
2	Grande	3	0.064	0.056	0.016	0.022	1462.4	1598.3
3	Grande	3	0.063	0.055	0.016	0.014	1551	1639
4	Grande	3	0.082	0.072	0.02	0.04	1053	1251.4
Media			0.078	0.068	0.019	0.022	1257.7	1376.8
Des. Std			0.014	0.012	0.003	0.01	226.2	228.9

Tabla 23.- Estimaciones de los parámetros bioenergéticos evaluados en la temporada de nortes. Los valores de (n) representan los valores bioenergéticos obtenidos de forma individual. Energía ingerida (IE), energía digestible (DE), metabolismo de rutina (RM). Para cada repetición se muestran los valores de la media y desviación estándar (Des, Std).

			IE	DE	RM	RE	Peso inicial	Peso final
n	TALLA	Repetición	kJ/día/g PH	kJ/día/g PH	kJ/día/g PH	kJ/día/g PH	g PH	g PH
1	Chica	1	0.073	0.062	0.034	0.004	469.3	476.3
2	Chica	1	0.075	0.064	0.034	0.023	427.4	466
3	Chica	1	0.066	0.056	0.031	0.012	508.4	532
4	Chica	1	0.070	0.059	0.032	0.006	491.7	503
5	Chica	1	0.051	0.043	0.026	0.061	530	682
6	Chica	1	0.075	0.064	0.034	0.027	420	466

Media			0.068	0.058	0.032	0.022	474.5	520.9
Des. Std			0.008	0.008	0.003	0.018	37.3	70.1
			IE	DE	RM	RE	Peso inicial	Peso final
n	TALLA	Repetición	kJ/día/g PH	kJ/día/g PH	kJ/día/g PH	kJ/día/g PH	g PH	g PH
1	Chica	2	0.043	0.036	0.028	-0.019	654.9	611.8
2	Chica	2	0.059	0.05	0.035	-0.016	470.4	445
3	Chica	2	0.057	0.048	0.035	0.023	421	460
4	Chica	2	0.059	0.05	0.035	0.015	421	445
5	Chica	2	0.074	0.063	0.042	0.002	351.8	354
6	Chica	2	0.056	0.047	0.034	0.014	448	473
Media			0.058	0.049	0.035	0.003	461.2	464.8
Des. Std			0.008	0.009	0.004	0.015	87	70.5
1	Chica	3	0.098	0.083	0.036	0.019	406	435
2	Chica	3	0.091	0.077	0.034	0.03	420	466
3	Chica	3	0.11	0.094	0.039	0	385	385
4	Chica	3	0.077	0.065	0.03	0	551	551
5	Chica	3	0.079	0.067	0.031	0.025	490.7	536.4
6	Chica	3	0.097	0.082	0.036	0.025	403	440
Media			0.092	0.078	0.034	0.017	442.6	468.9
Des. Std			0.011	0.011	0.003	0.011	54.5	53.9
1	Mediana	1	0.048	0.04	0.021	-0.004	842	830
2	Mediana	1	0.039	0.033	0.02	0.014	957	1010
3	Mediana	1	0.042	0.034	0.02	0.006	935.9	956
4	Mediana	1	0.04	0.033	0.02	0.011	957.8	998
5	Mediana	1	0.042	0.035	0.021	-0.001	947.5	944
6	Mediana	1	0.038	0.032	0.019	0	1042.3	1042.3
Media			0.041	0.035	0.02	0.004	947.1	963.4
Des. Std			0.003	0.003	0.001	0.006	54	63
1	Mediana	2	0.054	0.044	0.021	-0.002	951	943
2	Mediana	2	0.055	0.045	0.021	-0.021	992	921
3	Mediana	2	0.052	0.043	0.022	0.012	936.2	977
4	Mediana	2	0.055	0.045	0.021	0.021	849.5	921
5	Mediana	2	0.055	0.045	0.021	0.036	800.5	921
Media			0.054	0.044	0.021	0.009	905.8	936.6
DE			0.001	0.001	0	0.018	64.1	20
1	Mediana	3	0.043	0.036	0.024	-0.04	877.4	766.5
2	Mediana	3	0.04	0.033	0.022	-0.018	890	836
3	Mediana	3	0.044	0.036	0.024	0.004	742	753
4	Mediana	3	0.043	0.036	0.024	-0.019	819	766.5
5	Mediana	3	0.035	0.029	0.02	0.008	909	936
6	Mediana	3	0.044	0.037	0.024	-0.038	848.3	746

Media			0.042	0.035	0.023	-0.017	847.6	800.7
Des. Std			0.003	0.003	0.001	0.017	51.3	62.3
		Repetición	IE	DE	RM	RE	Peso inicial	Peso final
n	TALLA		kJ/día/g PH	kJ/día/g PH	kJ/día/g PH	kJ/día/g PH	g PH	g PH
1	Grande	1	0.032	0.027	0.014	0.007	1611.1	1654
2	Grande	1	0.034	0.029	0.015	-0.007	1594.5	1555
3	Grande	1	0.037	0.032	0.015	-0.001	1407.9	1404
4	Grande	1	0.037	0.032	0.015	0.003	1382.6	1400
Media			0.035	0.030	0.015	0.001	1499	1503.3
Des. Std			0.002	0.002	0.001	0.005	93.3	95.8
1	Grande	2	0.056	0.048	0.017	-0.001	1224	1220
2	Grande	2	0.044	0.038	0.014	0.02	1429.6	1538
3	Grande	2	0.059	0.051	0.018	0.015	1086.7	1150
4	Grande	2	0.068	0.059	0.02	-0.017	1062.4	1000
Media			0.057	0.049	0.017	0.004	1200.7	1227
Des. Std			0.008	0.009	0.002	0.013	130.4	175.6
1	Grande	3	0.032	0.027	0.014	0.002	1574	1587
2	Grande	3	0.043	0.037	0.018	0.007	1135.6	1167
3	Grande	3	0.035	0.03	0.015	-0.006	1442	1411
4	Grande	3	0.04	0.034	0.017	0.011	1198	1247
Media			0.037	0.032	0.016	0.004	1337.4	1353
Des. Std			0.004	0.004	0.001	0.006	159.4	144.2

13. REFERENCIAS.

- Alavoine, F. 1981. Anayse énergétique et salmoniculture intensive. Mémoire CEMAGREF, Bordeaux, 89 pp.
- Albañez-Lucero, M. and Arreguin F. 2009. Modelling the spatial distribution of red grouper (*Epinephelus morio*) at Campeche Bank. México, with respect substrate. Ecological Modelling. 220 (20): 2744-2750.
- Arendt, J. D., Wilson, D. S. 1997. Optimistic growth: competition and a ontogenetic niche-shift select for rapid growth in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*) Evolution. 51:1946-1954.
- Atkinson, J. L., Hilton, J. W., Slinger, S.J. 1984. Evaluation of acid-soluble ash as an indicator of feed digestibility in rainbow trout *Salmo airdner*. Canadian Journal Fish Aquatic. Sci 41:1384–1386.
- Azevedo, P. A. 1998. Effects of feeding Level. Water temperature and Diet Composition on Growth and Efficiency of Feed Utilization in Two Salmonids. M. Sc. Thesis. University of Guelph, Guelph. Ontario. Canada.
- Azevedo, P. A., Van Milgen J., Lesson, S., Bureau. D. P. 2005. Comparing efficiency of metabolizable energy utilization by rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*) using factorial and multivariate approaches. Journal of Animal Science. 83:842-851.
- Bartholomew, G. A. 1977. Energy metabolism. In Animal Physiology, Principles and Adaptations (Gordon, M. S., ed), 3rd Edn. New York: MacMillan.
- Beamish, F. W. H. 1964. Seasonal changes in the standard rate of oxygen consumption in fishes. Canadium Journal of Zoology 42:189-194.
- Beauchamp, D.A., Cross, A. D., Armstrong, J.L., Myers K. W., Moss Boldt, J.L and. Haldorson L.J. 2007. Bioenergetic Responses by Pacific Salmon to Climate and Ecosystem Variation. North Pacific Anadromous Fish Commission Bulletin. 4:257–269.
- Becker, K., Fishelson, L. 1990. Metabolic rate and growth potential of various tilapias. Journal of Applied Ichthyology. 6:51–58.
- Becker, K., Meyer-Burgdorff, K., Focken, U. 1992. Temperature induced metabolic costs in carp, *Cyprinus carpio* L., during warm and cold acclimatization. Journal of Applied Ichthyology 8:10–20.
- Boeuf, G. and Payan, P. 2001. Review How should salinity influence fish growth? Comparative Biochemistry and Physiology. 130:411-423.

- Botero, J y Ospina J. F. 2003. Crecimiento y desempeño general de juveniles silvestres de mero Guasa *Epinephelus itajara* (Lichtenstein) mantenidos en jaulas flotantes bajo diferentes condiciones de cultivo. Boletín de investigaciones marinas y costeras, 32 (1):25-36.
- Bowen, S.H. 1978. Chromic oxide in assimilation studies — a caution. Transaction of the American Fisheries Society. 107:755–756.
- Brafield, A. E. 1985. Laboratory studies of energy budget In: Fish Energetics New Perspectives. Ed. By Tytler and P. Calow. London. Croom Helm 257-281.
- Bratten, B. 1976. Respiratory metabolism growth of Atlantic salmon in relation to various level of routine activity. International Council for the . Exploration Sea Comm. Meet. 38: 1-29.
- Brett J. R. and Groves T. D. D. 1979. Physiological energetic. In Fish Physiology (Edited by Hoar W. S., Randall D. J. and Brett J. R.), Academic Press, New York. Vol VIII, 279-352.
- Brett, J. R. 1973. Energy expenditure of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* during sustained performance. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 30:1799-1809.
- Brett, J. R. 1979. Environmental factors and growth. In: Hoar, W.S.; Randall, D.J.; Brett, J.R. (eds). Fish Physiology. Bioenergetics and Growth. New York: Academic Press; Vol. VIII, 599–677.
- Brill, R. W. 1979. The effect of body size on the standard metabolic rate of skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis*. Fishery Bulletin. 77:494-498.
- Brill, R. W. 1987. On the standard metabolic rates of tropical tunas, including the effect of body size and acute temperature change. Fishery Bulletin 85:25-35.
- Brody, S. 1945. Bioenergetics and Growth. Reinhold, New York, NY.
- Brown, J. H., James, F. G., Andrew P. A., Van M. S, y Geoffrey B. W. 2004. Toward a metabolic theory of Ecology. Ecology. 85 (7):1771-1789.
- Brown, P. B., Williams, C. D., Robinson, E. H., Akiyama, D. M., Lawrence, A. L. 1986. Evaluation of methods for determining in vivo digestion coefficients for adult red swamp crayfish *Procambarus clarkii*. Journal of The World Aquaculture Society 17:19– 24.
- Brulé T. and Rodríguez L. 1993. Foods habits of juvenile of red groupers, *Epinephelus morio* (Valenciennes 1828), from Campeche Bank, Yucatán, México. Bulletin of Marine Science. 52:772-779.

- Bullock L. H y G. B Smith. 1991. Seabasses (Pisces: Serranidae). Memoirs of the Hourglass Cruise. Florida (8): 2.
- Bureau, B. P., Azevedo, P. A., Tapia-Salazar, M., Cuzon, G., 2000. Patter and cost of of growth and nutrient deposition in fish and shrimp: Potential implications and applications. In: Cruz -Suárez, L.E., Ricque-Marie, D., Tapia-Salazar, M., Olvera-Novoa, M.A. y Civera-Cerecedo, R., (Eds.). Avances en Nutrición Acuícola V. Memorias del V Simposium Internacional de Nutrición Acuícola. 19-22 Noviembre, 2000. Mérida, Yucatán, México.
- Bureau, D. P., S. J. Kaushik, and Cho C. Y. 2002. Bioenergetics. in Fish Nutrition. J. E. Halver and R. W. Hardy, ed. Academic Press, San Diego, CA. 1-53 pp.
- Calow, O. 1977. Conversion efficiencies in heterotrophic organisms Biological Reviews 51:385-409.
- Chen, W. K., Liu, K. M., Liao, Y. Y. 2008. Bioenergetics of juvenile whitespotted bamboo shark *Chiloscyllium plagiosum* [Anonymous (Bennet)]. Journal of fish Biology. 72: 1245-1258.
- Childress J. J., Taylor S. M, Cailliet G. M., Price M. H. 1980. Patterns of growth, energy utilization and reproduction in some meso-and bathypelagic fishes off southern California. Marine Biology 61:27-40.
- Cho C. Y. and Bureau D. P. 2000. Bioenergética en la formulación de dietas y estándares de alimentación para la acuicultura del salmon: Principios métodos y aplicaciones. Fish Nutrition Research laboratory, Research, Science y Technology Branch. Ontario Ministry of Natural Resources Guelph, Ontario, Canada, N1G 2W1. Department of Human Biology and Nutritional Sciences University of Guelph Guelph, Ontario, Canada, N1G 2 W1 33- 97.
- Cho, C. Y., Slinger, S. J., Bayleu, H. S. 1982. Bioenergetics on salmonid fishes: energy intake, expenditure and productivity. Comparative Biochemistry and Physiology 73:25-41.
- Cho, C. Y. and Slinger, S.J. 1979. Apparent digestibility measurement in feedstuff for rainbow trout. Proc. World Symp. on Finfish Nutrition and Fishfeed Technology, Hamburg, Germany. 2:239-247.
- Cho, C. Y., Kaushik, S. J. 1990. Nutritional energetic in fish: energy and protein utilization in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). World Review Nutrition and Dietetics 61:132-172.
- Choubert, G., Fauconneau, B., and Luquet, P. 1982. Reproduction Nutrition Development. 22:941-949.

- Ciu Y. and Jiankang L. 1990. Comparison of energy Budget among six teleosts- III. Growth rate and energy budget. *Comparative Biochemistry and Physiology* . 97A (3): 381-384.
- Cui, Y. B., Chen, S. L., Wang, S. L., Wang, S. M. 1995. Effects of the temperature on the energy budget of the grass carp. *Ctenopharyngodon idella* Val. *Oceanologia et Liminologia Sinica* 26 (2):169 -174.
- Cui, Y., Liu, X., Wang, S., Chen, S. 1992. Growth and energy budget in young grass carp, *Ctenopharyngodon idella* Val., fed plant and animal diets, *Journal of Fish Biology*. 41:2131-238.
- Claireaux, G. and Lagardère, J. F. 1999. Influence of temperature, oxygen and salinity in the metabolism of the European sea baas. *Journal of Sea Research* 42:157-168.
- Clarke, A. and Johnson, N. M. 1999. *Journal of Animal Ecology*. 68:893-905.
- Clarke, A. and Fraser K. P. 2004. Why does metabolism scale with temperature? *Functional Ecology* 18:243-251.
- Crabtree RE y LH Bullock. 1998. Age, Growth and reproduction of black grouper, *Mycteroperca bonaci*, in Florida water. *Fishery Bulletin*. 96:735-753.
- Cruz-Suárez, L. E., Antimo-Pérez, J. S., Luna-Mendoza, N., Tapia-Salazar, M., Guajardo Barbosa, M., Ricque-Marie, D. 2000. Relaciones proteína/energía y proteína vegetal/animal optimas en alimentos de engorda para *Litopenaeus vannamei* y *L. stylirostris*. *Avances en Nutrición Acuícola VI. Memorias del Quinto Simposium Internacional de Nutrición Acuícola*.
- Cujak, R. A., Curry, R. A. and Power, G. 1987. Seasonal energy budget of brook trout in stream: Implications of a possible deficit in early winter. *Transaction of the American Fisheries Society* 116:817-828.
- De Morasis, T. L. 1985. Growth and respiration of two pleuronectiformes juvenils from a western Mediterranean Bay. *Journal of Fish Biology*. 27:459-468.
- De Silva, S. S., Deng, D. F., Rajendram, V. 1997. Digestibility in goldfish diets with and without chromic oxide and exposed to sublethal concentrations of cadmium. *Aquaculture Nutrition*. 3:109–114.
- Depestre, C. y E. Blanco. 1985. *Diccionario de especies marinas*. Editorial Científico – Técnica, La Habana. 176 pp.

- Edwards, R. R. C., Blaxter, J. H. S., Golapon, U.K., Mathew, C. V., Finlayson D. M. 1971. Feeding metabolism and growth of tropical flatfish. *Journal of Experimental Marine and Ecology*. 6 (3):279-300.
- Elliot, J. M. 1975. The Growth Rate of Brown Trout (*Salmo trutta* L.) Fed on Maximum Rations. *Journal of Animal Ecology* (44) 3:805-821 .
- Evans, D. O. 1984. Temperature independence of the annual cycle of standard metabolism in the pumpkinseed. *Transactions of the American Fisheries Society* 113:494–512.
- Fagenbro, O. and Jauncey, K. 1993. Chemical and nutritional quality of raw, cooked and salted fish silages. *Food Chemistry*. 48:331–335.
- Falaye, A. E. and Jauncey, K. 1999. Acceptability and digestibility by tilapia *Oreochromis niloticus* of feeds containing cocoa husk. *Aquaculture Nutrition* . 5:157–161.
- Fange, R. and Grove, D.J. 1979. Digestion. In: Hoar, W.S., et al. (Ed.), *Fish Physiology*, vol. 8. Academic Press, New York, 161–260.
- Fidhiany, L. and Winckler, K. 1995. Specific oxygen consumption in two life stages of the cichlid fish *Cichlasoma nigrofasciatum*. *Thermochimica Acta* 251:283–291.
- Fitzgibbon Q. P., Baudinette, R. V., Musgrove, R. J., Seymour, R. S. 2008. Routine metabolic rate of southern bluefin tuna (*Thunnus maccoyii*). *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 150:231-238.
- Giménez, E., B. Anderes., V. Moreno y R. Burgos. 2001. Aspectos de la conducta alimentaria del mero (*Epinephelus morio*) del Banco de Campeche. INP. SAGARPA. México. *Ciencia Pesquera* No. 15.
- Glazier, D.S. 2005. Beyond the “3/4-power law”: Variation in the intra- and interspecific scaling of metabolic rate in animals. *Biological Reviews*. 80:611-662.
- Goddard, J. S and McLean. 2001. Acid= insoluble ash as an inert reference material for digestibility studies in tilapia, *Oreochromis aureus*. *Aquaculture*. 194: 93-98.
- Gomes, V., Phan, V. N., Passos, M. J., Forneris, L. L. 1999. Oxygen consumption and ammonia excretion of the searobin *Prinotus punctatus* (Scorpaeniformes, Triglidae) at two different temperatures. *Brazilian Journal of Oceanography*. 47:127-136.

- Goudriann, J. and Van Laar H.H. 1994. Modelling Potential Crop Growth Processes Textbook with Exercises. Published by Kluwer Academic. Vol. 2. 233 pp.
- Griffiths, S. P. 2000. The use of clove oil as an anesthetic and method for sampling intertidal rockpool fishes. *Journal of Fish Biology*. 57:1453–1464.
- Hanley, F. 1987. The digestibility of foodstuffs and the effects of feeding selectivity on digestibility determinations in tilapia, *Oreochromis niloticus* L. *Aquaculture* 66:163–179.
- Hassin, S., de Monbrison, D., Hanin, Y., Elizur, A., Zohar, Y., Poper, D. M. 1997. Domestication of the white grouper, *Epinephelus aeneus*. 1. Growth and reproduction. *Aquaculture* 156:305-316.
- Hopher, B. 1988. Nutrition of Pond Fishes. Cambridge Univ. Press, Cambridge, U.K.
- Heemstra PC and Randall J E. 1993. FAO species catalogue. Voleme 16. Groupers of the World (Family Serranidae, Subfamily Epinephelinae). An annotated and illustrated catalogue of the grouper, rock cod, hind, coral grouper and lyre tail species known to date. FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations) Fisheries Synopsis 125.
- Herrera-Silveira, J.A. 1993. Ecología de los productores primarios en la laguna de Celestún, México. Patrones de variación espacial y temporal. Universidad de Barcelona. Tesis de Doctorado, 225 pp.
- INEGI. 2001. Anuario Estadístico Nacional. Estados Unidos Mexicanos. XII Censo General de Población y Vivienda, 2000. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, México. 120 pp.
- Job, S. V. 1969. The respiratory metabolism of *Tilapia mossambica* (Teleostei). I.-The effects of size, temperature and salinity. *Marine Biology*. 2:121-126.
- Jobling, M. 1982. A study of some factors affecting rates of oxygen consumption of plaice, *Pleuronectes platessa* L. *Journal of Fish Biology*. 20:501-516.
- Jobling, M. 1994. Fish bioenergetics. Chapman & Hall. London. 309 pp.
- Jordan, D. S. and Everman B. W. 1963. The fishes of north and middle America. Smith. Inst. T.H.F., Fund Reprint, Washintong. 3313 pp.
- Jory, D. and Iversen E. 1989. Species Profiles: Life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (South Florida). U.S. Fish Wild Ser. Biological Report. 82:11-110.

- Karas. P and Thoresson G. 1992. An application of a bioenergetics model to Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.). *Journal of Fish Biology*. 41:217-230.
- Kaushik, S. J. 1980. *Reproduc. Nutr. Dev.* 20: 1751-1765.
- Kaushik, S. J. and Cowey, C. B. 1991. In: *Nutritional Strategies and Aquaculture Waste*. (C. B. Cowey and C. Y. Cho eds.). *Proceeding of the 1st International Symposium on Nutritional Strategies in Management of Aquaculture Waste*, Guelph, Ontario, Canada.
- King M. 1996. *Fisheries Biology, assessment and management*. Fishing News Books. Oxford, London. 151-153.
- Kitchell, J. F., Neil, W. H., Dizon, A., Magnusson, J.J. 1978. Bioenergetic spectra of skipjack and yellowfin tunas. En: Sharp, G. D., Dizon, A. E. (eds), *The Physiological Ecology of tunes*. Academic Press, New York, 357-368.
- Kitchell, J. F., Stewart, D. J., Weininger. 1977. Applications of a bioenergetics model to yellow pech (*Perca flavescens*) and walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*). *Journal of Fisheries Research Board of Canada*. 34:1922-1935.
- Kovác V. and Copp H. G. 1999. Prelude: looking at early development of fishes. *Environmental Biology of Fishes*. 56:7-14.
- Krebs, H. A. and Kornberg, H. L. 1957. "Energy Transformations in Living Matter. Springer, Berlin.
- Lagler, K. F., Bardach, J. E., Miller, R. R. y Passino D. R. M. 1984. *Ictiología*. AGT-Editor. México. 489 pp.
- Leavitt, D.F. 1985. An evaluation of gravimetric and inert marker techniques to measure digestibility in the American lobster. *Aquaculture* 47:131– 142.
- Lemos, D., Netto, B., Germano, A. 2006. Energy budget of juvenile fat snook *Centropomus parallelus* fed live food. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 144:33-40.
- Leung K. M., Chu J. C., Wu R. S. 1999. Effects of body weight, water temperature and ration size on ammonia excretion by the areolated grouper (*Epinephelus areolatus*) and mangrove snapper (*Lutjanus argentimaculatus*). *Aquaculture* 170:215-227.

- Lezama, E. and Gunther, J. 1992. The routine metabolism of the guapote, *Cichlasoma managuense* (Günther 1869), related to body weight and temperature. *Journal of Fish Biology*. 41 (3):373–380.
- Licea, S. V. H. 1991. Efecto de la temperatura, peso del cuerpo y salinidad en el consumo de oxígeno de la mojarra paleta (*Cichlasoma synspillum* Hubbs, 1935). Tesis de maestría. Centro de investigación y estudios avanzados del Instituto Politécnico Nacional. Unidad Mérida. México.
- Logan, B. W. 1969. Carbonate sediments and reefs, Yucatán shelf, Mexico. *American Association of Petroleum Geologists*, 250 pp.
- Lucas, A. 1996. *Bioenergetics of aquatic animals*. Taylor & Francis. USA. 169 pp.
- Lupatsch, I. and Kissil, G. W. 2005. Feed Formulations based on energy and protein demands in white grouper (*Epinephelus aeneus*). *Aquaculture* 248:83-95.
- Magnuson, J. J., Crowder. L. B., Medrick, P. A., 1979. Temperature as an ecological resource. *American Zoologist*. 19: 331-334.
- Makarieva, A. M., V. G. Gorshkova, B-L. Lib, S.L. Chownc, P.B. Reichd y V.M. Gavrilove. 2008. Mean mass-specific metabolic rates are strikingly similar across life is a major domain: Evidence for life is metabolic optimum. *PNAS*. 105 (44):16994-16999.
- Martínez, L. B y Páres A. S. 1998. Circulación del Golfo de México inducida por mareas, viento y la corriente de Yucatán. *Ciencias Marinas*. 24(1): 65-93.
- Martinez-Palacios, C. A., Ross, L.G. 1986. The effects of temperature, body weight and hypoxia on the oxygen consumption of the Mexican mojarra, *Cichlasoma urophthalmus* (Gunther). *Aquaculture and Fisheries Management* 17:243-524.
- Meaking, R. H. 1975. The effect of activity and season on the respiration of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 51:155-157.
- Médale, F., Aguirre, P., and Kaushick, S. J. 1991. In: *Energy Metabolism of Farm Animals*. (C. Wenk, and M. Boessinger, eds.), EAAP Publication No 58. Institut fur Nutztierwissenschaften, Gruppe Ernährung, Zurich, Switzerland. 392-395 pp.
- Moe M. A. 1969. Biology of the Red Grouper *Epinephelus morio* (Valenciennes) from the Eastern Gulf of México. *Pof. Pap. Ser. Mar. Lab*. 10: 95 pp.

- Morales, A. E., Cardenete, G., Sanz, A., de la Hígera, M. 1999. Re-evaluation of crude fibre and acid-insoluble ash as inert markers, alternative to chromic oxide, in digestibility studies with rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*:71-79.
- Mortensen, E. 1985. Population and energy dynamics of trout *Salmo trutta* in small Danish stream. *Journal of Animal Ecology*. 54:869-882.
- Nash, C. E. and Novontny A. J. (eds.). 1995. Production of aquatic animals: fishes. Elsevier Science B. V., Amsterdam, 405 pp.
- Nelson, J S. 1994. Fishes of the world. Ed. Wiley-Intersciencie. Pp 416.
- Newby, J. C. 1980. Mathematics for the Biological Sciences. From graphs through calculus to differential equations. Ed Clarendon Press Oxford. 315 pp.
- Niklitscheck, E. J and Secor, D. H. 2009. Dissolved oxygen, temperature and salinity effects on the ecophysiology and survival of juvenile Atlantic sturgeon in estuarine water: II. Model development and testing. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 381:161-172.
- NRC-NAS. 1981. Nutrient Requirements of Coldwater Fishes” Nutrient Requirements of Domestic Animals, No. 16 National Academy Press, Washington, DC.
- Owen, S. F., Houlihan, D. F., Rennie, M. J., van Weerd, J. H. 1998. Bioenergetics and nitrogen balance of the European eel (*Anguilla anguilla*) fed at high and low ration levels. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 55: 2365-2375.
- Parrish, J. D. 1987. The trophic biology of snappers and groupers, p. 189-237. En: J. J. Polovina y S. Ralston (eds.). Tropical snappers and groupers: biology and fisheries management. Westview Press, Boulder and London. 659 pp.
- Phan, V. N., Gomes, V., Morais, D. M. Passon, M.J A.C.E. 1993. Estudo bionergético de animais marinhos costeiros. I. *Paralichthys brasiliensis* (Perciformes, Sciaenidae). *Publicação. Esp. Inst. Oceanogr.*, S. Paulo 10: 199-215.
- Piñeiro, R., Giménez, V. Moreno; R. Burgos y A. Betanzos. 2001. Características térmicas del Banco de Campeche. INP. SAGARPA México. *Ciencia Pesquera* 15:83 -87.
- Pirozzi, I. and Booth, M. A. 2009. The effect of temperature and body weight on the routine metabolic rate and postprandial metabolic response in mullet, *Argyrosomus japonicus*. *Comparative Biochemistry and Physiology- Part A: Molecular and Integrative Physiology* 154 (1):110-118.

- Prosser C. L. 1991. Environmental and metabolic animal physiology. Comparative Animal Physiology, (4ta) Ed. Eds. John Wiley and Sons, Inc., New York.
- Renán G. X. 2005. Biología de los juveniles de serránidos (Tribu: Epinephelini) de las especies *Epinephelus morio*, *Mycteroperca bonaci* y *Mycteroperca microlepis* en áreas de crianza de la costa de Yucatán, México. Tesis Doctoral Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del instituto Politécnico Nacional. Departamento de Recursos del Mar. Unidad Mérida.
- Reynolds, W.W and Casterlin, M.E. 1979. Behavioral thermoregulation and the 'final preferendum' paradigm. American Zoologist. 19(1):211–224.
- Rivas, L. R. 1970. The red grouper of the Golf of México. Commercial Fisheries Review. 32(10):24-30.
- Robinson, W. R., Peters, R. H. & Zimmermann, J. 1983. R. The effects of body size and temperature on metabolic rate of organisms. Canadian Journal of Zoology 61:281-288.
- Rocha, A. J. S., Gomes, V., Phan, V. N., Passos, M.J.C.C.R., Furia, R. R. 2005. Metabolic demand and growth of juveniles of *Centropomus parallelus* as a function of salinity. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 316:157-165.
- Rosas, C; Sánchez, A; Chimal, E; Brito, R. 2003. Manual de Métodos para la Evaluación del Balance Energético en Crustáceos. Laboratorio de Ecología y Biología Marina Experimental Fac. De Ciencias, UNAM.
- Russell, N. R., Fish, J. D., Wootton, R. J. 1996. Feeding and growth of juvenile sea bass: the effect of ration and temperature on growth rate and efficiency. Journal of Fish Biology. 9: 206-220.
- Ruyet, J. P., Mahe, K., Bayon, L., and Delliou Le. 2004. Effects of temperature on growth and metabolism in a Mediterranean population of European sea bass, *Dicentrarchus labrax*. Aquaculture 237: 269-280.
- Sánchez, V. H. L. 1991. Efecto de la temperatura, peso del cuerpo y salinidad en el consumo de oxígeno de la mojarra paleta (*Cichlasoma synspillum*, Hubbs, 1935). Tesis de Maestría. Centro de investigación y Estudios Avanzados del Instituto Politécnico Nacional Unidad- Mérida.
- Schmidt-Nielsen, K. 1998. Animal physiology adaptation and environment. 5a Ed. New York, USA. 217-240 pp.

- Sibly, R. M., Calow, P. 1987. Growth and resource allocation. In: Evolutionary Physiological Ecology. Ed. By P. Calow. Cambridge University Press. New York 37-52 pp.
- Silva, A. 1974. Hábitos alimentarios de la cherna criolla (*Epeniphelus striatus* Bloch) y algunos datos sobre su biología. Academia de Ciencias de Instituto de Oceanología en la Habana. 25:13-14.
- Silva, A. F. 2009. Tesis doctoral. Requerimientos de proteína y energía y sus efectos en el balance bioenergético de juveniles de *Epinephelus morio* Tesis en Proceso.
- Sluka R, Chiappone M y KM Sullivan. 1994. Comparison of juvenile populations in Southern Florida and the central Bahamas. Bulletin of Marine Science. 54 (3):871-880.
- Smith CL. 1961. Synopsis biological date on groupers (*Epinephelus morio* and allied genera) of the Western Atlantic. FAO Fish Biol Synopsis 23:1-62.
- Solomon, D. J., Brafield, A. E. 1972. The energetic cost feeding, metabolism and growth of perch (*Perca fluviatilis* L.). Journal of Animal Ecology. 4:699-718.
- Somero G. N and Hochachaka P. W. 1968. The effect of temperature on Catalytic and Regulatory Functions of Pyruvate Kinase of the Rainbow Trout and Antarctic Fish *Trematomus bernacchii*. Biochemical Journal. 110 (3): 395-400.
- Stewart, V. N. 1989. Grouper. Sea Stats Series, No.8, Florida Marine Research Institute, St. Petersburg, Florida, 1 – 9 pp.
- Stiles, T. C. y M.L. Burton. 2000. Age, growth and mortality of red grouper, *Epinephelus morio*, from the southeastern United States. 123-137 pp. En: Proceedings of the 43rd Gulf and Caribbean Fisheries Institute.
- Sun L., Chen H., Huan L. 2007. Growth, fecal production, nitrogenous excretion and energy budget of juvenile yellow grouper (*Epinephelus awoara*) relative to ration level. Aquaculture 264:228–235.
- Sun, L. and Chen H. 2009. Effects of ration and temperature on growth, fecal production, nitrogenous excretion and energy budget of juvenile cobia (*Rachycentron canadum*). Aquaculture 292:197-206.
- Sun, L., Chen H., Huang L. 2006. Effect of temperature on growth and energy budget of juvenile cobia (*Rachycentron canadum*). Aquaculture 261 (3):872-878.

- Sun, Y., Zhang, B., Guo, X. U., et al., 1999. Effects of temperature on energy budget of *Pagrosomus major*. Marine of Fish Research. 20 (2): 54-59
- Sun, Y., Zhang, B., Tang, Q. S. 2001. Effects of temperature on energy budget of *Sparus macrocephalus*. Acta Ecologica Sinica 21(2): 186-190
- Tucker, J. W. Jr. 1998. Marine Fish Culture. Kluwer Academic Publishers, 750 pp.
- Tuz-Sulub AN. 1999. Composición, distribución e importancia pesquera de los Serránidos (Subfamilia: Ephinephelinae) en el Banco de Campeche, Yucatán, México. Tesis de licenciatura, UADY, Facultad de medicina Veterinaria y zootecnia, Mérida Yucatán.
- Vega E. M., Díaz F., Espina S. 2004. Balance energético de juveniles de *Chirostoma estor* (Jordan, 1879) (Pisces, Atherinopsidae) en relación con el tamaño corporal. Hidrobiología, 14 (2): 113-120.
- Warren, Charles E. 1971. Biology and Water Pollution Control. W. B. Saunders Company, West Washington Square, Philadelphia, Pennsylvania.
- Warren, C. E. and G. E. Davis. 1967. A laboratory study on the feeding bionergetics and growth of fishes. En: Gerking, S. D (ed). The Biological basis of fish production. Blackwell Scientific Publ. 279-352.
- Watanabe, T., Takeushi, T., Sotoh, S., and Kiron, V. 1996. Fish. Sci. 62, 278-282.
- White, C. R. and Seymour R. S. 2003. Mammalian basal metabolic rate is proportional to body mass $2/3$. Proc. Natl Acad. Sci. USA 100:4046-4049.
- White, C.R., Phillips, N.R. y Seymour, R.S. 2006. The scaling and temperature dependence of vertebrate metabolism. Biology Letters. 2: 125–127.
- Wiley, J., Sons. 1977. Ictiología. 2da ed. (Ed). S.A. México D.F.
- Winberg, G. G. 1956. Rate of metabolism and food requirements of fishes. (Translated from Russian). Fish. Res. Board Can., Translation Series. 194, 251 pp.
- Windell, T. 1978a. Estimating food consumption rates of fish populations. In: Methods for assessment of fish production in fresh water. Ed. By T. Bagenal. Blackwell Scientific Publications. USA. 227-254.

- Windell, J. T. 1978b. Digestion and daily ration of fishes. In: Ecology of freshwater fish production. Ed. By S. D. Gerking. New York. 159-183.
- Wohlschlag, D. E. and Juliano, R. O. 1959. Seasonal changes in Bluegill metabolism. *Limnology and Oceanography* 4:195-209.
- Wootton, R. J. 1990. *The Ecology of Teleosts Fishes*. Academic Press. London. 387 pp.
- Wu X.Y., Y.J. Liu, and L.X. Tian. 2006. Apparent digestibility coefficients of selected feed ingredients for yellow seabream, *Sparus latus*. *Journal of the World aquaculture Society* 37 (3):237-245.
- Xian, W. W., Zhu, X, H., 2001. Effect of ration on energy budget of bastard halibut *Paralichthys olivaceus* (T. et S.). *Journal of Ocean University of Qingdao* 31 (5):695-700.
- Xie, S., Cui, Yang, Y., Liu, J. 1997. Effect of body size on growth and energy budget of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*. *Aquaculture* 157:25-34.
- Zar. H. J. 1999. *Biostatistical Analysis*. 2nd. Prentice Hall. USA. 663 pp.

