

00-361

37
rej.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

"EFECTO DE LA SALINIDAD Y DE LA TEMPERATURA
SOBRE EL BALANCE ENERGETICO DE JUVENILES
DEL CAMARON CAFE Penaeus gzyacus
Ives (CRUSTACEA, DECAPODA)"

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS (BIOLOGIA)

P R E S E N T A

RUTH CECILIA VANEGAS PEREZ

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

MEXICO. D.F.

SEPTIEMBRE 1992



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está 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.

I N D I C E

RESUMEN

INTRODUCCION

AREA DE ESTUDIO

MATERIALES Y METODOS

CAPTURA Y MANTENIMIENTO

RESPUESTAS FISIOLÓGICAS SIMPLES

Consumo de Oxígeno (R)

Excreción nitrogenada (ND)

Exuvia (E)

INTEGRACIONES FISIOLÓGICAS

Crecimiento (C)

Asimilación (As)

Eficiencia de Asimilación (Ef As)

ANÁLISIS ESTADÍSTICO

RESULTADOS Y DISCUSION

PESO CORPORAL

RESPUESTAS FISIOLÓGICAS SIMPLES

Consumo de Oxígeno (R)

Excreción nitrogenada (ND)

Exuvia (E)

INTEGRACIONES FISIOLÓGICAS

Crecimiento (C)

Eficiencia de Asimilación (Ef As)

Asimilación - BALANCE ENERGÉTICO

CONSIDERACIONES GENERALES

LITERATURA CITADA

FIGURAS

TABLAS

ANEXOS

RESUMEN

El presente estudio se enfocó a evaluar el efecto combinado de la temperatura y de la salinidad sobre el balance energético de los juveniles de *Penaeus aztecus*. Los camarones se aclimataron a tres temperaturas (20, 25 y $30 \pm 1^{\circ}\text{C}$) y cinco salinidades (10, 15, 20, 25 y $30 \pm 1\%$); estas condiciones se eligieron considerando las variaciones de los factores en el ambiente natural.

Para determinar el balance de energía de los camarones se calculó la Asimilación (As) a partir de la ecuación $As = R + N + E + C$, para lo cual en cada condición experimental se evaluaron las tasas de consumo de oxígeno (R), la excreción nitrogenada (N), la formación de la exuvia (E) y el crecimiento (C), resultados que se expresaron en $\text{cal} \cdot \text{d}^{-1} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{PLC}$. Así mismo, se calculó la eficiencia neta de asimilación (Ef As), la eficiencia neta de crecimiento ($Kz = C/As$) y las relaciones energéticas R/As, N/As y E/As.

Tanto la temperatura como la salinidad, modificaron significativamente la energía involucrada en los procesos fisiológicos evaluados ($P < 0.05$), al igual que la eficiencia neta de crecimiento (Kz) y las proporciones energéticas R/As, N/As y E/As ($P < 0.05$). Sin embargo, la eficiencia de asimilación presentó valores similares independientemente de la salinidad ($P > 0.05$), no así de la temperatura ($P < 0.05$).

A partir de los resultados obtenidos, se pudo establecer que en

todas las temperaturas, los organismos distribuyen más eficientemente la energía asimilada en las salinidades intermedias, de 20 y 25%. ; la mayor eficiencia neta de crecimiento se obtuvo en la combinación $25 \pm 1\%$ y $30 \pm 1^\circ\text{C}$. Sin embargo, en la época climática de lluvias (25°C), ante las variaciones de la salinidad del medio, los camarones distribuyen más eficientemente la energía asimilada del alimento ingerido, hacia todos los procesos fisiológicos y en particular, optimizan la incorporación de energía hacia el crecimiento.

El presente trabajo resalta la importancia de efectuar estudios bioenergéticos en especies de importancia comercial como es el camarón, para ahondar en el conocimiento de las capacidades fisiológicas del organismo frente a las variaciones ambientales y que conducen a su mejor desarrollo y crecimiento. Esta información es básica en la implementación de prácticas de cultivo.

INTRODUCCION

Los ecosistemas lagunares estuarinos, son considerados entre los ambientes de mayor complejidad ecológica y de más elevada productividad (Yañez-Arancibia, 1986). Con estas zonas costeras se asocian la mayoría de las especies comerciales que sustentan las principales pesquerías de la plataforma, entre las que desatan los camarones peneidos, recurso de gran importancia comercial (Venkaramiah et al., 1974).

En la actualidad, México ocupa el noveno lugar de producción mundial camaronera, con un volumen de captura de 83 400 toneladas anuales; sin embargo se considera que el recurso está sobreexplotado. Por tal razón, el cultivo del camarón, se presenta como una importante alternativa para incrementar la producción del recurso, a la vez que permite la posibilidad de mantener la estabilidad de las poblaciones naturales (Sepesca, 1990). Es por esto que los estudios enfocados a determinar las condiciones adecuadas bajo las cuales se pueda incrementar la producción de la especie, resultaría de gran apoyo para las prácticas de cultivo.

Los camarones peneidos maduran y se reproducen en aguas marinas y en estado de postlarva penetran a los ambientes lagunares estuarinos, donde se lleva a cabo el crecimiento de las formas juveniles y preadultas (Williams, 1984). En estos ambientes, los organismos están expuestos a amplias fluctuaciones tanto diurnas como estacionales, de diversos factores fisicoquímicos entre los que destacan la temperatura y la salinidad. Ante tales variaciones, los organismos responden como una unidad altamente integrada y se encuentran adaptados para tolerar estos cambios ambientales, sobrevivir y perpetuar la especie (Prosser, 1958; Kinne, 1970;

1971; Vernberg, 1981).

Tanto la temperatura como la salinidad, desempeñan un papel importante en la fisiología de los organismos acuáticos. En los ecosistemas estuarinos, estos factores son determinantes en la distribución y sobrevivencia de los organismos. La salinidad, un factor enmascarador, modifica numerosas respuestas funcionales tales como la tolerancia, el metabolismo, el crecimiento y la reproducción entre otras, a la vez que desencadena mecanismos reguladores. Las respuestas salino-dependientes, son a su vez influenciadas por factores bióticos tales como el ciclo de vida, la nutrición y las relaciones inter e intra-específicas, al igual que por factores abióticos entre los que destaca la temperatura. La temperatura, es un factor directriz y controlador de la actividad fisiológica (Kinne, 1970; Kinne, 1971; Venkataramiah *et al.*, 1974).

La posibilidad de evaluar las interacciones de dos o más variables ambientales sobre las respuestas funcionales de los organismos son particularmente importantes, ya que tales estudios proporcionan una mayor información acerca de las potencialidades fisiológicas y adaptativas de una especie bajo diferentes condiciones ambientales (Vernberg, 1981).

Uno de los objetivos fundamentales en los estudios experimentales de las especies susceptibles de cultivo, es la detección de aquellos factores ambientales y nutricionales, cuya interacción estimule el incremento de la tasa de crecimiento de los organismos en cultivo (Clifford y Brick, 1979).

El crecimiento, es una respuesta globalizadora ya que integra numerosos procesos fisiológicos y por lo tanto se puede considerar como un índice del desarrollo de una especie en un ambiente determinado (Beamish *et al.*, 1975).

Ahora bien, el crecimiento considerado sólo como incremento de biomasa, puede limitar la interpretación del efecto de los factores ambientales o nutricionales sobre las respuestas fisiológicas del organismo. Un enfoque más adecuado, es evaluar su funcionamiento integral, a través del flujo de energía en el mismo, su incorporación, sus usos y sus pérdidas.

El flujo de energía en un organismo, permite cuantificar el destino de la energía contenida en el alimento ingerido (I), parte de la cual se pierde en las heces (H) y la restante se asimila (As); de ésta, una parte se invierte en la excreción de productos nitrogenados (N) y en la respiración (R), y la energía remanente, es incorporada en el crecimiento de tejido corporal (C) o biomasa (Warron y Davis, 1967; Beamish et al., 1975; Anger, 1991).

Estas respuestas fisiológicas expresadas en términos de energía/tiempo, pueden ser integradas en la ecuación general del balance energético propuesta por Windberg (1960), a la cual se incorpora la energía perdida en la exuvia (E), en los crustáceos:

$$I = C + R + N + H + M \quad (1)$$

La asimilación se calcula por la diferencia:

$$As = I - H \quad (2),$$

aunque también puede calcularse como la suma de la energía invertida en diferentes procesos fisiológicos :

$$As = C + R + N + E \quad (3)$$

Ahora bien, la distribución de la energía en un organismo, es característica de cada especie y puede ser modificada por los factores biológicos y abióticos (Warren y Davis, 1967).

Por otra parte, el conocimiento que se obtenga del flujo de energía en los organismos, se puede emplear para estimar el papel ecológico de una especie en su ecosistema, para predecir cambios en la producción por variaciones en las variables ambientales y por lo tanto predecir el crecimiento y la eficiencia de éste en respuesta a las variaciones del medio, tanto en los ambientes naturales como en los sistemas de cultivo (Nelson et al., 1977a; Clifford y Brick, 1979; Foreman, 1983).

Diversos autores han realizado estudios sobre la bioenergética de crustáceos decápodos en las etapas larvales (Mootz y Epifanio, 1974; Logan y Epifanio, 1978; Stephenson y Knight, 1979; Dawirs, 1983; Kurnaly et al., 1989; Anger, 1990; Anger, 1991), sobre el efecto de la dieta (Nelson et al., 1977b; Clifford y Brick, 1979), el ciclo de vida en poblaciones naturales (Rosas, 1989) y el flujo de energía en organismos subadultos (Rosas et al. en prensa). Sin embargo la mayoría de estos estudios han sido desarrollados en otras especies de crustáceos o bien en camarones peneidos de otras latitudes.

Son escasas las investigaciones sobre el balance de energía en especies de camarones peneidos y en particular en las especies que habitan ambientes tropicales. Recientemente se han realizado estudios sobre el flujo de energía por efecto de la salinidad en *Penaeus aztecus* (León, 1992) y sobre el efecto de la talla en *Penaeus setiferus* (Foreman, 1978).

Ahora bien, México posee 10 000 km de litoral, del cual 12 500 km² corresponden a área lagunar (Yañez-Arancibia, 1986); asociadas con

esta área, el país cuenta con aproximadamente 800 hectáreas dedicadas al cultivo de camarón. Esta actividad se ha concentrado en la costa del Pacífico y se basa principalmente en el cultivo de *Penaeus vannamei*. En el Golfo de México, especies tales como *Penaeus aztecus* y *Penaeus setiferus* son potencialmente cultivables; sin embargo, son pocos los estudios básicos necesarios para implementar el cultivo de dichas especies.

Por tal motivo, dada la importancia comercial que tiene el recurso camarón para el País y la necesidad de ahondar en los estudios tendientes a determinar las condiciones ambientales óptimas para el cultivo de camarón, el objetivo del presente trabajo fué el de evaluar el efecto combinado de la temperatura y de la salinidad sobre las respuestas fisiológicas que se integran en el balance energético de los juveniles de *Penaeus aztecus*, con el fin de detectar la combinación de factores en las cuales el crecimiento y la eficiencia de crecimiento sean óptimas.

AREA DE ESTUDIO

La Laguna de Tamiahua, es una laguna costera que está ubicada en la porción media de las costas del Golfo de México, entre los $21^{\circ}06'$ y los $22^{\circ}06'$ de Latitud Norte y entre los $97^{\circ}23'$ y los $97^{\circ}46'$ de Longitud Oeste. Esta Laguna está localizada en la Huasteca Veracruzana en el Litoral del Golfo de México, al Norte del Estado de Veracruz y entre los ríos Tuxpan y Pánuco, con los que se comunica a través de los canales de Tampamachoco y la Ribera, respectivamente (Fig. 1).

Las principales características de la Laguna de Tamiahua han sido ampliamente descritas por diversos autores, entre los que destacan Cruz (1968), Ayala-Castañares *et al.* (1969), Reséndez (1974) y Villalobos *et al.* (1976).

La Laguna de Tamiahua es un cuerpo de agua alargado, paralelo a la línea de costa y se encuentra orientado en sentido nor-noroeste a sur-sureste; presenta una longitud máxima de 93 km, una anchura máxima de 21.5 km y una profundidad promedio de 2 a 3 m. Lankford (1976) la clasifica geológicamente como de origen de repisa de barrera interna Tipo III (B), caracterizada por una barrera cuspada. Esta barrera, arenosa, llamada Cabo Rojo, tiene una longitud aproximada de 130 km, una anchura máxima de 6 km y se proyecta 15 km dentro del Golfo de México (Ayala-Castañares *et al.*, 1969).

Al interior de la Laguna se presentan una serie de islas entre las que sobresalen por su tamaño Juana Ramírez al Norte, Del Toro al centro y Del Idolo al Sur, cuya disposición parece indicar la existencia de una antigua barra (Ayala-Castañares, *op. cit.*). Entre las islas se encuentran una serie de canales, a las que se atribuye

la circulación tipo anticiclónica de la laguna (Villalobos *et al.*, 1976).

Este cuerpo de agua se comunica con el mar, al Sur por la Boca de Corazones y al Norte por la Boca de Lampachichi, esta última de origen artificial (Barba y Sánchez, 1981). El sistema, recibe aporte fluvial de Norte a Sur, de diversos esteros de flujo estacional siendo los más importantes los de La Laja, Cucharas, San Jerónimo, Lancochín, Tampacho y Milpas. Tanto el aporte fluvial como el marino, determinan el carácter hidrológico polihalino de la laguna (Barrera, 1982).

En relación a la ubicación y a las condiciones topográficas, el clima de la zona es de tipo AW (Tropical de Sabana) de acuerdo a la clasificación climática de Kopen, modificada por García (1973).

En la región, el clima es cálido subhúmedo, con lluvias en el verano y seco en el invierno, con excepción de los llamados "Nortes". Los vientos que prevalecen en el verano son del SE y en el Invierno del N y NE, los cuales desempeñan un papel importante en la mezcla de las aguas. La precipitación media anual es de 1340 a 1500 mm con evaporación moderada y la temperatura media anual es de 24°C.

De acuerdo a las características climáticas de la zona, se han establecido tres épocas climáticas: seca caliente (Marzo a Mayo), lluvias (Junio a Septiembre) y seca fría (Octubre a Febrero); en esta última, se presentan fuertes vientos ("Nortes") y altas precipitaciones asociados con frentes fríos (Cárdenas, 1989).

La vegetación en la ribera occidental de la laguna está representada por las especies de manglar *Rizophora mangle*, *Avicenia germinans*, *Laguncularia racemosa* y *Conocarpus erectus*. La

vegetación sumergida está representada principalmente por algas y pastos, entre los que destacan *Halodule beaudettei* y *H. wrightii* las cuales forman parches en las riberas de la laguna y de las islas (Cárdenas, 1989).

Con respecto a la explotación de crustáceos, se desarrolla en la laguna una importante actividad pesquera sobre las poblaciones de jaibas *Callinectes sapidus*, *C. similis* y *C. rathbunae* y sobre las poblaciones juveniles y preadultas de *Penaeus aztecus* y *P. setiferus*. De éstas, la captura del camarón café (*P. aztecus*) es la actividad económica más importante debido a su mayor abundancia en el sistema y se realiza principalmente en la zona Sur de la Laguna de Tamiahua.

MATERIALES Y METODOS

CAPTURA Y MANTENIMIENTO.

Los juveniles del camarón café *Penaeus aztecus* se capturaron al Sur de la Laguna de Tamiahua, Veracruz. La captura se realizó en horas de la noche, en las empalizadas o charangas (arte de pesca fijo), utilizando una red de cuchara. Los camarones se trasladaron al Acuario de la Facultad de Ciencias, en bolsas de polietileno, con agua del medio y atmósfera saturada de oxígeno.

Durante la recolección, se midieron los factores fisicoquímicos del medio: el oxígeno disuelto y la temperatura con un oxímetro con sensor polarográfico (YSI-54 ARC; ± 0.5 mg/l O₂; ± 0.5 °C) y la salinidad con un refractómetro (American Optical ± 1 ‰ S).

Se efectuaron tres capturas estacionales a lo largo del año, en las épocas climáticas características de la zona de estudio: seca caliente (Marzo a Mayo), lluviosa (Junio a Septiembre) y seca fría (Octubre a Febrero). Con base en esto, los organismos se aclimataron a las temperaturas de 25, 30 y 20 (± 1 °C), respectivamente. Las temperaturas seleccionadas, correspondieron a los valores promedio registrados en cada época.

En cada temperatura se consideraron cinco salinidades experimentales, 10, 15, 20, 25 y 30 (± 1 ‰ S, las cuales también correspondieron a las variaciones del factor en el medio natural. Así, los organismos se aclimataron a 15 combinaciones de temperatura-salinidad.

Los camarones de cada captura se separaron en cinco grupos de igual número y se colocaron en los acuarios correspondientes, cada

uno de 100 L de capacidad, equipados con filtro biológico y provistos de una capa de grava de siete cms de espesor. Los animales se mantuvieron durante tres días a la salinidad del momento de captura para contrarrestar los efectos de estrés por captura, manipulación y transporte; posteriormente se efectuaron cambios graduales de 2 % por día, hasta alcanzar la salinidad deseada. Se empleó agua de mar de la zona de captura, previamente filtrada y las diluciones necesarias se efectuaron con agua desclorada. El fotoperíodo se mantuvo constante, de acuerdo a la estación.

Los camarones permanecieron en las condiciones experimentales durante 21 días, durante los cuales se les proporcionó diariamente alimento balanceado peletizado (Camaronina ; 35% de proteína) equivalente al 10% de su peso corporal.

Durante el período de aclimatación, se recolectaron las heces y se cuantificaron y se recolectaron las exuvias de los organismos. Una vez concluido este período, se procedió a evaluar las respuestas fisiológicas necesarias para calcular el balance energético de los camarones.

RESPUESTAS FISIOLÓGICAS.

Consumo de Oxígeno (R)

Para determinar la respiración de los camarones se consideró el metabolismo de rutina; la tasa respiratoria se evaluó a través de la medición del consumo de oxígeno en un sistema respirométrico de flujo continuo, similar al descrito por Martínez-Otero y Díaz-Iglesia (1975) y adecuado para el uso con camarones por Díaz

et al. (1989). Las cámaras respirométricas de 500 ml, contenían con agua a la salinidad experimental deseada, filtrada a través de un filtro mecánico externo. La temperatura experimental elegida, se mantuvo constante con calentadores de inmersión (Fig. 2).

En cada condición experimental, los camarones se colocaron individualmente en las cámaras respirométricas. En este sistema, los animales permanecieron tres horas antes de realizar las mediciones, con el fin de aminorar los efectos de estrés producido por la manipulación.

Todos los experimentos se efectuaron por duplicado y entre las 12 y las 16 horas, periodo en el cual no se encontraron diferencias significativas en el consumo de oxígeno de juveniles de *Penaeus aztecus*, a la vez que correspondieron a las horas en las cuales se obtuvo el consumo de oxígeno promedio en un ciclo de 24 horas (Díaz, et al., 1989),

La tasa instantánea individual del consumo de oxígeno (VO_2 , $mg\ O_2\ h^{-1}$), se calculó a partir de la diferencia entre la concentración del oxígeno disuelto antes y después de su paso por las cámaras ($mg\ l^{-1}$ (O_2E y O_2S)). Estos valores se corrigieron por el flujo de salida del agua de cada cámara (F , $ml\ h^{-1}$), por la temperatura y la salinidad experimental (k_1), así como por los valores obtenidos del consumo de oxígeno en las cámaras control, sin organismos:

$$VO_2 = (O_2E - O_2S) \cdot F \cdot k_1$$

En seguida, los organismos se sacrificaron y se obtuvo el peso húmedo (PH, g), el peso seco (PS, g) y el peso seco libre de cenizas (PSLC, g). El peso seco se obtuvo al colocar a los organismos en una estufa Blue-M a $60^\circ C$ hasta peso constante; posteriormente se incineran en una mufla a $500^\circ C$ durante tres horas

y se obtuvo el valor de las cenizas (C). El contenido de la materia orgánica o PSLC de cada espécimen se calculó por diferencia entre el peso seco y las cenizas obtenidas (APHA, 1985).

El PSLC se utilizó para correlacionar el consumo de oxígeno con la biomasa metabólicamente activa de los organismos (Sánchez *et al.*, 1991), empleando la ecuación $VO_2 = a P^b$, donde $a = mg\ O_2\ h^{-1}\ g^{-1}\ PSLC$, cuando $P = 1\ g\ PSLC$.

Para evaluar la energía asociada con la respiración, los resultados obtenidos se transformaron en valores calóricos ($cal\ d^{-1}\ g^{-1}\ PSLC$) utilizando el coeficiente oxicalórico de $3.32\ cal\ mg\ O_2^{-1}$ consumido (Elliott y Davison, 1975).

Excreción nitrogenada (N)

La excreción de los productos nitrogenados, se evaluó a partir de la medición del nitrógeno amoniacal excretado ($N-NH_4^+$) considerado éste como el principal producto de excreción de los camarones (Regnault, 1987). Las determinaciones se realizaron utilizando el mismo dispositivo experimental empleado para cuantificar el consumo de oxígeno (Fig. 2).

Las mediciones se efectuaron utilizando dos métodos; en las pruebas realizadas a $20 \pm 1^\circ C$, se emplearon las cámaras como sistemas cerrados. Para cuantificar el amonio excretado por cada organismo, se suspendió el flujo de agua, se tomó un muestra inicial del agua de cada cámara y se sellaron inmediatamente durante un lapso de 30 a 45 minutos, período después del cual se abrió cada cámara y se tomó una muestra final de agua. Posteriormente se reestableció el flujo de agua en el sistema.

Las concentraciones del nitrógeno amoniacal de cada muestra, se determinaron empleando la técnica colorimétrica de azul de indofenol, modificada por Gutman y Bergmeyer (1974); las lecturas se efectuaron en un espectrofotómetro (Spectronic 88) a 640 nm.

La cantidad de amonio excretado por cada organismo, se calculó por la diferencia entre la concentración inicial y final del nitrógeno amoniacal de cada cámara. Estos valores se corrigieron por el tiempo de sellado de cada cámara, así como por los valores de la cámara control, sin organismo.

En las determinaciones efectuadas en 25 y 30[±]1°C, se empleó el respirómetro de flujo continuo utilizado en la determinación del consumo de oxígeno; la única variación consistió en reducir el flujo del agua media hora antes de las mediciones, a fin de detectar el nivel de nitrógeno amoniacal; en seguida, se reestableció el flujo normal en el sistema. La concentración de amonio se midió con electrodo conectado a un multianalizador (ORION-720; ± 0.05 mV) En cada condición experimental, las pruebas se efectuaron por duplicado.

Los resultados obtenidos de la excreción nitrogenada de cada individuo se expresaron en mg N-NH₄⁺ d⁻¹ g⁻¹ PSLC; los valores calóricos se obtuvieron utilizando el coeficiente nitrocalórico de 5.94 cal mg N-NH₄⁺ (Elliot y Davison, 1975).

Tanto en las mediciones del consumo de oxígeno como en la excreción nitrogenada, se emplearon de 13 a 15 organismos, en estado de intermuda, provenientes de cada combinación experimental. Los animales empleados se mantuvieron en ayunas 24 horas previas a los experimentos.

Exuvia (E)

Para determinar la tasa de muda de los camarones peneidos, se cuantificaron las exuvias producidas durante el periodo de aclimatación. Los resultados se expresaron como número de exuvias producidas diariamente ($m \cdot d^{-1}$). Las exuvias completas se recolectaron, se lavaron con agua destilada y se determinó su peso seco (PS).

En cada condición experimental, se obtuvo la relación del peso seco de la exuvia ($g \text{ PS}_E$) y la materia orgánica del organismo (PSLC), valores que se expresaron en $g \text{ PS}_E \cdot g^{-1} \text{ PSLC}$. El contenido calórico de las exuvias ($\text{cal } g^{-1} \text{ PS}$), se determinó en un mínimo de cinco muestras por condición experimental, para lo cual se empleó una bomba calorimétrica Parr.

La energía relacionada con la formación de la exuvia (E ; $\text{cal} \cdot d^{-1} \cdot g^{-1} \text{ PSLC}$), se calculó acorde a Logan y Epifanio (1978), para lo cual se utilizó la ecuación:

$$E = \left(g \text{ PS}_E \cdot g^{-1} \text{ PSLC} \right) \left(\text{cal } g^{-1} \text{ PS}_E \right) \cdot m \cdot d^{-1}$$

CRECIMIENTO (C)

La tasa de crecimiento de los camarones peneidos aclimatados a las diferentes condiciones experimentales, se calculó del incremento individual de biomas (PS, g) entre el tiempo de aclimatación (21 días); los resultados obtenidos se relacionaron con el PSLC de los organismos y se expresaron como $m \cdot g \text{ PS } d^{-1} \cdot g^{-1} \text{ PSLC}$. Estos valores se transformaron en unidades de energía una vez determinado el contenido calórico de los organismos ($\text{cal } mg^{-1} \text{ PS}$).

Asimilación (As)

La energía asimilada del alimento ingerido (As) se calculó directamente de la suma de la energía canalizada a crecimiento somático (C), la utilizada en los procesos metabólicos (R), y la perdida vía la excreción nitrogenada (N) y en el exoesqueleto (E), procesos fisiológicos que se expresaron en cal d^{-1} o $^{-1}\text{P.S.L.C.}$

$$As = C + R + N + E$$

El valor obtenido de la energía contenida en el alimento asimilado, se empleó para calcular la eficiencia neta de crecimiento, $K_2 = C/As$, y para conocer la proporción de la energía asimilada invertida en los diferentes procesos (R/As , N/As y E/As).

Eficiencia de Asimilación (Ef As)

Para determinar la eficiencia de asimilación del alimento ingerido, se utilizó la ecuación propuesta por Conover (1966a) y modificada por Condrey et al. (1972):

$$Ef As = \frac{I - H}{(I - H) I} \cdot 100$$

donde I y H son las razones entre el peso seco libre de cenizas y el peso seco del alimento suministrado (P.S.L.C./P.S.al) y de las heces producidas por los organismos (P.S.L.C./P.S. H), respectivamente.

Durante el período de aclimatación, las heces se colectaron diariamente, se lavaron con agua destilada y se secaron hasta peso constante con el fin de obtener el peso seco (PS). De cada condición experimental se analizaron un mínimo de tres muestras de heces, de 0.6 a 0.8 g PS cada una. Del alimento suministrado a los

camarones, se analizaron cinco muestras, de aproximadamente 1 g PS cada una. El PS/C tanto de las heces como del alimento se obtuvieron al incinerar las muestras en una mufla a 500°C, durante tres horas.

Para evitar una subestimación en la eficiencia de asimilación, debido a la probable asimilación de las cenizas del alimento ingerido, se empleó la corrección propuesta por Condrey *et al.* (1972):

$$E_f A_s \text{ corr.} = \frac{E_f A_s \quad A_u}{100 \quad A_f} \left(\frac{I(1-H)}{H(1-I)} \right) \times 100$$

donde A_u y A_f es la cantidad de cenizas en el alimento y en las heces, respectivamente y la razón A_u/A_f es la fracción de las cenizas asimiladas.

ANÁLISIS ESTADÍSTICO.

Para determinar las relaciones entre el peso húmedo (PH), el peso seco (PS) y el peso seco libre de cenizas (PS/C) de los camarones de las diferentes condiciones experimentales, se empleó el análisis de regresión lineal; la significatividad de las diferencias en los parámetros de estas ecuaciones, se determinó por medio del análisis de covarianza (Zar, 1977).

En cada condición experimental el consumo de oxígeno se expresó por la función $Y = a P^b$ y su correspondiente expresión linealizada $\log Y = \log a + b \cdot \log P$, donde Y es el consumo de oxígeno de cada espécimen ($\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1}$) y P es el peso seco libre de cenizas (PS/C) del organismo. La significatividad de las diferencias observadas por el efecto de la temperatura y de la salinidad, se

determinó mediante el análisis de covarianza (Zar, 1977).

Para el análisis de las demás respuestas fisiológicas evaluadas, se utilizó el Análisis Exploratorio de Datos, el cual se fundamenta en las propiedades de resistencia de la mediana. De tal manera, para cada respuesta se obtuvo la mediana y su respectivo intervalo de confianza (IC), éste último calculado a partir de la fórmula:

$$IC = M \pm 1.58 (AH / N),$$

donde M es la mediana, N es el número de datos y AH es la diferencia entre el cuartil superior y el cuartil inferior de los datos ordenados (Tuckey, 1977).

Para establecer la significatividad de las diferencias observadas, se utilizó la comparación de los intervalos de confianza de la mediana ($M \pm IC$; $\alpha = 0.05$; Tuckey, *op. cit.*). Tales diferencias se corroboraron empleando las pruebas no-parámétricas de comparación múltiple, Kruskal-Wallis y Newman-keuls (Zar, *op. cit.*).

RESULTADOS Y DISCUSION

En los ecosistemas lagunares estuarinos, los camarones están expuestos a la interacción de numerosos factores bióticos y abióticos, los cuales determinan su distribución y sobrevivencia. Entre los factores abióticos, destacan la temperatura y la salinidad, cuyas fluctuaciones pueden modificar tanto la captación de la energía del medio vía la ingestión del alimento, como la distribución de ésta en el organismo. De tal manera, tales factores pueden promover o inhibir las respuestas fisiológicas de los individuos y repercutir fundamentalmente en el crecimiento. La respuesta de los organismos ante las variaciones ambientales, dependerá de su potencialidad adaptativa y por ende fisiológica (Kinne, 1970; 1971).

En el presente estudio, los camarones se aclimataron a tres temperaturas (20, 25 y 30±1°C) y cinco salinidades (10, 15, 20, 25 y 30 ‰), las cuales representan las variaciones de los factores en su ambiente natural. En estas combinaciones, los camarones presentaron altas sobrevivencias, del 90 al 100%, valores similares a los reportados para la especie por Venkataramiah et al. (1974), lo cual es reflejo de la amplia tolerancia de los organismos ante las variaciones de la temperatura y la salinidad.

Es ampliamente conocida la gran capacidad osmoreguladora de los juveniles de *Penaeus aztecus*; hiperregulan en bajas salinidades e hiporregulan en altas, con puntos isosmóticos dependientes de la temperatura (Sánchez, 1979; Williams, 1960; Bishop et al., 1980; Castille y Lawrence, 1981).

La capacidad osmoreguladora de una especie, depende del balance mantenido entre la captación activa de iones y la permeabilidad

corporal, lo cual puede verse reflejado en el contenido de agua de los organismos (Charmanlier *et al.*, 1988). Al respecto el autor reporta para *Penaeus indicus* un aumento en el contenido de agua corporal conforme disminuye la salinidad; un comportamiento similar se obtuvo en *Callinectes sapidus* (Robinson, 1981).

PESO CORPORAL

Con el propósito de determinar el efecto de la temperatura y de la salinidad sobre el peso corporal de los juveniles de camarón *Penaeus aztecus*, se establecieron las relaciones del peso húmedo (PH), peso seco (PS) y peso seco libre de cenizas (PSLC). Los resultados de estas relaciones se señalan en las tablas 1 y 2 y en la figura 3.

Cabe mencionar que se determinó el PSLC de los camarones, ya que éste se considera el mejor indicador del peso de los organismos (y en particular cuando se relaciona con respuestas metabólicas) dado que se refiere a la materia orgánica, la cual es la biomasa metabólicamente activa (Johnson y Rees, 1988; Anger, 1991).

Tanto la temperatura como la salinidad, modificaron significativamente tanto la cantidad de agua incorporada por los organismos (PH-PS) como el contenido de materia orgánica (PSLC). En 20°C, el contenido de agua varió de 66 a 84%, en 25°C de 69 a 98% y en 30°C disminuyó considerablemente a valores de 39 a 64%.

La tendencia general en 20 y 25°C fué de una mayor acumulación de agua en las salinidades de 10 y 30‰, con valores de 79 a 84% y de 80 a 98%, respectivamente; los menores contenidos de agua en 20°C se registraron en 25 ‰ (66%) y en 25°C, en 20‰ (69%). De tal

manera, a partir de salinidades intermedias, el contenido de agua se incrementó hacia salinidades altas y bajas.

Por lo tanto, solamente en los juveniles de *P. aztecus* aclimatados en 20 y 25°C y en los intervalos de 10 a 25%.S y en 10 a 20 %.S respectivamente, la relación entre el contenido de agua y la salinidad del medio, pueden asociarse con la regulación del balance hídrico, como ha sido reportado por Charmantier *et al.*, (1988). Sin embargo, los valores del porcentaje acumulado de agua de los camarones, son similares a los reportados en otros peneidos, del 75 al 80% (Bishop *et al.*, 1980; Foreman, 1983; Charmantier *et al.*, *op. cit.*).

Ahora bien, en 30°C, no se observó una tendencia clara en cuanto al efecto de la salinidad sobre el contenido corporal de agua; el contenido del líquido vario del 48 al 64%, obteniéndose los menores valores, de 39% en 25%.S. De tal manera, el efecto de la temperatura fue altamente significativo en estas condiciones, al compararlo con los resultados obtenidos en 20 y 25°C.

Cabe mencionar que las relaciones establecidas entre el peso húmedo y la salinidad del medio, como reflejo de la capacidad osmoreguladora de los organismos, han sido determinadas en animales expuestos a cambios bruscos de la salinidad. Por lo tanto, dado el tiempo de aclimatación de los camarones (21 días) a las condiciones experimentales, es posible suponer que los especímenes han desplegado todas sus potencialidades fisiológicas y por ende, han alcanzado un nuevo estado estable fisiológico.

Al respecto, Somero y Hochachka (1971) mencionan que el tiempo de aclimatación de los organismos, es un factor importante en los estudios de regulación iónica y osmótica, debido a los ajustes tiempo-dependientes tanto en las respuestas endócrinas y

neuronales, en la síntesis proteica y de ácidos nucleicos, en la activación enzimática que altera el pool metabólico, así como cambios en el comportamiento.

Por lo tanto en organismos con tiempos prolongados de aclimatación, la relación del contenido de agua y la salinidad del medio, no es un buen indicador de la capacidad osmoreguladora de los individuos.

Por otra parte, los valores más bajos en cuanto al contenido de agua, se asocian consecuentemente con un mayor contenido de materia corporal (PS). Por lo tanto, si bien en los camarones aclimatados en 30°C, el contenido de agua es menor al reportado en la literatura, es posible suponer que en estas condiciones se incrementan todos los procesos metabólicos, entre ellos una mayor síntesis de tejido corporal y por ende un mayor crecimiento. Este aspecto será tratado posteriormente.

Con respecto a la relación de la materia orgánica (PSLC) con el peso seco de los camarones (PS), si bien tanto la salinidad como la temperatura ejercieron un efecto significativo, el efecto de este último factor fue más evidente. El PSLC constituyó del 84 al 94% del peso seco de los camarones en 20°C, del 86 al 94% en 25°C y del 88 al 90% en 30°C, valores mayores que los reportados para juveniles de *P. setiferus* (Foreman, 1983).

Por lo tanto, el incremento del contenido de materia orgánica fue dependiente del aumento de la temperatura. Dado que el PSLC, es la materia orgánica metabólicamente activa, es posible suponer un incremento en las respuestas metabólicas de los camarones por efecto de este factor, comportamiento comprobado en el presente estudio.

RESPUESTAS FISIOLÓGICAS SIMPLES

CONSUMO DE OXÍGENO.

El metabolismo respiratorio ha sido considerado un buen indicador para evaluar en los organismos acuáticos, la energía requerida para la actividad fisiológica general (Duncan y Klekovsky, 1975). En el ambiente estuarino, las respuestas metabólicas de los camarones peneidos parecen ajustarse a más de un factor; por lo tanto, es pertinente determinar como las demandas respiratorias causadas por variaciones en la salinidad pueden verse modificadas por cambios en la temperatura.

En los juveniles de *P. aztecus*, la tasa respiratoria se determinó de acuerdo a la ecuación $VO_2 = aP^b$. Las relaciones entre el consumo de oxígeno ($mg\ O_2 \cdot org^{-1} \cdot h^{-1}$) y el peso de los camarones (g PSLC) en cada condición experimental se resume en la tabla 3. En casi todas las combinaciones de temperatura y de salinidad, se obtuvieron correlaciones significativas ($P < 0.05$) a excepción de $20^\circ C - 10\%$ y $30^\circ C - 10\%$. ($P > 0.05$).

Tanto la temperatura como la salinidad, ejercieron un efecto significativo en el consumo de oxígeno de los camarones ($P < 0.05$). En todas las temperaturas experimentales, la salinidad modificó tanto la tasa respiratoria por unidad de peso ($a =$ ordenada), como la velocidad de consumo ($b =$ pendiente) ($P < 0.05$), a excepción de $25^\circ C$, donde las pendientes fueron similares ($P > 0.05$). Por otra parte, en todas las salinidades, la temperatura afectó significativamente las ordenadas ($P < 0.05$), no así las pendientes ($P > 0.05$) a excepción de 15% , en donde éstas fueron diferentes ($P < 0.05$).

Los resultados obtenidos en cuanto al consumo de oxígeno peso-específico ($\text{mg O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{FSLC} \cdot \text{h}^{-1}$) son similares a los reportados en la literatura para otros crustáceos y en particular para *Penaeus* sp. (Venkataramiah et al., 1974; Foreman, 1983; Scelso y Zúñiga, 1987; Kosas et al., 1992a; 1992b; Sánchez et al., 1991). Sin embargo llama la atención los altos valores registrados en las pendientes. Los resultados obtenidos muestran un desviación de los reportados para la mayoría de los organismos acuáticos, entre 0.6 y 1.0 (Alcaraz, 1974). Es posible suponer que esto sea debido a la alta tasa metabólica de los juveniles de camarón, producto de su elevada actividad (Venkataramiah et al., op. cit.; Bishop et al., 1980; Williams, 1984); sin embargo, no se cuenta con una explicación satisfactoria al respecto.

Con respecto a la temperatura, el consumo de oxígeno de los juveniles de *P. aztecus* mostró una dependencia directa con el factor: la tasa respiratoria se incrementó significativamente al aumentar la temperatura de aclimatación (Tabla 3 y 4; Figura 4a). Estos resultados son similares a los reportados por diversos autores para los peneidos y en general para los organismos poiquilotermos. En este sentido, es ampliamente conocido que el factor temperatura modifica la tasa metabólica de los organismos acuáticos, como consecuencia de su efecto acelerador sobre las reacciones bioquímicas (Kinne, 1970; Prosser, 1991).

En relación a la salinidad, es conocido que la tasa metabólica puede verse afectada por la presión osmótica del medio, y el tipo de respuesta depender del grado de eurihalinidad de la especie; el consumo de oxígeno puede incrementarse en bajas salinidades, reducirse en altas o bien incrementarse tanto en altas como en bajas salinidades (Kinne, 1971). Este comportamiento se relaciona con el gasto energético asociado con la regulación osmótica del medio interno de los organismos, ante cambios de la salinidad; por

lo tanto, se considera una mínima inversión de energía hacia la osmoregulación, en el punto isosmótico de la especie.

Sin embargo, los resultados obtenidos del consumo de oxígeno de *Penaeus aztecus* en 20 y 25°C difirieron del comportamiento señalado; las mayores tasas respiratorias se obtuvieron en 20 y 25°C, respectivamente (Tabla 3 y 4; Fig. 4a).

Se ha reportado para los juveniles de *P. aztecus*, puntos isosmóticos de 14.5, 29 y 31‰ en organismos aclimatados a 20, 25 y 30°C respectivamente (Sánchez, 1971), de 19, 22, 24 y 27‰ en especímenes mantenidos en 18, 23, 28 y 33°C (Bishop et al., 1980) y de 23.5 a 28.2‰ dependiendo de la temperatura de aclimatación (William, 1960; Castille y Lawrence, 1981).

Por lo tanto, considerando lo anterior, las variaciones observadas en el consumo de oxígeno de *P. aztecus* por efecto de la salinidad en 20 y 25°C, no están relacionadas directamente con procesos de osmoregulación. Resultados similares han sido reportados para juveniles de la misma especie, así como para otros crustáceos (Venkataramiah et al., 1974; Nelson et al., 1977; Bishop et al., *op. cit.*; Morerira et al., 1983; Puig y Sanz, 1987).

De tal manera, es probable suponer que las respuestas observadas en estas temperaturas experimentales, están relacionadas tanto con la historia previa de aclimatación de los organismos, como por el efecto combinado de la temperatura y la salinidad, más que por el efecto aislado de este último factor. Al respecto, Zein-Eldin y Aldrich (1965) señalan que otros factores tales como la disponibilidad de alimento y la protección, son factores de mayor importancia que la salinidad *per se*, en la determinación de la distribución, sobrevivencia y crecimiento de los camarones, y donde tales factores dependen en alto grado de la interacción de la

salinidad y de la temperatura.

Si bien tanto la temperatura como la salinidad actúan en concierto, aparentemente la temperatura ejerce un mayor efecto. En 30°C, fue la única temperatura experimental en la cual se observó una dependencia del consumo de oxígeno con respecto a la salinidad del medio; a partir de 25‰S, la tasa respiratoria se incrementó conforme disminuyó la salinidad (Tabla 3 y 4; Fig. 4a). Por lo tanto, sólo en esta temperatura experimental el incremento de la tasa respiratoria, puede asociarse con una inversión de energía en procesos de osmoregulación. Aparentemente en estas condiciones, el metabolismo respiratorio corre a una velocidad alta, poco económica para la especie y requiere de un gasto energético alto para regular su medio interno.

EXCRECION NITROGENADA.

Los crustáceos acuáticos se caracterizan por ser amoniotéticos, dado que entre el 50 al 90% de los productos finales del catabolismo de las proteínas, son excretados como amonio. La excreción nitrogenada, es un proceso fisiológico que puede ser modificado por numerosos factores bióticos y abióticos, entre los que destacan la naturaleza de la dieta, la cantidad de alimento ingerido, el estado de muda, la edad, la temperatura y la salinidad (Regnault, 1987).

Con respecto a la salinidad, se ha reportado que este factor parece estar asociado inversamente con la tasa de excreción nitrogenada; esto es, en ambientes diluidos se incrementa la producción de amonio y en ambientes de elevada salinidad, ésta se reduce (Spaargaren, 1982; Spaargaren et al., 1982).

Ha sido documentado que la excreción de amonio puede estar dada por transporte activo a través del intercambio de iones $\text{Na}^+/\text{NH}_4^+$, por transporte pasivo de los iones NH_4^+ o NH_3 , o bien puede darse una combinación de los dos procesos. Si bien hay una amplia controversia al respecto, puede establecerse que en organismos osmoreguladores, el transporte activo ocurre en ambientes diluidos y el pasivo, en ambientes concentrados o isosmóticos (Kormanik y Cameron, 1980; Pressley et al., 1981).

El incremento de la excreción nitrogenada en bajas salinidades se asocia con el papel del amonio en mantener la reserva general de alkali del animal, en un estrés hipoosmótico. En estas condiciones, el organismo incorpora un mayor volumen de agua del medio y tiende a perder las sales Na^+ y K^+ al medio a través de la orina, para regular el balance de agua. Dado que estas sales son incorporadas del medio activamente a costa de energía, el ion NH_4^+ reemplaza los iones alkali en la formación de orina (Spaargaren et al., 1982).

En este sentido, Regnault (1987) señala que la relación entre la salinidad y la producción de amonio, puede ser establecida a partir del conocimiento de las capacidades osmoreguladoras de las especies, siendo más adecuado señalar que la tasa de excreción nitrogenada se incrementa cuando los organismos hiperregulan y decrece cuando hiporegulan.

Dado el comportamiento hiper-hiporegulador de los juveniles de *Penaeus aztecus*, se esperaría esta tendencia en la tasa de excreción nitrogenada de los camarones, por efecto de la salinidad del medio.

Los resultados obtenidos de la tasa de excreción de amonio ($\text{mg N-NH}_4^+ \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{PSLC} \cdot \text{h}^{-1}$) se señalan en la Tabla 5; la energía involucrada en este proceso se muestra en la Tabla 3 y en la Figura

4b. Tanto la temperatura como la salinidad, modificaron significativamente la excreción nitrogenada ($P < 0.05$).

El comportamiento de la producción de amonio por efecto de estos factores, mantienen de manera general el mismo patrón que los observados para la tasa respiratoria. De tal manera, el efecto esperado de la salinidad sobre la excreción de los productos nitrogenados sólo se observó en los organismos aclimatados a 30°C; esto es, existe una relación inversa entre la salinidad del medio y la producción de amonio. Este comportamiento ha sido reportado en *F. japonicus* (Spaargaren et al., 1982) y en otros crustáceos decápodos (rev. en Regnault, 1987).

Al igual que para la tasa respiratoria, solamente en la temperatura experimental de 30°C se evidenció el efecto de la salinidad sobre la capacidad osmoreguladora de la especie. De tal manera, sólo en altas temperaturas, las respuestas metabólicas de los juveniles de *F. aztecus* parecen asociarse con los procesos regulación osmótica de los organismos.

En relación al efecto de la salinidad sobre la tasa de excreción nitrogenada en los camarones aclimatados en 20 y 25°C, se observó que las mayores producciones de amonio se obtuvieron en las salinidades intermedias de 20‰S, en las cuales es posible suponer una mayor estabilidad del medio interno de los camarones. Por lo tanto es probable que en 20 y 25°C, la interacción con otros factores ejerzan un mayor efecto sobre la excreción nitrogenada, que el efecto individual de la salinidad, de manera similar a lo reportado para la tasa respiratoria.

Un factor que ejerce un efecto marcado en la producción de amonio, es la disponibilidad de alimento en relación tanto al tipo de dieta como a la cantidad de alimento ingerido. En este sentido, se ha

reportado una relación directa entre la cantidad de alimento ingerido y la tasa de excreción nitrogenada en *Macrobrachium rosenbergii* (Nelson et al., 1977), *Crangon franciscorum* (Nelson et al., 1979), *Rhynchocinetes typus* (Zúñiga et al., 1984) y *Macropelasma africanus* (Cockcroft y McLachlan, 1987).

Si bien en el presente estudio, no se evaluó cuantitativamente la tasa de ingestión de *P. aztecus*, se pudo observar que la salinidad modificó la ingestión del alimento suministrado a los camarones. En 20°C, fué evidente una mayor cantidad de alimento remanente en las salinidades de 10, 15 y 30‰S; en 25°C, esta tendencia fué mayor en 10 y 15‰. Por lo tanto las mayores tasas de excreción nitrogenada en 20 y 25°C, pueden ser reflejo de un incremento del catabolismo de las proteínas de la dieta, asociado con una mayor ingestión de alimento. De tal manera, es posible suponer que el comportamiento de la excreción nitrogenada en estas condiciones experimentales es reflejo de la cantidad del alimento ingerido por los camarones, proceso que es fuertemente modulado por la salinidad.

Considerando lo anterior, es posible suponer que en las diferentes condiciones experimentales, esta ingestión diferencial de alimento se verá reflejada en la cantidad de energía incorporada en el crecimiento. Esta relación será analizada posteriormente.

En relación a la temperatura, ha sido ampliamente documentado en crustáceos, el incremento de la tasa de producción de amonio por aumento del factor, donde la relación de la tasa de excreción y la temperatura se modifica en función de la especie y el intervalo de temperatura considerado (Regnault, 1987).

En el presente estudio, se observó el efecto significativo de la temperatura sobre la producción de amonio ($P < 0.05$). De manera general, en los organismos aclimatados en 25 y 30°C se observó un

incremento del 98% en la tasa de excreción nitrogenada por efecto del aumento de la temperatura. Este comportamiento es similar al reportado en *Penaeus indicus* (Spaargaren et al., 1982) y en *Macropetasma africanus* (Cockcroft y McLachlan, 1987).

Sin embargo, llama la atención los resultados obtenidos en 20°C, en donde se registró un incremento significativo en la excreción nitrogenada, comportamiento inverso a lo esperado. Es posible suponer que los resultados obtenidos sean producto de una sobreestimación en la cuantificación del amonio excretado, dado que en 20°C el método empleado en las determinaciones, difiere del utilizado en las condiciones experimentales de 25 y 30°C.

Cabe mencionar que las tasas de excreción nitrogenada de los juveniles de *Penaeus aztecus* en todas las condiciones experimentales, se encuentran comprendidos en los intervalos reportados para los crustáceos decápodos.

FORMACION DE LA EXUVIA.

En los crustáceos como en todos los artrópodos, el crecimiento se asocia con la pérdida y la rehovación periódica del exoesqueleto. Por lo tanto, la formación del exoesqueleto es una parte integral del crecimiento, pero es una pérdida dado que es eliminada (exuvia) cuando ocurre la muda (Anger, 1991).

En los crustáceos acuáticos y en particular en el camarón *Penaeus aztecus* en condiciones ambientales adecuadas, el incremento en el crecimiento se asocia con una mayor frecuencia de muda. Este comportamiento ha sido descrito en las postlarvas planctónicas de la especie (López, 1992). Sin embargo, es escasa la literatura

relacionada con el efecto de la temperatura y de la salinidad sobre el proceso de muda en juveniles peneidos.

En lo juveniles de *P. aztecus*, tanto la temperatura como la salinidad modificaron significativamente ($P < 0.05$) tanto la tasa de muda ($e.d^{-1}$), como la relación del peso seco de la exuvia con la materia orgánica del organismos ($g\ PSe.g^{-1}PSLC$). Sin embargo, en las diferentes condiciones experimentales no se observó un patrón claro del efecto de la salinidad (Tabla 7).

El efecto de la temperatura fue evidente sobre la frecuencia de muda de los camarones. La tasa de muda, de $0.05-0.07\ e.d^{-1}$ en $20^{\circ}C$, se incrementó a $0.68-0.10\ e.d^{-1}$ en $25^{\circ}C$ y a $10-11\ e.d^{-1}$ en $30^{\circ}C$, lo que puede relacionarse a periodos de intermuda de 14 a 20 días de duración en $20^{\circ}C$, de 10 a 13 días en $25^{\circ}C$ y de 9 a 10 días en $30^{\circ}C$; por lo tanto es notoria la reducción del periodo de intermuda conforme se incrementa la temperatura. Dado que la tasa de muda se relaciona con el crecimiento de los organismos, es de esperar que en la temperatura intermedia ($25^{\circ}C$) y en la alta ($30^{\circ}C$), se obtengan los mayores crecimientos en los juveniles de *Penaeus aztecus*.

Cabe mencionar que los valores obtenidos de la tasa de muda en los juveniles de *P. aztecus*, son mayores que los reportados para los juveniles de *P. setiferus* en el medio natural (Foreman, 1983; el autor señala para la especie, periodos de intermuda de 5 días en animales capturados en temperaturas de 24 a $27^{\circ}C$ y en salinidades de 26 a 29% . Por lo tanto es de esperar mayores tasas de crecimiento de los juveniles de *P. setiferus* en el medio natural que en *P. aztecus*; este comportamiento que ha sido documentado en la literatura.

Ahora bien, para determinar la energía asociada con la formación de

la exuvia ($\text{cal} \cdot \text{d}^{-1} \cdot \text{g}^{-1} \text{PSLC}$) fue necesario obtener el contenido calórico de la exuvia; los valores obtenidos de $2121.6 \pm 408.1 \text{ cal} \cdot \text{g}^{-1} \text{PS}$ fueron independientes tanto de la temperatura como de la salinidad ($P < 0.05$). Estos resultados fueron mucho mayores que los contenidos de las exuvias reportados para otros crustáceos (Moolt y Epifanio, 1974; Nelson *et al.*, 1977; Logan y Epifanio, 1978).

Tanto la temperatura como la salinidad modificaron significativamente la energía asociada con la formación del la exuvia en los juveniles de *P. aztecus* ($P < 0.05$). Sin embargo no pudo establecerse un patrón claro del efecto de estos factores (Tabla B; Fig. 5). Por lo tanto es probable suponer que la interacción del efecto de la temperatura y de la salinidad, enmascaró el efecto individual de los factores. Los mayores gastos energéticos ($\text{cal} \cdot \text{d}^{-1} \cdot \text{g}^{-1} \text{PSLC}$) se obtuvieron en las combinaciones de $20^\circ\text{C}-25\text{S}$ (28.6), de $25^\circ\text{C}-25\text{S}$ (14.98) y de $30^\circ\text{C}-15\text{S}$ (23.50).

INTEGRACIONES FISIOLÓGICAS

CRECIMIENTO.

El crecimiento, es un proceso que involucra numerosas respuestas fisiológicas y como tal, puede ser considerado como un índice de cuán adecuado es el desarrollo de una especie ante variaciones en las variables ambientales. En los crustáceos estuarinos, el crecimiento es modulado fuertemente por la temperatura y la salinidad del medio; este proceso se ve más restringido a menores intervalos de los factores, que la sobrevivencia (Venkataramiah et al., 1974; Chakraborti et al., 1986).

Aparentemente, el crecimiento de los juveniles de *Penaeus aztecus*, fué modificado significativamente por la temperatura y la salinidad, tanto de manera independiente como combinada ($P < 0.05$). Los resultados obtenidos de las tasas de crecimiento (mg PH.d^{-1}) se señalan en la Tabla 9 y en la Figura 6.

En todas las temperaturas experimentales, el crecimiento diario fué mayor en las salinidades intermedias de 20 y 25‰. En 20, 25 y 30°C, las mayores tasas se observaron en 25‰S (44.8 mg PH.d^{-1}), 20‰S (51.4 mg PH.d^{-1}) y 25‰S (53.6 mg PH.d^{-1}) respectivamente; en todos los casos las menores tasas de crecimiento se registraron en la salinidad menor (10‰) y en la mayor (30‰).

El efecto de la salinidad fué más evidente en 20°C, donde se obtuvo una notable reducción del crecimiento diario en 10 y en 30‰; en estas combinaciones, se registraron las menores tasas de crecimiento, de 4.3 mg P.d^{-1} , de todas las condiciones experimentales.

Dado que el crecimiento es reflejo de las respuestas metabólicas de los organismos, los factores que modifican tales respuestas, modifican consecuentemente la tasa de crecimiento de los individuos. En este sentido, el efecto de la temperatura y de la salinidad sobre la tasa respiratoria y la tasa de excreción nitrogenada de los juveniles de *Penaeus aztecus*, se verá traducido en el crecimiento de los camarones.

Por lo tanto, los crecimientos observados en las temperaturas experimentales, están relacionados con el efecto de la salinidad sobre la ingestión del alimento suministrado a los organismos, por un lado y sobre el comportamiento osmoregulador de la especie, por otro. Así, en las salinidades intermedias, los mayores crecimientos registrados, son producto tanto de la estabilidad del medio interno de los organismos, como de un mayor consumo del alimento suministrado a los individuos.

Al respecto, se ha reportado el efecto de la salinidad y de la temperatura sobre la tasa de ingestión de alimento y el crecimiento en "juveniles tempranos" de *P. aztecus* (Venkataramiah et al, 1974). El autor obtuvo en 20, 26 y 31°C y en bajas salinidades (8.5 y 17‰) los mayores consumos de alimento y los mayores crecimientos, con una mejor utilización del alimento consumido en 26°C; sin embargo, este comportamiento fue evaluado en camarones de 0.03 a 0.5 mg PH, los cuales habitan ambientes más diluidos que los juveniles de la misma especie.

Sin considerar los menores incrementos en peso diario, las tasas de crecimiento obtenidas en los juveniles de *Penaeus aztecus* en las diferentes condiciones experimentales, de 13.3 a 53.8 mg PH.d⁻¹, son mayores a las registradas para otros peneidos. Se reportan tasas de crecimiento máximo de 14.7 mg PH.d⁻¹ (1.50 mm.d⁻¹) en juveniles de *P. setiferus* Formenan, 1983) y de 0.8 a 1.4 mm.d⁻¹ en

juveniles de *P. monodon*, en el medio natural) (Chalraberti *et al.*, 1986).

Es posible suponer que estas diferencias sean debidas a que los juveniles de *P. aztecus* al no estar expuestos a las presiones del medio natural, como búsqueda de alimento, competencia, predación y fluctuaciones diarias en las variables ambientales, entre otras, pueden canalizar una mayor cantidad de la energía contenida en el alimento ingerido, hacia crecimiento.

Sin embargo, los resultados del crecimiento obtenido en los juveniles de *Penaeus aztecus* en condiciones experimentales, reflejan la alta capacidad fisiológica de la especie y su potencialidad adaptativa ante variaciones ambientales en la temperatura y la salinidad. Aparentemente, las condiciones más benéficas para el desarrollo de los camarones en todas las salinidades, se relacionan con temperaturas intermedias y altas (25 y 30°C). En el medio natural, estas condiciones se asocian con dos temporadas climáticas, seca-caliente y lluviosa, y es precisamente en estas temporadas, donde se registran las mayores abundancias y las mayores capturas de los juveniles del camarón *Penaeus aztecus*.

La energía involucrada en el crecimiento de *P. aztecus* se obtuvo al expresar este proceso en $\text{cal}\cdot\text{d}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}\text{PS}$, para lo cual se determinó el contenido calórico de los organismos (Anexo 1). Este contenido calórico fué modificado por la temperatura ($P<0.05$) no así por la salinidad ($P>0.05$). Los valores medianos obtenidos de 5023.6 a 5675.2 $\text{cal}\cdot\text{g}^{-1}\text{PS}$ son similares al contenido calórico reportado para larvas de *Macrobrachium rosebergii* (Stephenson y Knight, 1979) pero mucho mayores que las obtenidas para juveniles de la misma especie (Nelson *et al.*, 1977c) y para larvas de otros crustáceos (Mootz y Epifanio, 1987a; Logan y Epifanio, 1978).

Es posible suponer que estas diferencias sean debidas al elevado contenido de materia orgánica de los juveniles de *P. aztecus* (0.84 g FSLC.gPH⁻¹). De igual manera, se ha reportado que los organismos que habitan ambientes inestables tienen un mayor contenido calórico que los que habitan ambientes estables, debido a su composición química (Griffiths, 1977).

Los resultados de la energía asociada con el crecimiento de los juveniles de *P. aztecus* en las diferentes condiciones experimentales, se señalan en la Tabla 10 y en la Figura 7. Si bien los resultados mantienen el mismo comportamiento mencionado anteriormente para el crecimiento diario, el efecto de la temperatura fué mucho más evidente.

EFICIENCIA DE SIMILACION.

Para determinar la eficiencia de asimilación del alimento suministrado a los juveniles de *Penaeus aztecus*, se empleó el método indirecto de Conover (1966a), modificado por Condrey *et al.* (1977), para lo cual se establecieron las relaciones del contenido de la materia orgánica (FSLC) y la materia inorgánica (cenizas) tanto del alimento ingerido como de las heces producidas por los camarones. Este método, elimina la necesidad de colectar y de cuantificar la totalidad del alimento ingerido, del alimento remanente y de las heces producidas por los organismos, actividades que presentan serias dificultades en el trabajo experimental con organismos acuáticos (Conover, 1966a; 1966b; Forster y Gabot, 1971).

La eficiencia de asimilación en los organismos acuáticos, puede verse modificada por el contenido de cenizas de la dieta. Se ha

reportado que las dietas con un bajo contenido en cenizas, parecen ser asimiladas más eficientemente, que aquellas con un alto contenido en cenizas (Conover, *op. cit.*: Bjorndal, 1985).

En el presente estudio, los juveniles de *P. aztecus* fueron mantenidos con alimento balanceado, con un contenido de 35% de proteína y formulado para camarones por la empresa Purina*. Las fracciones de la materia orgánica y de las cenizas de este alimento, fueron de 92.2% y 7.8%, respectivamente. Por lo tanto, dado el bajo contenido en cenizas, es posible suponer una alta eficiencia de asimilación del alimento suministrado.

Debido a que los camarones en las diferentes condiciones experimentales fueron alimentados con la misma dieta, las variaciones en los valores obtenidos de las eficiencias de asimilación serán debidos lógicamente al efecto de la temperatura y la salinidad.

Sin embargo, la eficiencia de asimilación fue modificada significativamente por la temperatura ($P < 0.05$), no así por la salinidad ($P > 0.05$). Por lo tanto, los resultados obtenidos en las diferentes salinidades, se unificaron en cada temperatura experimental (Tabla 12; Fig. 7).

Debido a que se ha reportado en crustáceos acuáticos que las cenizas del alimento pueden ser asimiladas (Forster y Gabol, 1971; Condrey *et al.*, 1977), se calculó la proporción de cenizas asimiladas del alimento y se corrigió la eficiencia de asimilación de los juveniles de *P. aztecus*, para lo cual se utilizó la ecuación sugerido por Condrey *et al.* (*op. cit.*). Bjorndal (1985) señala que

* El analisis quimico proximal de este alimento, se senala en el Anexo 2.

estas cenizas son asimiladas debido a que contienen minerales esenciales para el mantenimiento y crecimiento de los organismos.

Los resultados obtenidos de las cenizas asimiladas en *F. aztecus*, muestran un incremento significativo en la asimilación de esta fracción, conforme aumenta la temperatura ($P < 0.05$). La asimilación de esta fracción aumentó de 8.6% en 20°C, a 14.9% en 25°C y a 23.3% en 30°C.

En los juveniles de *Penaeus aztecus*, se observó que el aumento de la temperatura, incrementó las respuestas metabólicas y el crecimiento. Por lo tanto, es posible suponer que el aumento en la eficiencia de la asimilación de las cenizas, sea producto de la necesidad de los organismos de incorporar una mayor cantidad de minerales, requeridos para su mantenimiento y crecimiento.

Ahora bien, cabe recordar que la salinidad del medio, modificó significativamente la tasa de ingestión del alimento suministrado a los camarones; sin embargo, dado que la salinidad no afectó la eficiencia de asimilación de los organismos en las temperaturas experimentales, es posible suponer que no existe una relación entre estos dos procesos. Resultados similares han sido reportados en el copépodo *Calanus hyperboreus* (Conover, 1966a) y en juveniles de *Callinectes similis*, *C. rathbunae* y *C. sapidus* (Rosas, 1989). Los autores coinciden en señalar que la eficiencia de asimilación, está más relacionada con la composición química del alimento, que con la cantidad ingerida.

La eficiencia de asimilación corregida por las cenizas asimiladas (U), varió de 82.2% en 20°C, a 78.5% en 25°C y a 77.2% en 30°C, siendo estas diferencias significativas ($P < 0.05$). Los resultados obtenidos, son menores a las eficiencias de asimilación de 86.4%, reportadas en juveniles de *Macrobrachium rosebergii* (Nelson et

al., 1977) y de 94% a 96% en juveniles de *Penaeus setiferus* (Formena, 1983). Sin embargo, son comparables a las eficiencias de asimilación de 80 a 85% en juveniles de *Penaeus aztecus* y *Penaeus setiferus* (Condrey et al., 1977), de 79.6 a 95.1% en *Palaemon serratus* (Forster y Gabot, 1971), de 81% en *Callinectes rathbunae* (Rosas et al., en prensa) y mayores a las reportadas en larvas de diversos crustáceos (Stephenson y Knight, 1980; Dawirs, 1983; Kurnaly y Jones, 1989; Anger, 1990).

Los valores obtenidos en los juveniles de *Penaeus aztecus*, sugieren que los camarones convierten la energía del alimento ingerido, en energía disponible para los diferentes procesos fisiológicos, con un alto grado de eficiencia. Sin embargo, esta eficiencia aumenta significativamente conforme disminuye la temperatura de aclimatación. Si se consideran las respuestas fisiológicas previamente evaluadas, en la condición de 20°C, el desarrollo de los camarones, es el menos adecuado. Por lo tanto, es posible suponer que ante estas condiciones ambientales, los organismos tienden a eficientizar el empleo de la energía contenida en el alimento asimilado, para cubrir sus demandas energéticas.

ASIMILACION - BALANCE ENERGETICO.

El balance energético de los juveniles de *Penaeus aztecus*, se determinó a partir de la integración de las respuestas fisiológicas evaluadas. De tal modo, los valores medianos del consumo de oxígeno (R), la excreción nitrogenada (N), la formación de la exuvia (E) y el crecimiento (C), expresados en $\text{cal. d}^{-1} \text{ g}^{-1}\text{PSLC}$, permitieron calcular la energía asimilada del alimento ingerido (As) en los camarones.

El efecto significativo de la salinidad y de la temperatura sobre las respuestas fisiológicas evaluadas, se vio reflejado consecuentemente en la energía asimilada por los camarones, la cual fue notoriamente modificada por la interacción de estos factores (Tabla 12; Fig. 9). Como era de esperarse, la energía asimilada se incrementó conforme aumentó la temperatura en respuesta al incremento de las tasas fisiológicas ($P < 0.05$); a su vez, en cada temperatura experimental, las variaciones por efecto de la salinidad fueron significativas ($P < 0.05$).

En los camarones aclimatados en 20°C, la energía asimilada (cal. $d^{-1}.g^{-1}$ PSLC) varió de 88.98 a 301.50; los menores valores, de 109.59 y de 88.98, se obtuvieron en las salinidades de 10 y 30‰, respectivamente y los mayores, de 301.50 y 203.38, se registraron en las salinidades de 20 y 25‰. En 25°C, la energía asimilada por los camarones, se incrementó a valores de 139.75 a 199.88 cal. $d^{-1}.g^{-1}$ PSLC; en esta condición, las menores energías asimiladas, de 139.75 y 140.54, se registraron en 10 y 30‰, respectivamente, en tanto la mayor energía asimilada, de 199.88, se obtuvo en 25‰. En 30°C, la energía asimilada aumentó a valores de 176.13 a 273.90 cal. $d^{-1}.g^{-1}$ PSLC; la menor energía asimilada, de 176.13, se obtuvo en 30‰ y la mayor, de 273.90, en 15‰.

Los mayores valores obtenidos de la energía asimilada en los juveniles de *Penaeus aztecus*, con comparables al resultado teórico de 228.4 cal. $d^{-1}.g^{-1}$ PSLC reportado para juveniles de *P. aztecus* (Bishop et al., 1980), a la energía asimilada en *Callinectes rathbunae* de 248.6 cal. $d^{-1}.g^{-1}$ PSLC (Rosas et al., en prensa) y de 244.99 cal. $d^{-1}.g^{-1}$ PSLC, reportado para los juveniles de *Macrobrachium rosebergii* (Nelson et al., 1977c).

Ahora bien, en 20°C, al igual que en las respuestas fisiológicas evaluadas, el comportamiento de la energía asimilada por los camarones, es reflejo del efecto de la salinidad sobre la tasa de ingestión del alimento suministrado, más que por la estabilidad del medio interno de los organismos. Cabe recordar que en 25‰, condición en la cual se obtuvo el mayor crecimiento, es probable que los organismos hiperregulen, esto es, se encuentran en una salinidad mayor que la de su punto isosmótico.

En 25°C, el comportamiento de la energía asimilada, es consecuencia tanto de la estabilidad del medio interno de los camarones, como del efecto de la salinidad sobre la tasa de ingestión del alimento. En esta condición experimental, las mayores asimilaciones se obtuvieron en las salinidades intermedias (20 y 25‰), las cuales se asocian con probables condiciones isosmóticas para la especie; de igual manera, en estas salinidades se observaron los mayores consumos de alimento. Obviamente en estas condiciones, se registraron los mayores crecimientos.

Por otra parte, el comportamiento de la energía asimilada en 30°C, se asocia directamente con el comportamiento osmoregulador de la especie; las mayores energías asimiladas obtenidas en las salinidades más bajas (10 y 15‰) son reflejo del gasto energético involucrado en la regulación osmótica de los camarones, al encontrarse en medios hiposmóticos; consecuentemente, en estas condiciones las mayores energías asimiladas se relacionaron con los menores crecimientos.

Llama la atención el efecto de la temperatura sobre la relación entre la energía asimilada y la eficiencia de asimilación del alimento ingerido, en los juveniles de *P. aztecus*; esto es, a menor temperatura, es menor la cantidad de energía asimilada, pero es mayor la eficiencia de asimilación.

En este sentido, los resultados obtenidos difieren a los reportados por Beamish et al. (1975); los autores señalan que un incremento en la temperatura tiende a incrementar todas las respuestas metabólicas y en consecuencia se incrementa la eficiencia de asimilación del alimento, para responder al aumento de las demandas energéticas del organismo.

Sin embargo, cabe recordar que a nivel general, el desempeño fisiológico de los juveniles de *P. aztecus* se reduce en bajas temperaturas, lo que se refleja en valores menores de la energía asimilada y por lo tanto, en estas condiciones (20°C), los camarones tienden a eficientizar la asimilación del alimento ingerido, para cubrir sus demandas energéticas.

Ahora bien, la distribución de esta energía asimilada hacia cada uno de los procesos fisiológicos de los organismos, brinda una mayor información sobre la eficiencia de utilización de la energía asimilada. Estas proporciones energéticas, esto es, el porcentaje de energía asimilada a cada proceso fisiológico tiene una gran utilidad, máxime cuando se refiere a la eficiencia neta de crecimiento ($k_2=C/As$); esta información, es empleada para conocer y predecir la producción en términos de biomasa o de energía, de una población en su ecosistema ó de una población en sistemas de cultivo (Klekovsky y uncan, 1975).

Las proporciones en las cuales los juveniles de *Penaeus aztecus*, canalizaron la energía asimilada hacia los diferentes procesos fisiológicos se señalan en la Tabla 13 y en la Figura 9); lógicamente, las proporciones de utilización de esta energía fue modificada por la temperatura y la salinidad.

En la temperatura experimental de 20°C, los organismos canalizaron la mayor parte de la energía asimilada a la respiración, la

excreción nitrogenada y el crecimiento, en ese orden. En 25 y 30°C, las mayores proporciones energéticas se relacionaron con la respiración y el crecimiento.

En los estudios sobre el balance energético de los crustáceos acuáticos, frecuentemente no se considera la energía asociada con los procesos de excreción nitrogenada y la formación de la exuvia, o bien se asume que la inversión energética es mínima (Kurmaly *et al.*, 1989).

Sin embargo, en los camarones aclimatados en 20°C, la cantidad de energía asimilada invertida tanto en la producción de amonio como en la formación de la exuvia, varió dependiendo de la salinidad, de 13.5 a 34.7% y de 1.1 a 17.2%, respectivamente. En 25°C, del 0.4 a 6.4% de la energía asimilada se invirtió en la excreción nitrogenada y del 6.6 a 9.8% se canalizó a la formación de la exuvia; en 30°C, la proporción de la energía asimilada involucrada en la producción de amonio y en la formación de la exuvia, fue de 1.7 a 6% y de 1.3 a 7.6%, respectivamente.

Kurmaly *et al.* (*op. cit.*), señala que en los invertebrados acuáticos, dependiendo de la salinidad del medio la cantidad de energía canalizada a la excreción nitrogenada, puede representar hasta el 35% de la energía asimilada. A su vez, Anger (1990) reporta en las larvas de cangrejos brachiuros, pérdidas nitrogenadas del 30 al 47% de la energía asimilada.

Estos valores son comparables sólo a los resultados obtenidos en los camarones aclimatados en bajas temperaturas (20°C); por lo tanto, es importante considerar además, la dependencia de estas pérdidas energéticas con la temperatura. Los resultados obtenidos en los juveniles de *P. aztecus* en temperaturas intermedias (25°C) y altas (30°C), son similares a los reportados para juveniles de

P. setiferus, de 6.5 a 9.3% (Formena, 1983).

En relación a la cantidad de energía asimilada, invertida en la formación de la exuvia, los valores obtenidos en la mayoría de las condiciones experimentales, pudieran ser comparables a los obtenidos en juveniles de *P. setiferus*, de 5.5 a 5.6% (Formena, *op. cit.*).

Ahora bien, con respecto a la energía asimilada, canalizada hacia la respiración y el crecimiento, se observó una relación inversa: esto es, una menor proporción de energía asimilada invertida en la respiración, se relacionó con una mayor eficiencia neta de crecimiento. De tal manera, en las combinaciones experimentales de temperatura y salinidad donde las pérdidas energéticas en la respiración fueron menores, se optimizó la energía asimilada disponible, hacia el crecimiento.

Este comportamiento ha sido descrito en las larvas de cangrejos *Brachyurus* Anger, 1990); en las larvas de *Macrobrachium rosebergii* (Stepienon y Knigh, 1980), en las larvas y juveniles de *Homarus americanus* (Logan y Epifanio, 1978), en los juveniles de *Penaeus setiferus* (Foreman, 1983), en los juveniles de *Macrobrachium rosebergii* (Nelson et al., 1977c) y en los preadultos de *Callinectes rathbunae* (Rosas et al., en prensa).

La eficiencia neta de crecimiento ($K_2=C/A_5$), refleja la capacidad de los organismos de utilizar la energía asimilada en el alimento ingerido, en la incorporación de biomasa. En los juveniles de *Penaeus aztecus*, la eficiencia neta de crecimiento se incrementó a medida que aumentó la temperatura. Esta eficiencia varió dependiendo de la salinidad de 6.5 a 33.3% en 20°C, de 26.3 a 34.2% en 25°C y de 15.7 a 39.6% en 30°C. Los mayores valores de K_2 , se obtuvieron en las combinaciones de 20°C-25‰S (33.3%), de 25°C-20‰S (33%) y 25°C-30‰S (34.2%) y de 30°C-25‰S (39.6%).

Los resultados obtenidos, son comparables a las eficiencias netas de crecimiento de 21 a 36% reportadas para larvas de *M. rosenbergii* (Stephenson y Knight, 1980), menores que las obtenidas de 56% en larvas de cangrejos brachiuros (Anger, 1990), de 68.5% en larvas de *F. monodon* (Kumaly et al., 1989), de 76% en preadultos de *C. rathbunae* oses et al., en prensa) y de 61 a 86.2% en juveniles de *F. setiferus* (Formena, 1983). Sin embargo, las eficiencias netas de crecimiento de *F. aztecus*, son mayores que las reportadas de 3.5 a 7.6% en juveniles de *M. rosenbergii* (Nelson et al., 1977c).

Ahora bien, al comparar en cada temperatura experimental, las variaciones por efecto de la salinidad tanto en la eficiencia neta de crecimiento como en las proporciones de la energía asimilada, canalizada a los demás procesos fisiológicos evaluados, destaca el comportamiento de los resultados obtenidos en 25°C. condiciones en las cuales se observaron las menores variaciones. Por lo tanto, es probable suponer que en la época climática de lluvias (25°C), ante las variaciones ambientales de la salinidad del medio, los camarones distribuyen más eficientemente la energía asimilada del alimento ingerido, hacia todos los procesos fisiológicos y en particular, optimizan la incorporación de energía hacia el crecimiento.

Lo anterior implica, que estas condiciones de temperatura y salinidades, son las más favorables tanto a las poblaciones de juveniles en los ecosistemas costeros, como a las poblaciones cautivas en sistemas productivos. De igual manera, aparentemente este comportamiento se puede asociar con adaptaciones fisiológicas de los organismos de ambientes sub-tropicales.

De acuerdo a los resultados obtenidos en el presente trabajo, los juveniles del camarón café *Penaeus aztecus*, presentan una amplia

tolerancia a las variaciones ambientales de temperatura y de salinidad, comportamiento característico de las especies estuarinas. Ante tales variaciones, los camarones despliegan sus potencialidades fisiológicas, lo que es reflejo de su capacidad adaptativa. De igual manera, estos resultados implican, la capacidad de los organismos de explotar eficientemente los diversos ambientes de los ecosistemas lagunares-estuarinos, en función de las variaciones ambientales.

CONSIDERACIONES GENERALES

Un prerequisite esencial para el manejo del recurso camarón, es el conocimiento de las capacidades fisiológicas de los organismos, frente a las variaciones ambientales, que repercuten en última instancia en su crecimiento y desarrollo.

La información obtenida de los estudios sobre el balance energético de los juveniles de *Penaeus aztecus* y la modificación en el flujo de energía por efecto de los factores temperatura y salinidad, es de gran utilidad en la determinación del impacto de la especie en su medio acuático, además de aportar una valiosa información sobre las limitaciones y/o capacidades fisiológicas de la especie.

Por lo tanto, los conocimientos derivados de los estudios bioenergéticos en los que se considere el efecto de las variaciones de los factores ambientales, es de gran importancia en la acuicultura, debido a que pueden definirse las condiciones ambientales óptimas en las cuales se incrementa la producción del recurso, esto es, donde los organismos canalizan la mayor parte de la energía asimilada para crecer.

De igual manera, los estudios sobre el flujo de energía de los camarones tienen una carácter predictivo, ya que permite determinar los cambios en la producción del recurso por efecto de las variaciones de los factores ambientales, tanto en su ecosistema como en los sistemas de cultivo. En la acuicultura, esta información es de gran utilidad en el diseño de estrategias para el adecuado manejo de la especie y de los recursos económicos asociados con su cultivo, como es el suministro de alimento. En este rubro, es donde se invierte el mayor capital en las prácticas de cultivo.

Por lo tanto, es necesario continuar con los estudios del balance energético de los juveniles de *Penaeus aztecus*, que consideren el la interacción de otros factores bióticos y abióticos, como la nutrición en relación a la calidad y cantidad de la dieta o las variaciones del flujo de energía por efecto del estadio de muda.

Con estos conocimientos, se pueden establecer modelos que permitan entender y predecir de manera más precisa, las variaciones en la producción del recurso camaroneero, bien en su ambiente natural o en los sistemas de producción.

Por otra parte, un factor abiótico en la actualidad muy conspicuo en los sistemas costeros y en particular en los sistemas lagunares-estuarinos, son los contaminantes. Estos agentes xenobióticos, entre los que destacan los metales pesados, los hidrocarburos y los pesticidas, entre otros, modifican las respuestas funcionales de los organismos y su efecto puede exponenciarse con la interacción de factores abióticos tales como la temperatura y la salinidad (Espina y Vanegas, en prensa).

Por lo tanto, los estudios bioenergéticos, son una herramienta potencialmente útil para detectar el grado de alteración en el

flujo de energía de los organismos acuáticos, por efecto del deterioro fisiológico causado por los contaminantes, por una parte, y por otra, el impacto de este proceso en las cadenas tróficas relacionadas con la especie.

LITERATURA CITADA

- Alcaraz, M., 1974. Consumo de oxígeno en función del tamaño y la temperatura en crustáceos. *Inv. Pesq.* 38 (2): 289-304.
- Anger, K. 1990. Modelling developmental changes in the carbon and nitrogen budgets of larval brachyuran crabs. *Helgoländer Meeresunters.* 44: 53-80.
- Anger, A., 1991. Developmental changes in the bioenergetics of decapod larvae. *Mem. Queensl. Mus.* 31: 289-308.
- APHA. , 1985. *Standard methods for the examination of water and estuaries*. 16th. Washington, D. C. 1266 p.
- Ayala-Castañares, A., R. Cruz, A. García Cubas y L. R. Segura, 1969. Síntesis de los conocimientos sobre la biología marina de la Laguna de Tamiahua, Veracruz, México. p. 34-48, *In: Lagunas Costeras. Un Simposio. Mem. Simp. Intern. Lagunas Costeras, UNAM-UNESCO, Nov. 18-30, 1967. México D.F.*
- Barba, T.J. y J. Sánchez, 1981. Abundancia, distribución y estructura de la comunidad ictioplanctónica en la Laguna de Tamiahua, Veracruz, a través de un ciclo anual. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. 57 p.
- Barrera, R. C., 1982. Bases metodológicas experimentales para determinar el efecto de la fracción soluble del petróleo crudo sobre las respuestas fisiológicas: sobrevivencia y osmoregulación del camarón café *Penaeus aztecus*. lves. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. 53 p.

- Beamish, F. W. H., A. J. Nims y F. F. K. L. Leel, 1975. Bioenergetics of teleost fishes: Environmental influence. In: Bolis, L., H.F. Madrell y K. Schmidt-Nielsen (Eds.), *Comparative Physiology. Functional Aspects of Structural Materials*. North-Holland Pub. Co. Amsterdam.
- Bishop, J. M., J. G. Gosselink y J. H. Stone, 1980. Oxygen consumption and hemolymph osmolality of brown shrimp *Penaeus aztecus*. *Fish. Bull.* 78 (3): 741-757.
- Bjorndal, K.A., 1985. Use of ash as an indigestible dietary marker. *Bull. Mar. Sc.* 36 (1) : 224-230.
- Cárdenas, L., 1989. Estudio preliminar sobre la distribución y abundancia de las postlarvas epibénticas de *Penaeus aztecus* (Ives, 1951) y *Penaeus setiferus* (L.) en la Laguna de Tamiahua Veracruz (Crustacea : Penaeidae). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. 62 p.
- Castille, F. L. y A. L. Lawrence, 1981. The effect of salinity on the osmotic, sodium and chloride concentrations in the hemolymph of euryhaline shrimp of the genus *Penaeus*. *Comp. Biochem. Physiol.* 68: 75-80.
- Clifford, H. C. y R.W. Brick, 1979. A physiological approach to the study of growth and bioenergetic in the fresh-water shrimp. *Proced. World. Mar. Soc.* 10: 701-719.
- Cockcroft, A.C. y A. McLachlan, 1987. Nitrogen regeneration by the surf zone penaeid prawn *Macropetasma africanus*. *Mar. Biol.* 96 : 343-348.

- Condrey, R.E., J.G. Gosselink y H.J. Bennet, 1972. Comparison of the assimilation of different diets by *Penaeus setiferus* and *Penaeus aztecus*. *Fish. Bull.* 70: 1281-1291.
- Conover, R. J., 1966a. Assimilation of the organic matter by zooplankton. *Limnol. Oceanog.* 11: 338-345.
- Conover, R.J., 1966b. Factors affecting the assimilation of the organic matter by zooplankton and the question of superfluous feeding. *Limnol. Oceanog.* 11: 346-354.
- Cruz, R., 1968. Geología marina de la Laguna de Tamiahua, Veracruz, México. *Univ. Nat. Autón. México. Bol. Inst. Geol.* 88: 1-47.
- Chakraborti, R. K., D. D. Halder., N. K. Das., S. K. Mandal y M. L. Bhowmik, 1986. Growth of *Penaeus monodon fabricius* under different environmental conditions. *Aquaculture.* 51: 189-194.
- Charmantier, G., M. Charmantier-Deures, N. Boucaricha, P. Thuét, D.E. Aikán y J.P. Trilles, 1988. Ontogeny of osmoregulation and salinity tolerance in two decapod crustaceans: *Homarus americanus* and *Penaeus japonicus*. *Biol. Bull.* 175: 102-110.
- Dawirs, R., 1983. Respiration, energy balance and development during growth and starvation of *Carcinus maenas* L. larvae. (Decapoda: Portunidae), *J. Esp. Mar. Biol. Ecol.* 69: 105-128.
- Díaz, F., S. Espina., C. Rosas., A. Sánchez y C. Vanegas, 1989. Ritmo respiratorio y amplitud metabólica del camarón café *Penaeus aztecus* (Tamiahua, México) con ablación de los pedúnculos oculares. *Rev. Inv. Mar. Univ. Hab. Cuba.* X, (1): 27-40.

- Duncan, A. y R. Z. Klekowsky, 1975. Parameters of an energy budget. p. 97-147. In: Grodzinski, W., R.Z. Klekowsky y A. Duncan (Eds). *Methods for Ecological Bioenergetics*. I.B.P. N° 24. Blackwell Ser. Publ. Oxford.
- Elliott, J. M. and W. Davison, 1975. Equivalents of oxygen consumption in animal energetics. *Oecologia*. 19: 195-201.
- Espina, S. y C. Vanegas. Ecotoxicología: Un Enfoque Fisiológico. In: Botello, A., F. Vázquez, J.L. Rojas, J.A. Benítez y D.2. Zárate (Eds.), *Golfo de México Contaminación e Impacto Ambiental: Diagnóstico y Tendencias*. EPDMEX. Serie Científica. (en prensa).
- Foreman, V.E.. 1983. The ecology of (*Penaeus setiferus*): Habitat selection, carbon and nitrogen metabolism, and simulation modeling. Ph D. Thesis. University of Georgia. 151 p.
- Forster, J. R. M. y P. A. Gabbott, 1971. The assimilation of nutrients from compounded diets by the prawn *Palaemon serratus* and *Pandalus platyceros*. *J. Mar. Biol.* 51: 9443-961.
- García, E., 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Kopen, México D.F. 71 p.
- Griffiths, D., 1977. Caloric variation in crustacea and other animals. *J. Anim. Ecol.* 46: 593-605.
- Gutman, I. y H.O. Bergmeyer, 1974. *Methods of Enzymatic Analysis*. Vol. VIII. Academic Press, New York : 449-453.
- Jhonson, L. y J. Rees, 1988. Oxygen consumption and gill surface area in relation to habitat and lifestyle of four blue crabs

- species. *Comp. Biochem. Physiol. B9 A* : 243-246.
- Kinne, O., 1970. Temperature: animals invertebrates. p. 407-514. In: Kinne, O. (Edit.) *Marine Ecology*. Vol. 1. Environmental factors. Pt. 1. Wiley Intersciences. London.
- Kinne, O., 1971. Salinity: Animals invertebrates. p. 821-995. In: Kinne, O. (Edit.), *Marine Ecology*. Vol. 1. Environmental factors. Pt. 2. Wiley Intersciences. London.
- Klekowski, R. Z. y A. Duncan, 1975. Physiological approach to ecological energetics. p. 15-64. In: Grodzinski, W., R.Z. Klekowski y A. Duncan (Eds.) *Methods for Ecological Bioenergetics* 1. B. F. 24. Blackwell Sci. Publ. Oxford.
- Kormanik, A. y J.N. Cameron, 1981. Ammonia excretion in the seawater blue crab (*Callinectes sapidus*) occurs by diffusion, and not $\text{Na}^+/\text{NH}_4^+$ exchange. *J. Comp. Physiol.* 141: 457-462.
- Kurmaly, K. A.B. Yule y D.A. Jones, 1989. An energy budget for the larvae of *Penaeus monodon* (Fabricius). *Aquaculture*. 81: 13-25.
- Kutty, M. N., G. Murugapopathy y T. S. Krishnan, 1971. Influence of salinity and temperature on the oxygen consumption in young juveniles of the Indian prawn *Penaeus indicus*. *Mar. Biol.* 11: 125-131.
- Lankford, R., 1976. Coastal lagoons of Mexico. Their origin and classification. p. 183-212. In: Martin Wiley (Edit.), *Estuarine Processes II*. Acad. Press. Inc. New York.

rtura Falla general Violaci3n de compartici3n Violaci3n de bloqueo Cambio de
Leon, L.O., 1992. Efecto de la salinidad sobre el balance
energético de juveniles de *Penaeus aztecus* en condiciones
controladas: 20°C. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias,
UNAM. 55 pp.

Logan, D.I. y C.E. Epifanio, 1978. A laboratory energy balance
for the larvae and juveniles of the american lobsters *Homarus
americanus*. *Mar. Biol.* 47: 381-389.

López, A., 1992. Crecimiento de postlarvas planctónicas de *Penaeus
aztecus* de la Laguna de Tamiahua, Ver. con alimentos
artificiales y expuestos a diferentes salinidades. Tesis
Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. 48 p.

Martínez-Otero, A. y E. Díaz-Iglesia, 1975. Instalación
respirométrica para el estudio de la acción de diversos agentes
presentes en el agua de mar. *Rev. Inv. Mar.* 11(18): 1-6.

Moreira, G.S., J. Machamara, S.E. Shumway y P. Moreira, 1983.
Osmoregulation and respiration metabolism in brazilian
Macrobrachium (Decapoda, Palaemonidae). *Comp. Biochem. Physiol.*
74 A (1) : 57-62.

Mootz, C.A. y C.E. Epifanio, 1974. An energy budget for *Menippe
mercenaria* larvae fed *Artemia* nauplii. *Biol. Bull.* 146: 44-55.

Nelson, S.G., D.A. Armstrong, A.W. Knight y H.W. Li, 1977a. The
effects of temperature and salinity on the metabolic rate of
juvenile *Macrobrachium rosebergii* (Crustacea :
Palaemonidae). *Comp. Biochem. Physiol.* 56: 533-537.

Nelson, S.G., H.W. Li y A.W. Knight, 1977b. Calorie, carbon and
nitrogen metabolism of juvenile *Macrobrachium rosebergii* (De

- Mun) (Crustacea, Palaemonidae) with regard to trophic position. *Comp. Biochem. Physiol.* 58 A: 319-327.
- Nelson, S.G., A.W. Night y W.W. Li, 1977c. The metabolic cost of food utilization and ammonia production by juvenile *Macrobrachium rosenbergii* (Crustacea : Palaemonidae). *Comp. Biochem. Physiol.* 57 A: 67-72.
- Pressley, T.A., J.S. Graves y A.R. Krall, 1981. Amiloride-sensitive ammonium and sodium ion transport in the blue crab. *Am. Phys. Soc.* 54:370-378.
- Prosser, C.L., 1958. General Summary: The Nature of Physiological Adaptation. p. 167-181. In: C.L. Prosser (Ed.) *Physiological Adaptation*. American Physiological Society, Washington, D.C.
- Prosser, L. (Edit), 1991. *Environmental and Metabolic Animal Physiology*. Wiley-Liss, Inc. Pub. New York. 578 p.
- Puig, J., y A. Sanz, 1987. Consumo de oxígeno de *Palaemonetes zarigüeyi* Sollaud, 1939 (Crustacea : Decapoda : Palaemonidae): Efectos de la temperatura y la salinidad. *Inv. Pesq.* 51 (1): 515-524.
- Regnault, M., 1987. Nitrogen excretion in marine and fresh water crustacea. *Biol. Rev.* 62: 1-24.
- Resendes, A., 1974. Estudio de los peces de la Laguna de Tamiahua, Veracruz, México. *An. Inst. Biol. Univ. Nat. Autón. México* 41 Ser. Cienc. Mar. Limnol. 1: 79-146.
- Robinson, G.D., 1982. Water fluxes and urine production in blue crabs (*Callinectes sapidus*) as a function of environmental

- Rosas, C., 1989. Aspectos de la ecofisiología de las jaibas *Callinectes sapidus*, *Callinectes rathbunae* y *Callinectes similis* de la zona sur de la Laguna de Tamiahua Veracruz (Crustacea: Decápoda): Fortunidae). Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias UNAM. 152 p.
- Rosas, C., I. Tabares, J. Ramírez y C. Vanegas. Energy balance of *Callinectes rathbunae* Contreras 1930, in floating cages in a tropical coastal lagoon. *J. World Aquac. Soc.* (in press).
- Rosas, C., A. Sánchez, E. Escobar, L. Soto y A. Bolongaro-Crevenna, 1992a. Daily variations of oxygen consumption and glucose hemolymph level related to morphophysiological and ecological adaptations of crustacea. *Comp. Biochem. Physiol.* 101 A (2): 323-328.
- Rosas, C., A. Sánchez, L. Soto, E. Escobar y A. Bolongaro-Crevenna, 1992b. Oxygen consumption and metabolic amplitude of decapod crustaceans from the northwest continental shelf of the Gulf of Mexico. *Comp. Biochem. Physiol.* 101 A (3): 491-496.
- Sánchez, A., 1979. Efecto de la salinidad y de la temperatura sobre el balance hidrosalino de los peneidos de la Laguna de Mandinga, Veracruz. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. 31 p.
- Sánchez, A., C. Rosas, E. Escobar y L. Soto, 1991. Skeleton weight-free oxygen consumption related to adaptations to environment and habits of six crustacean species. *Comp. Biochem. Physiol.* 100 A (1): 69-73.

- SEPESCA. 1990. *Anuario Estadístico de Pesca*. 1988. Secretaría de Pesca, México. 387 p.
- Scelzo, M. A. y D. Zúñiga. 1987. Consumo de oxígeno de camarones *Penaeus brasiliensis* Jereffe (Decapoda: Penaeidae) en relación a salinidad y temperatura. Memoria. Tomo XLVII. *Contrib. 159*. No. 127-128. *Estac. Inv. Mar. Marg.*
- Spangaren, D. H. 1982. The ammonium excretion of shore crab, *Carcinus maenas*, in relation to environmental osmotic conditions. *Neth. J. Sea. Res. 16* (2): 273-283.
- Spangaren, D. H., P. Richard y H. J. Cecaldi. 1982. Excretion of nitrogenous products by *Penaeus japonicus* Bate in relation to environmental osmotic conditions. *Comp. Biochem. Physiol. 72 A* (4): 673-678.B.
- Stephenson, M.J. y A.W. Knight. 1979. Growth, respiration and caloric content of larvae of the prawn *Macrobrachium rosenbergii*. *Comp. Biochem. Physiol. 66 A*: 385-391.
- Tuckey, J. W., 1977. *Exploratory Data Analysis*. Addison-Wesley Co., Massachusetts. 668 p.
- Venkataramiah, A., G.J. Lakshmi y B. Gunter. 1974. Studies on the effects of salinity and temperature on the commercial shrimp *Penaeus aztecus* Ives, with special regard to survival limits growth, oxygen consumption and ionic regulation. Gulf Coast Research Laboratory Ocean Springs, Mississippi. 134 p.
- Vernberg, F. J., 1981. Benthic Macrofauna. In: F.J., Vernberg y W.B., Vernberg (Edits.), *Functional Adaptations of Marine Organisms*. Acad. Press, Inc. New York. 346 p.

- Villalobos, A., S. Gómez, A. Arenas, A. Reséndez y G. de la Lanza, 1976. Estudios hidrobiológicos en la Laguna de Tamiahua. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. 37: 139-180.
- Warren, C. y G.E. Davis, 1967. Laboratory Studies on the Feeding, Bioenergetics and Growth of Fish. p. 175-214. In: Gerking S.D. (Edit.). *The Biological Basis in Freshwater Fish Production*. Wiley and Sons, Inc. New York.
- Williams, A. R., 1960. The influence of temperature on osmotic regulation in two species of estuarine shrimps (*Penaeus*). *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods. Hole*. 119: 560-571.
- Williams, A.B., 1984. *Shrimps, Lobsters and crabs of the Atlantic Coast of the Eastern United States, Maine to Florida*. Smithsonian Institution Press, U.S.A. 350 p.
- Winberg, G.G., 1960. Rate of metabolism and food requirements of fishes. *Fish. Res. Bd. Can. Trans. Ser.* 194: 1-202.
- Yañez-Arancibia, A., 1986. *Ecología de la Zona Costera. Análisis de siete tópicos*. A.B.T. Ed., S.A. México, D.F. 189 p.
- Zar, H.J., 1974. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, Inc. Englewood Cliffs, New York. 690 p.
- Zein-Eldin, Z.P. y D.V. Aldrich, 1965. Growth and survival of postlarval *Penaeus aztecus* under controlled conditions of temperature and salinity. *Biol. Bull.* 129: 199-218.
- Zúñiga, O., R. Wilson y E. Oyarce, 1984. Tasa de excreción de amonio del camarón de roca *Rhynchocinetes typicus* en condiciones de laboratorio (Crustacea: Decapoda:

T A B L A S

Tabla 1 - Relación del peso húmedo (PH, g) y el peso seco (PS, g) de los juveniles de *Panaeus aztecus* aclimatados en diferentes combinaciones de temperatura (°C) y salinidad (S, ‰). Se señalan las constantes de la ecuación $PS = a + b \cdot PH$. P. n = número de organismos; r = coeficiente de correlación; * = $P < 0.05$ y ** = $P > 0.05$ (95% Conf.).

| Temperatura | S | a | b | r | n |
|-------------|----|--------|-------|------|----|
| 20 | 10 | -0.048 | 0.262 | 0.98 | 8 |
| 20 | 15 | -0.022 | 0.251 | 0.95 | 8 |
| 20 | 20 | -0.017 | 0.259 | 0.97 | 7 |
| 20 | 25 | 0.094 | 0.254 | 0.99 | 7 |
| 20 | 30 | -0.147 | 0.31 | 0.99 | 8 |
| | | * | * | | |
| 25 | 10 | -0.104 | 0.301 | 0.97 | 15 |
| 25 | 15 | 0.074 | 0.260 | 0.94 | 13 |
| 25 | 20 | -0.092 | 0.298 | 0.98 | 15 |
| 25 | 25 | -0.118 | 0.303 | 0.97 | 15 |
| 25 | 30 | -0.330 | 0.352 | 0.93 | 15 |
| | | * | * | | |
| 30 | 10 | 0.392 | 0.126 | 0.97 | 8 |
| 30 | 15 | 0.213 | 0.145 | 0.99 | 15 |
| 30 | 20 | 0.243 | 0.168 | 0.98 | 9 |
| 30 | 25 | 0.472 | 0.141 | 0.96 | 5 |
| 30 | 30 | 0.258 | 0.209 | 0.94 | 8 |
| | | ** | * | | |

Tabla 2 - Relación del peso seco (PB, g) y el peso seco libre de cenizas (PSLC, g) de los juveniles de *Penaeus aztecus* aclimatados en diferentes combinaciones de temperatura (°C) y de salinidad (S, ‰). Se señalan las constantes de la ecuación $PSLC = a + b \cdot PS$. n = número de organismos; r = coeficiente de correlación; * = $P < 0.05$ y ** = $P < 0.05$ (95% Conf.).

| Temperatura | S | a | b | r | n |
|-------------|----|--------|-------|------|----|
| 20 | 10 | 0.015 | 0.868 | 0.99 | 8 |
| 20 | 15 | -0.021 | 0.910 | 0.99 | 8 |
| 20 | 20 | 0.025 | 0.867 | 0.99 | 7 |
| 20 | 25 | 0.022 | 0.874 | 0.99 | 7 |
| 20 | 30 | -0.029 | 0.908 | 0.99 | 7 |
| | | * | * | | |
| 25 | 10 | 0.018 | 0.884 | 0.99 | 12 |
| 25 | 15 | -0.013 | 0.904 | 0.99 | 10 |
| 25 | 20 | -0.040 | 0.899 | 0.99 | 12 |
| 25 | 25 | -0.018 | 0.900 | 0.99 | 12 |
| 25 | 30 | -0.098 | 0.953 | 0.99 | 12 |
| | | * | * | | |
| 30 | 10 | 0.011 | 0.881 | 0.99 | 8 |
| 30 | 15 | 0.022 | 0.875 | 0.99 | 15 |
| 30 | 20 | 0.011 | 0.872 | 0.99 | 9 |
| 30 | 25 | 0.040 | 0.848 | 0.99 | 5 |
| 30 | 30 | 0.014 | 0.881 | 0.99 | 8 |
| | | ** | ** | | |

Tabla 3- Parámetros de las regresiones lineales del consumo de oxígeno ($\text{mg O}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{org}^{-1}$) y el PSLC (g) de los juveniles de *P. aztecus*, aclimatados en diferentes temperaturas ($^{\circ}\text{C}$) y salinidades (%) y de acuerdo a la función $\text{Ln VO}_2 = \text{Ln } a + b \text{ Ln } P$. * = $P < 0.05$ y ** = $P > 0.05$.

| Temp. | Parámetros y estimadores | Salinidad | | | | |
|-------|-----------------------------|-----------|-------|------|------|-------|
| | | 10 | 15 | 20 | 25 | 30 |
| 20 | a* | 0.72 | 0.83 | 1.92 | 1.00 | 0.65 |
| | b* | 0.95 | 0.87 | 2.99 | 2.97 | 1.27 |
| | r | 0.52 | 0.84 | 0.84 | 0.83 | 0.96 |
| | P | 0.12 | 0.008 | 0.02 | 0.01 | 0.00 |
| | n | 10 | 8 | 7 | 8 | 8 |
| 25 | a* | 1.16 | 1.23 | 1.17 | 1.64 | 0.92 |
| | b** | 2.64 | 2.57 | 2.51 | 1.08 | 2.55 |
| | r | 0.90 | 0.76 | 0.85 | 0.88 | 0.94 |
| | P | 0.00 | 0.04 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| | n | 9 | 7 | 22 | 15 | 14 |
| 30 | a* | 2.36 | 2.81 | 1.95 | 1.31 | 1.28 |
| | b* | 2.11 | 1.99 | 2.70 | 2.47 | 1.16 |
| | r | 0.72 | 0.91 | 0.77 | 0.77 | 0.84 |
| | P | 0.07 | 0.002 | 0.04 | 0.04 | 0.009 |
| | n | 7 | 8 | 7 | 7 | 8 |

Tabla 4 - Energía asociada con el consumo de oxígeno cal .d⁻¹.g⁻¹PSLC) de los juveniles de *F. aztecus*, aclimatados en diferentes temperaturas (°C) y salinidades (%).

| Salinidad | Temperatura | | |
|-----------|-------------|--------|--------|
| | 20 | 25 | 30 |
| 10 | 53.37 | 92.43 | 188.05 |
| 15 | 66.13 | 98.01 | 223.90 |
| 20 | 152.99 | 93.23 | 155.38 |
| 25 | 79.68 | 130.68 | 104.38 |
| 30 | 51.79 | 73.31 | 101.99 |

Tabla 5- Tasa de la excreción nitrogenada ($\text{mg N-NH}_4 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1} \text{PSC}$) de los juveniles de *F. aztecus*, aclimatados en diferentes temperaturas ($^{\circ}\text{C}$) y salinidades (%). Se señalan valores medianos y su intervalo de confianza ($M \pm \text{IC}$; 95% conf.).

| Salinidad | Temperatura | | |
|-----------|------------------------|------------------------|------------------------|
| | 20 | 25 | 30 |
| 10 | 0.184 (0.076-0.292) | 0.004 (0.002-0.006) | 0.115 (0.036-0.194) |
| 15 | 0.208 (0.042-0.374) | 0.020 (0.009-0.031) | 0.092 (0.078-0.106) |
| 20 | 0.734 (0.626-0.842) | 0.080 (0.073-0.087) | 0.070 (0.008-0.132) |
| 25 | 0.192 (0.000-0.437) | 0.024 (0.012-0.036) | 0.028 (0.02 -0.036) |
| 30 | 0.122 (0.084-0.140) | 0.037 (0.031-0.043) | 0.021 (0.018-0.024) |

Tabla 6 - Energía involucrada en la excreción nitrogenada (cal. d⁻¹. g⁻¹FSLC) de los juveniles de *P. aztecus*, aclimatados en diferentes temperaturas y salinidades. Se señalan valores medianos y su intervalo de confianza (M±IC; 95% conf.).

| Salinidad | Temperatura | | |
|-----------|--------------------------|------------------------|------------------------|
| | 20 | 25 | 30 |
| 10 | 26.23 (10.84-41.63) | 0.57 (0.29-0.86) | 16.39 (5.13-27.66) |
| 15 | 29.65 (5.99-53.32) | 2.85 (1.28-4.42) | 13.12 (11.12-15.11) |
| 20 | 104.64 (89.24-120.04) | 11.41 (10.41-12.40) | 9.98 (1.14-18.82) |
| 25 | 27.37 (0.0 -62.30) | 3.42 (1.71-5.13) | 3.99 (2.85-5.13) |
| 30 | 15.97 (11.98-19.06) | 5.28 (4.42-6.13) | 2.99 (2.57-3.42) |

Tabla 7. Tasa de muda ($e \cdot d^{-1}$), contenido calórico de la exuvia (cal g^{-1} PS e) y relación del peso seco de la exuvia con la materia orgánica del organismo (g PS e. g^{-1} PSLC) de juveniles de *P. aztecus* aclimatados a diferentes temperaturas ($^{\circ}C$) y salinidades (‰). Se señalan valores medianos y su intervalo de confianza ($M \pm 1C$; 95 % conf.).

| Temperatura | Salinidad | $e \cdot d^{-1}$ | g PD e. g^{-1} PSLC | |
|-------------|-----------|------------------|-----------------------|-------------|
| | | | M | IC |
| 20 | 10 | 0.06 | 0.15 | (0.12-0.18) |
| 20 | 15 | 0.07 | 0.10 | (0.09-0.11) |
| 20 | 20 | 0.05 | 0.10 | (0.09-0.11) |
| 20 | 25 | 0.07 | 0.19 | (0.17-0.21) |
| 20 | 30 | 0.06 | 0.12 | (0.11-0.13) |
| 25 | 10 | 0.10 | 0.05 | (0.04-0.06) |
| 25 | 15 | 0.10 | 0.05 | (0.05-0.05) |
| 25 | 20 | 0.09 | 0.08 | (0.07-0.09) |
| 25 | 25 | 0.08 | 0.07 | (0.06-0.08) |
| 25 | 30 | 0.08 | 0.08 | (0.08-0.08) |
| 30 | 10 | 0.10 | 0.08 | (0.07-0.09) |
| 30 | 15 | 0.10 | 0.11 | (0.10-0.12) |
| 30 | 20 | 0.10 | 0.09 | (0.08-0.10) |
| 30 | 25 | 0.11 | 0.04 | (0.04-0.04) |
| 30 | 30 | 0.11 | 0.08 | (0.06-0.10) |

cal. g^{-1} PS e = 2121.6 ± 408.1

Tabla 8 - Energía asociada con la formación de la exuvia (cal. d⁻¹. g⁻¹PSLC) en los juveniles de *P. aztecus*, aclimatados a diferentes temperaturas (°C) y salinidades (%). Se señalan valores medianos y su intervalo de confianza (M±IC; 95% conf.).

| Salinidad | Temperatura | | |
|-----------|------------------------|------------------------|------------------------|
| | 20 | 25 | 30 |
| 10 | 18.82 (15.47-22.17) | 9.72 (8.64-10.8) | 16.21 (14.31-18.17) |
| 15 | 13.94 (12.10-15.78) | 10.65 (9.87-9.87) | 23.50 (20.40-26.60) |
| 20 | 11.04 (9.89-12.19) | 14.98 (12.52-17.44) | 19.29 (16.80-21.78) |
| 25 | 28.63 (25.08-32.18) | 13.14 (11.74-14.44) | 9.91 (9.34-10.48) |
| 30 | 14.50 (13.64-15.36) | 13.83 (12.18-15.48) | 19.93 (16.34-23.52) |

Tabla 9 - Efecto de la temperatura y de la salinidad sobre el crecimiento de los juveniles de *F. aztecus* (C; mg PH. d⁻¹. org⁻¹). Se señalan valores medianos y su intervalo de confianza (IC; 95% Conf.). n = número de organismos; PI = Peso inicial (mg) y PF = Peso final (mg).

| Temp. | Sal. | PI | I.C. | n | PF | I.C. | n | C |
|-------|------|------|-------------|----|------|-------------|----|------|
| 20 | 10 | 3.82 | (3.56-4.08) | 50 | 3.91 | (3.52-4.30) | 33 | 4.3 |
| 20 | 15 | 4.34 | (4.05-4.63) | 50 | 4.62 | (4.05-5.19) | 33 | 13.3 |
| 20 | 20 | 4.05 | (3.81-4.29) | 50 | 4.47 | (4.10-4.84) | 34 | 20.0 |
| 20 | 25 | 3.91 | (3.57-4.25) | 50 | 4.85 | (4.35-5.35) | 33 | 44.8 |
| 20 | 30 | 3.82 | (3.47-4.17) | 50 | 3.89 | (3.49-5.29) | 33 | 4.3 |
| 25 | 10 | 3.55 | (3.26-3.84) | 30 | 4.10 | (3.62-4.58) | 15 | 26.2 |
| 25 | 15 | 4.02 | (3.80-4.24) | 16 | 4.73 | (4.24-5.22) | 13 | 33.8 |
| 25 | 20 | 4.17 | (3.76-4.58) | 16 | 5.25 | (4.70-5.80) | 15 | 51.4 |
| 25 | 25 | 3.57 | (3.43-3.71) | 26 | 4.39 | (4.01-4.77) | 15 | 39.0 |
| 25 | 30 | 3.90 | (3.72-4.18) | 17 | 4.70 | (4.26-5.14) | 15 | 38.1 |
| 30 | 10 | 2.71 | (2.04-3.38) | 32 | 3.36 | (2.68-4.04) | 32 | 31.0 |
| 30 | 15 | 3.15 | (2.87-3.42) | 32 | 3.82 | (3.35-4.29) | 15 | 32.0 |
| 30 | 20 | 2.75 | (2.22-2.95) | 52 | 3.64 | (3.13-4.15) | 15 | 42.4 |
| 30 | 25 | 3.20 | (2.92-3.48) | 32 | 4.33 | (3.71-4.95) | 13 | 53.8 |
| 30 | 30 | 2.57 | (2.31-2.84) | 32 | 3.17 | (2.50-3.84) | 14 | 28.6 |

Tabla 10. Energía (cal d⁻¹g⁻¹PSLC) asociada con el crecimiento de juveniles de *Penaeus aztecus* en diferentes combinaciones de temperatura y salinidad. Se señalan valores medianos y su intervalo de confianza (M ± 1C; 95 % conf.)

| Salinidad | Temperatura | | |
|-----------|------------------------|------------------------|------------------------|
| | 20 | 25 | 30 |
| 10 | 7.17 (6.49-7.85) | 37.03 (33.35-37.71) | 53.25 (49.54-56.96) |
| 15 | 18.42 (16.35-20.49) | 41.64 (38.04-45.24) | 48.54 (44.33-52.75) |
| 20 | 32.83 (29.05-36.61) | 59.00 (50.66-67.34) | 69.41 (63.18-75.64) |
| 25 | 67.70 (64.22-71.18) | 52.65 (47.60-57.70) | 77.46 (71.25-83.67) |
| 30 | 6.72 (5.59-7.85) | 48.12 (42.94-53.30) | 51.22 (43.56-58.88) |

Tabla 11. Eficiencia de asimilación (U'), eficiencia de asimilación corregida (U; %) por la materia inorgánica (cenizas) asimilada (C as; %) y relaciones de la materia orgánica (PSLC) y de las cenizas (C) de las heces (h) y del alimento (al), de los juveniles de *Panopeus aztecus*. Se señalan valores medianos y su intervalo de confianza (M±1; 95% conf.).

| | Temperatura, °C | | |
|-----------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|
| | 20 | 25 | 30 |
| PSLC/C al | 0.92 | 0.92 | 0.92 |
| PSLC/C h | 0.76 (0.75-0.77) | 0.81 (0.79-0.82) | 0.84 (0.83-0.85) |
| U' | 74.1 (73.2-75.0) | 62.5 (59.8-65.2) | 53.9 (50.6-57.2) |
| C as | 8.6 (8.1-9.1) | 14.9 (13.2-15.6) | 23.3 (20.3-26.3) |
| U | 82.2 (81.8-82.6) 0.92 | 78.5 (77.9-79.1) 0.92 | 77.2 (76.9-77.5) 0.92 |

Tabla # - Energía asociada con la asimilación del alimento ingerido (As; cal. d⁻¹. g⁻¹PSLC) de los juveniles de *P. aztecus*, aclimatados en diferentes temperaturas (°C) y salinidades (%). La asimilación se calculó como As = R + N + C + E.

| Temp. | Salín. | R | N | E | C | As |
|-------|--------|--------|--------|-------|-------|--------|
| 20 | 10 | 57.37 | 26.23 | 18.82 | 7.17 | 109.59 |
| 20 | 15 | 66.13 | 29.65 | 13.94 | 18.42 | 128.14 |
| 20 | 20 | 152.99 | 104.64 | 11.04 | 32.83 | 301.50 |
| 20 | 25 | 79.68 | 27.37 | 28.63 | 67.70 | 203.38 |
| 20 | 30 | 51.79 | 15.97 | 14.50 | 6.72 | 88.98 |
| 25 | 10 | 92.43 | 0.57 | 9.72 | 37.03 | 139.75 |
| 25 | 15 | 98.00 | 2.85 | 10.65 | 41.64 | 153.14 |
| 25 | 20 | 92.23 | 11.41 | 14.98 | 59.00 | 178.62 |
| 25 | 25 | 130.67 | 3.42 | 13.14 | 52.65 | 199.88 |
| 25 | 30 | 73.31 | 5.28 | 13.83 | 48.12 | 140.54 |
| 30 | 10 | 188.05 | 16.39 | 16.21 | 53.25 | 273.90 |
| 30 | 15 | 223.90 | 13.12 | 23.50 | 48.54 | 309.06 |
| 30 | 20 | 155.38 | 9.98 | 19.29 | 69.41 | 254.06 |
| 30 | 25 | 104.38 | 3.99 | 9.91 | 77.46 | 195.74 |
| 30 | 30 | 101.99 | 2.99 | 19.93 | 51.22 | 176.13 |

Tabla 13- Eficiencia neta de crecimiento (Kz = C/As) y proporciones energéticas (R/As; N/As y E/As) de los juveniles de *F. aztecus* aclimatados en diferentes temperaturas (°C) y salinidades (%).

| Temperatura | Salinidad | Kz | R/As | N/As | E/As |
|-------------|-----------|-------|-------|-------|-------|
| 20 | 10 | 6.50 | 52.30 | 23.90 | 17.20 |
| 20 | 15 | 14.40 | 51.60 | 23.10 | 10.90 |
| 20 | 20 | 10.90 | 50.70 | 34.70 | 3.70 |
| 20 | 25 | 33.30 | 39.20 | 13.50 | 14.10 |
| 20 | 30 | 7.60 | 58.20 | 17.90 | 1.10 |
| 25 | 10 | 26.50 | 66.10 | 0.40 | 7.00 |
| 25 | 15 | 27.20 | 64.00 | 1.90 | 7.00 |
| 25 | 20 | 33.00 | 52.20 | 6.40 | 8.40 |
| 25 | 25 | 26.30 | 65.40 | 1.70 | 6.60 |
| 25 | 30 | 34.20 | 52.20 | 3.80 | 9.80 |
| 30 | 10 | 19.40 | 68.70 | 6.00 | 5.90 |
| 30 | 15 | 15.70 | 72.40 | 4.20 | 7.60 |
| 30 | 20 | 27.30 | 61.20 | 3.90 | 7.60 |
| 30 | 25 | 39.60 | 53.30 | 2.00 | 5.10 |
| 30 | 30 | 29.10 | 57.90 | 1.70 | 11.30 |

FIGURAS

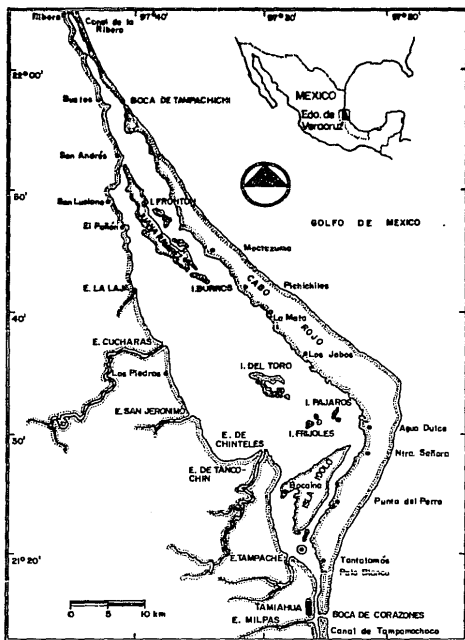


Fig.1.- Area de estudio. El punto senala el sitio de colecta ⊙.

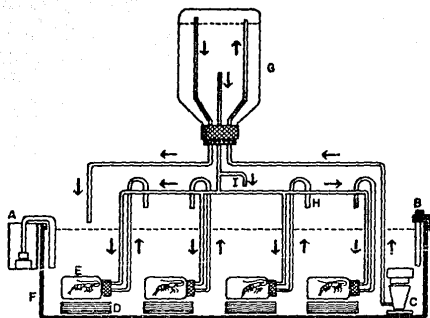


Fig. 2- Sistema de flujo continuo empleado para determinar el consumo de oxígeno y la excreción nitrogenada de los juveniles de *Penaeus aztecus*. A- Filtro externo de carbón activado; B- Calentador de inmersión; C- Bomba sumergible; D- Soporte de las cámaras; E- Cámaras; F- Acuario de vidrio; H- Toma de muestra a la salida de las cámaras; I- Toma de muestra a la entrada de las cámaras.

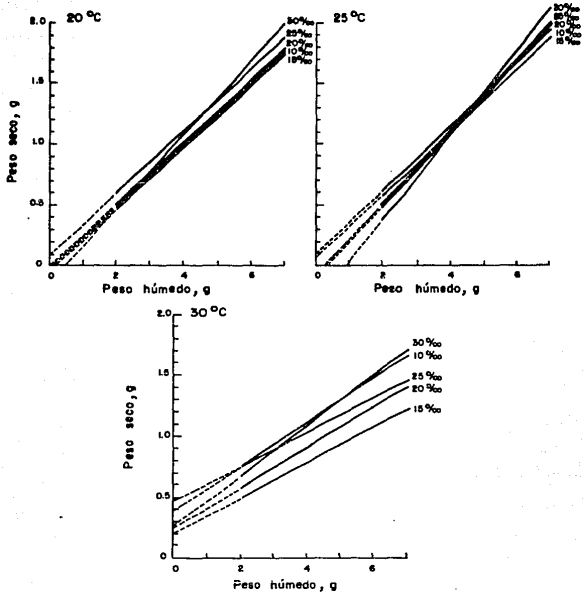


Fig.3- Relaciones entre el peso húmedo (g) y el peso seco (g), de los juveniles de *Penaeus aztecus* aclimatados en diferentes temperaturas (20, 25 y $30 \pm 1^\circ\text{C}$) y salinidades (10, 15, 20, 25 y $30 \pm 1\text{‰}$).

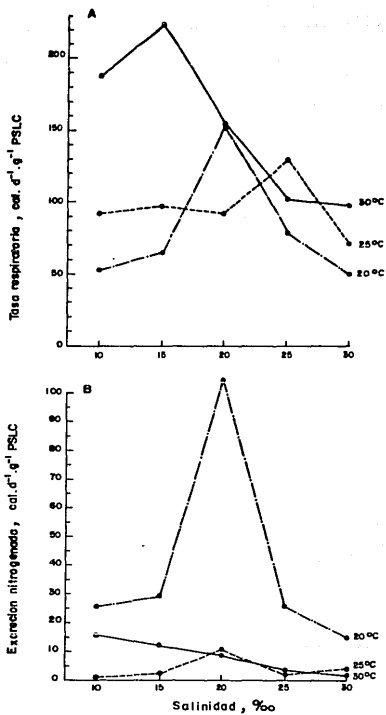


Fig. 4- Efecto de la temperatura (°C) y de la salinidad (‰) sobre la energía involucrada en la respiración y en la excreción nitrogenada (cal. d⁻¹.g⁻¹ PSLC) de los juveniles de *Anodus aztecus*. Se grafican valores medianos.

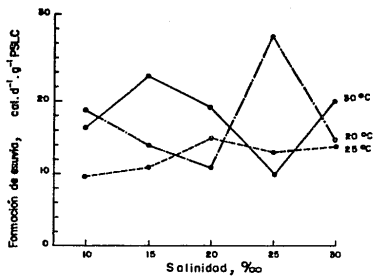


Fig. 5- Efecto de la temperatura y de la salinidad sobre la energía asociada con la formación de la exuvia en los juveniles de *Penaeus aztecus*. Se señalan valores medianos.

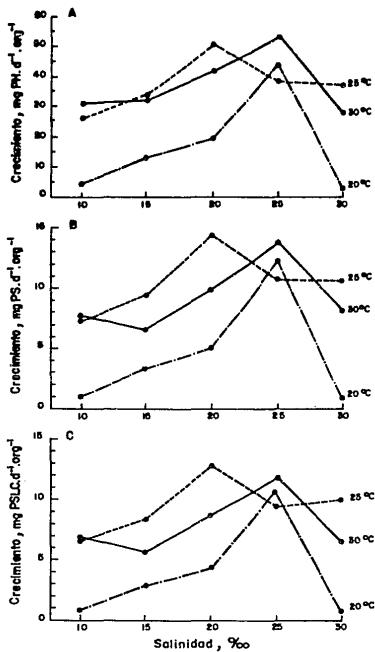


Fig.6- Crecimiento diario de juveniles de *Penaeus aztecus* en diferentes combinaciones de temperatura y salinidad.
 A- mg PH. d⁻¹.org⁻¹; B- mg PS.d⁻¹.org⁻¹ y C- mg PSLC.d⁻¹.org⁻¹.
 PH= peso húmedo; PS= peso seco y PSLC= peso seco libre de cenizas.

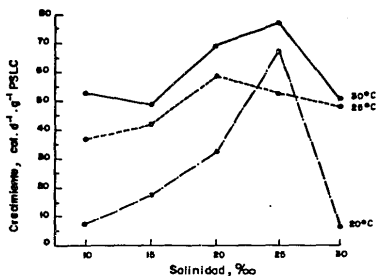


Fig. 7- Efecto de la temperatura y de la salinidad sobre la carga incorporada al crecimiento (cal. g⁻¹. d⁻¹ PSLC) de los juveniles de *Penaeus aztecus*. Se señalan valores medidos.

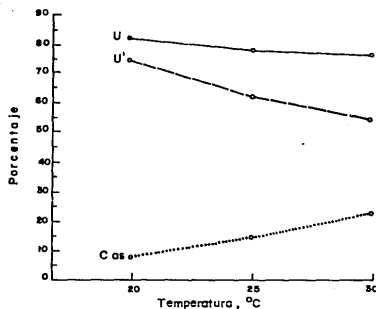


Fig. 8- Efecto de la temperatura sobre la eficiencia de asimilación (U' , %) la eficiencia de asimilación corregida (U , %) y las cenizas asimiladas (C_{as} , %) de los juveniles de *Penaeus aztecus*. Se señalan valores medianos.

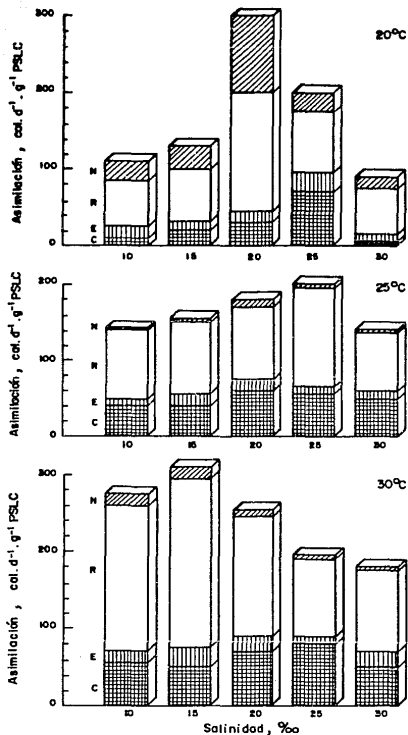






Fig. 9- Diagrama de barras de la energía asimilada en los juveniles de *Penaeus aztecus* (cal. d⁻¹. g⁻¹ PSLC), aclimatados en diferentes temperaturas y salinidades. En cada condición se señala la energía involucrada en el crecimiento (C; ) en la formación de la exuvia (E; ) en la respiración (R; ) y en la excreción nitrogenada (N; )

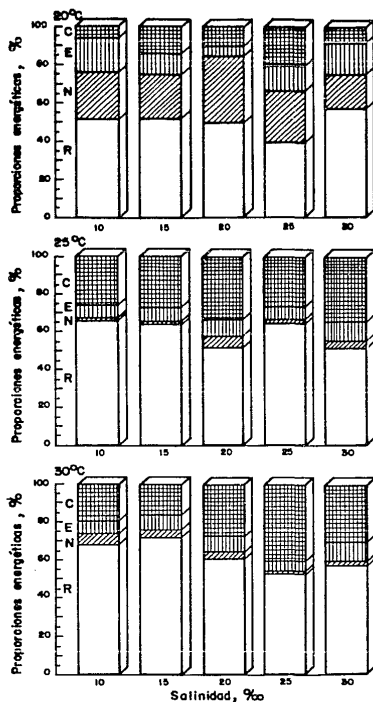


Fig. 10.- Diagrama de barras del porcentaje de energía asimilada que es canalizada a los diversos procesos fisiológicos de los juveniles de *Penaeus aztecus*, aclimados en diferentes temperaturas y salinidades. C/As, (grid pattern), Formación de exuvia (E/As, horizontal lines); Respiración (R/As, white) y Excreción nitrogenada (N/As, diagonal lines). As= energía asimilada.

ANEXOS

Anexo 1 - Crecimiento ($\text{mg PS} \cdot \text{d}^{-1} \cdot \text{g}^{-1} \text{PSLC}$) y contenido calórico (cal. $\text{g}^{-1} \text{PS}$) de los juveniles de *Fenacus aztecus* en diferentes temperaturas ($^{\circ}\text{C}$) y salinidades (%). Se señalan valores medianos y su intervalo de confianza ($M \pm 1C$; 95% conf.)

| Salinidad | Temperatura | | |
|-------------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| | 20 | 25 | 30 |
| | 1.3 (1.2-1.4) | 7.1 (6.4-7.8) | 10.6 (9.9-11.3) |
| 10 | | | |
| | 3.3 (2.9-3.7) | 8.0 (7.3-8.7) | 9.7 (8.9-10.5) |
| 15 | | | |
| | 5.8 (5.1-6.5) | 11.3 (10.7-12.9) | 13.8 (12.6-15.0) |
| 20 | | | |
| | 11.9 (11.3-12.5) | 10.1 (9.1-11.1) | 15.4 (14.2-16.6) |
| 25 | | | |
| | 1.2 (1.0-1.4) | 9.2 (8.2-10.2) | 10.2 (8.7-11.7) |
| 30 | | | |
| cal $\text{g}^{-1} \text{PS}$ | 5675.2 (5612.4-6038.0) | 5220.8 (5028.8-5412.8) | 5023.6 (4819.7-5227.5) |