



**UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**FACTORES QUE AFECTAN LA TASA DE
INGESTIÓN DE CAMARONES PENEIDOS:
COMPARACIÓN DE DOS ESPECIES
(*Litopenaeus setiferus* Linnaeus, 1767 y *L.
vannamei* Boone, 1931)**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

PAULINA ARIAS CABALLERO DE MIGUEL

DIRECTOR DE TESIS: DR. NUNO SIMÕES

2006





Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

1. Datos del alumno

Arias Caballero
de Miguel
Paulina
56 77 42 03
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
400094681

2. Datos del tutor

Dr.
Fernando Nuno
Simões

3. Datos del sinodal 1

Dra.
Ruth Cecilia
Vanegas
Pérez

4. Datos del sinodal 2

M. en C.
Julio Alejandro
Prieto
Sagredo

5. Datos del sinodal 3

Dra.
Maite
Mascaró
Miquelajauregui

6. Datos del sinodal 4

Dr.
Carlos
Rosas
Vázquez

7. Datos del trabajo escrito

Factores que afectan la Tasa de Ingestión en camarones peneidos:
comparación de dos especies (*Litopenaeus setiferus* Linnaeus, 1767 y *L.*
vannamei Boone, 1931).

100 p
2006

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue realizado con una beca DGAPA , en las instalaciones de la Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación de Sisal (UMDI), Facultad de Ciencias, UNAM, Sisal; Hunucmá, Yucatán, en el marco de los proyectos PAPIIT No. In208302 e IX219404, CONACyT Ciencia Básica No. 44601-Q y 44763-Q.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN	02
2. HIPÓTESIS	06
3. OBJETIVOS	07
4. ANTECEDENTES	08
4.1 Ubicación taxonómica y ciclo de vida general de los camarones peneidos	09
4.2 Biología de <i>Litopenaeus setiferus</i> , Linnaeus, 1767	10
4.3 Biología de <i>Litopenaeus vannamei</i> , Boone, 1931	14
4.4 Anatomía y Fisiología de del aparato digestivo de los Crustáceos	17
4.5 Factores que afectan la Tasa de Ingestión en Crustáceos	22
4.5.1 Selección del Alimento	22
4.5.2 Saciedad	23
4.5.3 Frecuencia de Alimentación	24
4.5.4 Densidad de los Organismos y Dispersión del Alimento	25
4.5.5 Tamaño del organismo	25
4.5.6 Muda	26
4.5.7 Temperatura	26
4.5.8 Concentración de O ₂ Disuelto	27
4.5.9 Fotoperiodo	28
4.5.10 Sustancias Tóxicas	29
5. MATERIALES Y MÉTODOS	30
5.1 Descripción del Aparato Digestivo	30
5.1.1 Disecciones	31
5.1.1.1 Características de los Organismos Disectados	31
5.1.1.2 Técnica de Disección	32
5.1.1.3 Determinación del Volumen y Peso del Tracto Digestivo y Hepatopáncreas con Estómago	32
5.2 Efecto de tres Variables (peso del organismo, tipo y cantidad de alimento ofrecido) en la Tasa de Ingestión	34
5.2.1 Condiciones Experimentales	36
5.3 Efecto del Tiempo de Ayuno en la Tasa de Ingestión	40
5.4 Variables calculadas y análisis Estadístico	41
5.4.1 Descripción del Aparato Digestivo	41
5.4.2 Efecto de tres Variables (peso del organismo, tipo y cantidad de alimento ofrecido) y del Tiempo de Ayuno en la Tasa de Ingestión	41
6. RESULTADOS	43
6.1 Descripción del Aparato Digestivo	43
6.2 Efecto de tres Variables (peso del organismo, tipo y cantidad de alimento ofrecido) en la Tasa de Ingestión	50
6.2.1 Organismos experimentales	50
6.2.2 Tasa de Ingestión	50
6.2.3 Tiempos de Alimentación	54
6.2.4 Tiempo Mínimo de Tránsito Intestinal (TMTI)	55
6.2.5 Tasa de producción de Heces	58
6.2.6 Tasa de Absorción	59
6.3 Efecto del Tiempo de Ayuno en la Tasa de Ingestión	61

6.3.1 Tasa de Ingestión	61
6.3.2 Tiempo de Alimentación	63
6.3.3 Tiempo Mínimo de Tránsito Intestinal	64
7. DISCUSIÓN	65
7.1 Descripción del Aparato Digestivo	65
7.2 Efecto de tres Variables (peso del organismo, tipo y cantidad de alimento ofrecido) en la Tasa de Ingestión	68
7.2.1 Tasa de Ingestión	68
7.2.2 Tasa de Producción de Heces y Tiempo Mínimo de Tránsito Intestinal	71
7.2.3 Tasa de Absorción	74
7.3 Efecto del Tiempo de Ayuno en la Tasa de Ingestión	75
7.3.1 Tasa de Ingestión y Tiempo de Alimentación	75
7.3.2 Tiempo Mínimo de Tránsito Intestinal	76
8. CONCLUSIONES	78
9. ANEXOS	79
10. REFERENCIAS	90

RESUMEN

Con el fin de poder conocer los factores biológicos que determinan la interrelación entre la tasa de crecimiento y la tasa de ingestión en camarones peneidos, en este estudio se hicieron una serie de observaciones y comparaciones de la morfometría del tracto digestivo de distintos individuos de *Litopenaeus setiferus* y *L. vannamei*; se evaluaron los efectos del peso del organismo, el tipo y cantidad de alimento ofrecido en el proceso de ingestión de estas especies, así como el efecto del tiempo de ayuno en este mismo proceso.

Se disectaron 42 *L. setiferus* de 1.54-20.23 g y 30 *L. vannamei* de 0.05-19.20 g, y se observó que el tracto digestivo de ambas especies es similar en su morfometría. La única diferencia radica en el tamaño del hepatopáncreas, siendo más grande en tamaño y volumen en *L. vannamei* que en *L. setiferus*, lo cual le podría conferir alguna ventaja mediante un aumento en la capacidad digestiva y de asimilación.

Los experimentos sobre tasas de ingestión mostraron que ésta es una función del peso del organismo y la cantidad de alimento ofrecida, incrementando el consumo de alimento conforme aumentan ambas variables en ambas especies. El tipo de alimento también modificó la tasa de ingestión en estos organismos. Las tasas de Ingestión para *L. setiferus* alimentados con calamar variaron entre 4×10^{-6} y 0.3281g, y alimentados con pellet, entre 0.0015 y 0.7392 g, mientras que para *L. vannamei* variaron entre 4×10^{-6} y 0.3592g para organismos alimentados con calamar y entre 0.0014 y 1.3019 g para organismos alimentados con pellet. Sin embargo, la tasa de ingestión fue similar entre organismos con 24 y 48 horas de ayuno, y menor que en organismos sin ayunar. El tiempo mínimo de tránsito intestinal también se modificó con el tiempo de ayuno siendo menor con 24 horas, indicando la capacidad de estos organismos de alterar la producción y el tiempo de expulsión de heces dependiendo de la disponibilidad de alimento. Todos estos resultados servirán para el mejoramiento en la parametrización de modelos predictivos de la tasa de crecimiento individual de camarones peneidos bajo condiciones de cultivo.

1. INTRODUCCIÓN

Todavía hasta fines del siglo pasado los mares eran considerados una reserva ilimitada de recursos naturales renovables (Cifuentes-Lemus, 1993), siendo la pesca una de las prácticas más antiguas para obtener alimento y sustento. Sin embargo en las últimas décadas la producción marina ha ido disminuyendo.

En México, el camarón constituye el recurso pesquero de mayor importancia, tanto por su volumen de captura como por su alto valor en los mercados nacional y extranjero. Este recurso genera entre el 45 y 50 % del valor total de la producción pesquera nacional (FAO: Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación). En 1987, México ocupaba el sexto lugar en captura nacional de camarón con un volumen de producción anual de 84 mil toneladas (Ruiz-Durá, 1993). Sin embargo, entre los años de 1980 a 1990 la tendencia general de la captura de camarón disminuyó, por lo que en la década de los 80 la acuicultura se expandió rápidamente volviéndose una alternativa rentable para satisfacer las necesidades del mercado a nivel mundial (Rosembery, 1998). Entre otros organismos acuáticos cultivados, los camarones peneidos han representado una opción viable y exitosa especialmente en los países tropicales.

En América, la especie de camarón mayormente cultivada es el camarón blanco del Pacífico, *Litopenaeus vannamei*, la cual se encuentra en segundo lugar a nivel mundial con una producción de 187, 224 toneladas anuales y presenta un aumento anual mayor al 8% (FAO, 2004). Esta especie de camarón ha sido introducida para fines de cultivo en China, India, Tailandia y Vietnam, y su introducción en la costa Atlántica del Continente Americano se ha llevado a cabo desde Brasil hasta Estados Unidos, incluyendo México. En México, en el 2002 la producción de *L. vannamei* en el Pacífico alcanzó 43, 136 toneladas y en el Atlántico 2, 217 toneladas (FAO, 2004).

Recientemente, en los gobiernos de varios países y diversas organizaciones ambientalistas ha surgido una gran preocupación sobre el

potencial invasor de especies marinas utilizadas en acuicultura. Aunque se reconoce que *L. vannamei* tiene el potencial para invadir los ecosistemas naturales del Golfo de México, no existen valoraciones sobre los efectos que una liberación masiva de camarón blanco pudiera tener en las poblaciones locales de decápodos, entre los que está el camarón blanco del Atlántico *L. setiferus*. Dada la capacidad adaptativa de *L. vannamei*, esta especie podría responder favorablemente ante las condiciones ambientales que le ofrecen los sistemas estuarinos del Golfo de México, impactando de manera importante a las otras poblaciones de camarones que habitan esos ecosistemas. Se ha demostrado que la tasa de crecimiento de *L. vannamei* (1-1.5 g semana⁻¹), es mayor a la de *L. setiferus* (0.7-1.2 g semana⁻¹) y que tiene una eficiencia de asimilación del doble que la especie nativa (Rosas *et al.*, 2001; Sandifer *et al.*, 1993). Asimismo, *L. vannamei* puede ser un vector de transmisión de enfermedades entre varias especies de invertebrados, por lo que se ha vislumbrando la posibilidad de que a lo largo de varias generaciones *L. vannamei* pudiera desplazar a *L. setiferus* de su nicho original.

A pesar del éxito reproductivo de los camarones en granjas, existe todavía falta de conocimiento importante sobre algunos aspectos de la biología de estos organismos en cautiverio. Uno de los aspectos poco estudiados es sobre los factores biológicos que determinan la interrelación entre la tasa de crecimiento y tasa de ingestión. El conocimiento de estos factores y dicha relación permitiría crear modelos que permitan predecir la tasa de crecimiento individual de un organismo bajo condiciones de cultivo. El uso de este tipo de modelos, además de ayudar a comprender los procesos biológicos que se pretenden modelar, también tiene aplicaciones potenciales reales en la industria, permitiendo la previsión del crecimiento poblacional en un estanque sobre la base de las variables biológicas involucradas en el proceso. Hasta el momento todos los modelos elaborados son puramente descriptivos, y muchas veces se han basado en tasas de crecimiento obtenidas en periodos de tiempo anteriores a aquel que se pretende prever. Dado el carácter exponencial del crecimiento, esto ha dado como resultado modelos poco precisos en su predicción.

Recientemente, Mishra *et al.* (2000) (Anexo 1) desarrollaron un modelo bio-energético de crecimiento para camarones peneidos a partir de un modelo predictivo desarrollado para tilapia por Machiels (1987) y subsecuentemente adaptado por Van Dam y Penning de Vries (1995). Sin embargo, este modelo tiene varias fallas, entre ellas, el módulo de consumo de alimento está incompleto y asume situaciones irreales, dado que algunos parámetros fueron tomados de la literatura (de especies de camarón distintas, e incluso de especies de vertebrados), por otro lado, los fundamentos usados para calcular los ritmos de actividad no son reales ya que se asume que todos los camarones sólo presentan actividad alimenticia nocturna, independientemente de la especie y el tamaño del organismo. Además, en el ciclo de muda se asume que los camarones dejan de alimentarse dos días antes y uno después de cada muda, lo cual puede variar dependiendo del tamaño de los individuos. Se asume también que la tasa de ingestión es función del tiempo durante el cual el alimento es presentado o se encuentra disponible, sin considerar el tipo de alimento, su atractabilidad, el tiempo de residencia del alimento en el tracto digestivo, su digestibilidad, y otros aspectos determinantes en el nivel de hambre de un individuo. De igual forma, en el modelo actual no se incluye ninguna rutina de autorregulación de la tasa de ingestión que tome en cuenta las características morfométricas que determinan el llenado y vaciado del tracto digestivo.

Por lo anterior, es evidente que para que un modelo sea realmente predictivo, es necesario obtener datos experimentales reales sobre las tasas de ingestión de *Litopenaeus setiferus* y *L. vannamei*. Dichos datos deben representar series completas y ser registrados bajo condiciones experimentales constantes. Con esta información será posible la redefinición y reparametrización de los submodelos de la tasa de ingestión para estas especies, que a su vez podrán ser incorporados al modelo de crecimiento individual de camarones peneidos de Mishra *et al.* (2000). Dicho modelo permitirá identificar los puntos críticos a lo largo del proceso fisiológico de alimentación, y podrá contribuir en la elaboración de modelos más realistas que simulen escenarios donde las dos especies coexisten.

El presente trabajo se propone describir y comparar las relaciones alométricas entre distintas variables morfométricas del tracto digestivo de las dos especies mediante la disección y medición del mismo en animales sacrificados. Paralelamente, se pretende cuantificar y comparar, a) el efecto conjunto del peso del organismo y el tipo y cantidad de alimento ofrecido sobre la tasa de ingestión de *L. setiferus* y *L. vannamei*, y b) la relación entre tiempo de ayuno y la tasa de ingestión, tiempo de alimentación y tiempo mínimo de tránsito intestinal.

2. HIPÓTESIS

- Dado que *L. vannamei* y *L. setiferus* son dos especies de camarón pertenecientes al mismo género, se puede considerar que tanto la morfometría general como la del tracto digestivo no varía significativamente de una especie a la otra.
- Asimismo, el peso del individuo, el tipo y cantidad de alimento disponible, así como el tiempo de ayuno, afectan la tasa de ingestión de ambas especies de camarón de forma similar.

3. OBJETIVOS

3.1 OBJETIVO GENERAL

- Describir y comparar la morfometría general y del tracto digestivo de *Litopenaeus vannamei* y *L. setiferus*, y examinar el efecto de diversos factores sobre las tasas de ingestión de estas especies de camarón con el fin de contribuir al desarrollo y parametrización de un modelo de crecimiento individual para cada especie.

3.2 OBJETIVOS PARTICULARES

- Describir y comparar variables de peso, longitud y volumen de la morfometría general y del tracto digestivo de *L. setiferus* y *L. vannamei*, así como las interrelaciones de las distintas variables.
- Conocer y comparar el efecto del peso del organismo, tipo y cantidad de alimento ofrecido sobre la tasa de ingestión, evacuación, absorción, tiempo de alimentación y tiempo mínimo de tránsito intestinal de *L. setiferus* y *L. vannamei*.
- Establecer el efecto de distintos tiempos de ayuno sobre la tasa de ingestión, tiempo de alimentación y tiempo mínimo de tránsito intestinal de *L. setiferus* y *L. vannamei*.

4. ANTECEDENTES

En diversos estudios realizados con camarones peneidos bajo condiciones naturales y de cultivo, se ha visto que la alimentación de estos organismos está determinada tanto por factores exógenos, como son las mareas (Sastrakusumah, 1971; Marte, 1980), variaciones en la calidad del agua (Liao, 1969; Sastrakusumah, 1971; Nunes *et al.*, 1996; Nunes, 1998), intensidad de la luz (Hughes, 1969; Sick *et al.*, 1973; Brisson, 1977; McTigue y Feller, 1989; Reymond y Lagardère, 1990, Nunes *et al.*, 1996), disponibilidad de alimento (Hill y Wasseberg, 1987; Wasseberg y Hill, 1987; Nunes *et al.*, 1996, 1997), cantidad de alimento (Sick *et al.*, 1973; Sedgwick, 1979a), dispersión del alimento (Nunes y Parsons, 1999), composición y palatabilidad de la dieta artificial (Sick y Baptist, 1973; Sedgwick, 1979b; Holland y Borski, 1993; Sarac *et al.*, 1993), tamaño de partícula en dietas artificial (Nunes y Parsons, 1998), periodo y frecuencia de exposición del alimento (Sick *et al.*, 1973; Sedgwick, 1979a); así como por variables fisiológicas intrínsecas como el estadio de muda (Burse y Lane, 1971; Huner y Colvin, 1979; Hill y Wasseberg, 1992), la edad, y consecuentemente, el tamaño de los individuos (Reymond y Lagardere, 1990; Nunes *et al.*, 1996; Nunes, 1997). Sin embargo, hasta la fecha, no se han hecho estudios concernientes al efecto de estos factores sobre la tasa de ingestión, producción de heces, y evacuación del tracto digestivo en estos organismos, a pesar de constituir variables de gran importancia para maximizar el uso del alimento en los sistemas de cultivo (Nunes y Parsons, 2000).

4.1 UBICACIÓN TAXONÓMICA Y CICLO DE VIDA GENERAL DE LOS CAMARONES PENEIDOS

Reino = Animalia

Phylum = Arthropoda

Subphylum = Crustacea (Pennant, 1977)

Clase = Malacostraca (Latreille, 1806)

Subclase = Eumalacostraca (Grobber, 1892)

Superorden = Eucarida (Calman, 1904)

Orden = decapada (Latreille, 1803)

Suborden = Dendrobranchiata (Bate, 1888)

Superfamilia = Penaeoidea (Rafinesque-Schmaltz, 1815)

Familia = Penaeidae (Rafinesque, 1815)

Subfamilia = Penaeiae

Género = *Litopenaeus* (Farfante y Kensley, 1997)

En los peneidos en general, las hembras desovan frente a las costas liberando los huevos directamente en el agua, de los que eclosionan las larvas al término de algunas horas (Fig. 1). La vida larval es corta (3 semanas) pero relativamente complicada ya que pasa por tres estadios (nauplio, protozoa y misis) antes de alcanzar el estadio de postlarva. Cada estadio tiene de 3 a 6 subestadios con cambios en la morfología, natación, conducta y hábitos alimenticios de las larvas (Dall *et al.*, 1990). Los nauplios se alimentan de las reservas del vitelo originalmente depositado en el huevo, mientras que las protozoas son generalmente herbívoras planctónicas, que cambian a omnívoras en protozoas tardías. En el estadio de misis, las larvas se vuelven cada vez más carnívoras.

Las larvas son transportadas por las corrientes hacia las zonas estuarinas, donde llegan al estadio de postlarva, adaptándose a una vida bentónica. Ahí alcanzan rápidamente el estadio juvenil donde encuentran alimento en abundancia y refugio de los depredadores. Gradualmente regresan a las

bocas de las lagunas o los estuarios donde se convierten en sub-adultos. Poco después estos camarones migran mar adentro, continuando su proceso de crecimiento, para finalmente convertirse en adultos y alcanzar las zonas de reproducción. Todo el desarrollo ontogénico está acompañado de cambios significativos en la conducta de alimentación, en las tasas metabólicas y en las actividades de las enzimas digestivas (Laubier-Bonichon *et al.*, 1977; Lovett y Felder, 1990; Chu y Ovsianico-Koulikowsky, 1994; Lemos *et al.*, 1999).

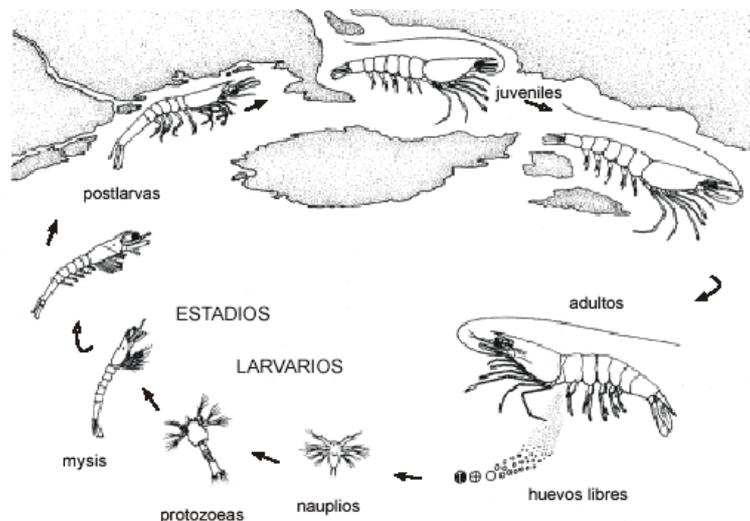


FIGURA 1: Ciclo de vida de los camarones peneidos. Tomado de Hendricks (2001).

4.2 BIOLOGÍA DE *Litopenaeus setiferus*, Linnaeus, 1767

El camarón blanco *L. setiferus* se distribuye a lo largo de la costa del Atlántico de Estados Unidos, desde Nueva Jersey hasta Florida, y en la costa este de México, desde Tamaulipas hasta Campeche, siendo especialmente abundante en el Golfo de México (Fig. 2) (Dore y Frimodt, 1987; Holthius, 1980). Esta especie es más abundante en áreas caracterizadas por una extensa tierra interior, pantanos salobres, aguas poco profundas y áreas lejanas a la costa con fondos lodosos o arcillosos (Anderson *et al.*, 1949). También se ha visto asociada a sedimentos limosos bajos en carbonatos (Sánchez y Soto, 1986). Los juveniles prefieren áreas de fondos lodosos con alto contenido de materia

orgánica y sin vegetación (Magallón, 2005), y ocasionalmente se les puede encontrar en fondos de arena o arcilla (Williams, 1955a, 1955b). Los juveniles de esta especie se encuentran en lugares de baja salinidad y conforme van creciendo se mueven a áreas más salinas, utilizando los pantanos salobres para crecer (Williams, 1984). En el suroeste del Golfo de México, donde es una especie dominante, se ha visto que tiene una distribución restringida al ambiente de plataforma interna (11-25 m de la costa) con una profundidad promedio de 25 metros (Sánchez y Soto, 1986). A pesar de que esta especie tiende a congregarse en zonas someras, la mayor profundidad registrada a la que se han encontrado estos organismos es de 82 metros (Lindner y Cook, 1970).

La temperatura del agua en la que se encuentra *L. setiferus* está por encima de los 20° C, donde se ha visto que tiene un mejor crecimiento, mismo que llega a cesar si la temperatura se encuentra debajo de los 16° C (Etzold y Christmas, 1977). Pérez-Farfante (1969) ha reportado que al incrementar la temperatura, la tasa de muda también aumenta. Se ha encontrado que el valor mínimo crítico a la que puede sobrevivir esta especie es de 8° C (Joyce, 1965), alcanzando una mortalidad total dentro de una población experimental a los 3° C (Muncy, 1984). Los adultos parecen ser más susceptibles a las temperaturas frías que los juveniles (Whitaker, 1983).

La salinidad a la que se pueden encontrar estos organismos varía según el estadio del ciclo de vida. En el norte del Golfo de México se ha reportado que la menor salinidad a la que se han encontrado juveniles de esta especie es de 0.42 ‰; en el Río St. John en Florida, organismos juveniles han sido colectados de zonas con salinidad de 1.0 ‰ (Muncy, 1984). Aún cuando el desove natural de estos organismos ocurre en salinidades de al menos 27 ‰, en experimentos en condiciones de laboratorio, se ha visto que pueden ser criados a 18-34 ‰. (Pérez-Farfante, 1969).

En cuanto a su crecimiento, se ha visto que en los estuarios de la zona subtropical *L. setiferus* crece aproximadamente 1.2 mm al día en la últimas semanas de la primavera y durante los meses de verano, siendo el crecimiento

lento en primavera e incrementándose en el verano (Williams, 1965). La tasa de crecimiento nuevamente disminuye en los meses de otoño, pero los organismos que permanecen en los estuarios durante el invierno reanudan su crecimiento en la primavera siguiente (Muncy, 1984). Williams (1955) y McCoy (1968), observaron crecimientos similares de estos organismos en la costa este de los Estados Unidos, reportando un crecimiento en verano de 1.3 y 1 mm día⁻¹, respectivamente. McCoy (1968) también demostró que la tasa de crecimiento (en largo total) declina conforme aumentan de tamaño.

Desde el estadio juvenil, las hembras son consistentemente más grandes que los machos (Williams, 1984), llegando a medir 223 mm y 210 mm de longitud total, respectivamente (Shultz-Ruiz y Chávez, 1976). Anderson y Lindner (1958), encontraron una diferencia en las relaciones alométricas de peso-longitud entre *L. setiferus* maduros y organismos más jóvenes, siendo que a una longitud total dada, los primeros tienen un mayor peso corporal que los segundos.

En cuanto a su longevidad, Lindner y Anderson (1956), han demostrado que esta especie puede vivir por lo menos 16 meses, pero debido a la alta mortalidad, pocos individuos de la población total alcanzan los 2 años de vida. Estudios de marcaje y recaptura han revelado que algunos organismos de esta especie pueden vivir de 27 meses hasta 4 años (Etzold y Christmas, 1977; Klima, 1963).

Se ha visto que esta especie es particularmente activa durante los periodos de iluminación (Pérez-Farfante, 1969; García y Le Reste, 1981; Sheridan *et al.*, 1984). Williams (1955a), estudiando los estuarios del Norte de Carolina, encontró que los estómagos de *L. setiferus*, se encontraban llenos durante el verano, llenos o medio llenos durante el otoño y casi vacíos en el invierno.

Esta especie es omnívora (Viosca, 1920 y Weymouth *et al.*, 1933), e incluso se ha reportado canibalismo en condiciones de cautiverio (Weymouth *et al.*, 1933). Guitart y Hondares (1980) encontraron que la dieta natural de *L.*

setiferus del Sur del Golfo de México está compuesta por anfípodos, copépodos, ostrácodos, tanaidáceos, decápodos, foraminíferos, poliquetos, ofiúridos, gasterópodos, pelecípodos, cefalópodos, condicitos, nemátodos y detritos.

En cuanto a las especies de camarones peneidos con las que *L. setiferus* cohabita, se ha visto que en el suroeste del Golfo de México, las máximas concentraciones de esta especie se traslapan espacial y batimétricamente con las del camarón café *Farfantepenaeus aztecus* y el camarón rosado *F. duorarum* (Sánchez y Soto, 1986). La estrategia de *L. setiferus* para evitar la competencia con estas especies es congregarse en zonas más someras y ser una especie más activa durante periodos de luz (Pérez-Farfante, 1969; García y Le Reste, 1981; Sheridan *et al.*, 1984), en comparación con las otras dos especies (Muncy, 1984). En la Bahía de Galveston, Texas, estas tres especies ocupan distintas áreas. Se ha visto que a diferencia de *L. setiferus*, los adultos de *F. aztecus* prefieren los fondos del área lejana de la costa y los adultos de *F. duorarum* son más abundantes en fondos con conchas (Lindner y Cook, 1970). De acuerdo con estos mismos autores, la mayoría de los juveniles de *F. aztecus* evitan las zonas de crecimiento de *L. setiferus* y *F. duorarum*, y se encuentran migrando o se han ido de éstas antes de que las postlarvas de *F. duorarum* y *L. setiferus* hayan llegado. Cuando las postlarvas de estas tres especies se encuentran en la misma zona de crianza, *L. setiferus* se encuentra más cercana a la orilla que *F. aztecus*, mientras que las postlarvas de *F. duorarum* prefieren fondos con vegetación sumergida (Loesh, 1965).

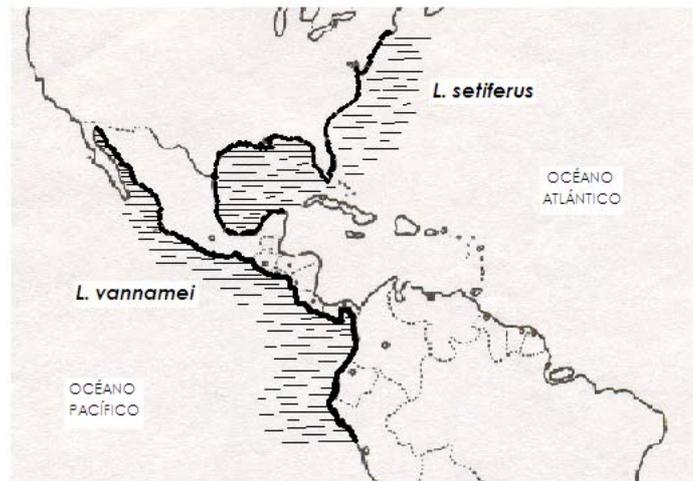


FIGURA 2: Distribución geográfica de *Litopenaeus setiferus* y *L. vannamei*. Basado de Dore y Frimodt (1987).

4.3 BIOLOGÍA DE *Litopenaeus vannamei*, Boone, 1931

El camarón blanco del Pacífico, *L. vannamei*, se distribuye en la costa este del Pacífico, desde Sonora en el sur de México hasta Tumbes en el norte de Perú (Fig. 2) (Rodríguez, 1987). Esta especie se puede encontrar desde la orilla de la playa hasta profundidades de 72 metros, prefiriendo los fondos lodosos. (Dore y Frimodt, 1987). En el sistema de lagunas Caimanero-Huizache, Sinaloa, donde esta especie se distribuye, la cama de la laguna es predominantemente de arcilla de grano muy fino, con grandes parches de arena, teniendo una profundidad máxima de 1.2 m en la temporada de lluvias y una mínima de 30 cm en la temporada seca (Menz y Bowers, 1980), mientras que las temperaturas fluctúan entre los 19 y 36 °C. Wyban y Sweeny (1991), reportaron que esta especie es capaz de tolerar un gran intervalo de temperaturas, creciendo mejor entre los 23-30 °C, con un crecimiento óptimo a los 30 °C para los camarones de 1 g y de 27 °C para los de 12-18 g. Aunque *L. vannamei* tolera temperaturas por debajo de los 15 °C y por encima de los 33 °C, bajo estas condiciones reducen su tasa de crecimiento. En general, esta especie se distribuye donde la temperatura del agua está por encima de 20 °C durante todo el año (Wyban y Sweeny, 1991; Rosenberry, 2002).

Litopenaeus vannamei también puede tolerar un gran intervalo de salinidades. Wyban y Sweeny (1991) reportaron que puede sobrevivir entre los 0.5 y 45 ‰, pero su crecimiento es mejor a salinidades bajas alrededor de los 10-15 ‰, donde el ambiente y su medio interno son iso-osmóticas.

En cuanto a su crecimiento, bajo condiciones semintensivas de cultivo esta especie tiene el potencial de crecer hasta 3 g semana⁻¹ hasta los 20 g, pero continua creciendo lentamente después (1g semana⁻¹) (Wyban y Sweeny, 1991). En sistemas de cultivo intensivos, usados actualmente en Tailandia e Indonesia, la tasa de crecimiento de *L. vannamei* es de 1.0-1.5 g semana⁻¹ (con 80-90% de supervivencia) (Chamberlain, 2003).

En condiciones naturales como el sistema lagunar Caimanero-Huizache, Edwards (1977), Menz y Bowers (1980) y Menz y Blake (1980) reportaron que el crecimiento de *L. vannamei* de 4-20 mm de cefalotórax (ct) es de 0.3 a 0.4 mm día⁻¹, mientras que el de los camarones mayores a los 20 mm de ct es de 0.2 mm día⁻¹, con una posterior reducción en la tasa de crecimiento una vez que alcanzan los 28 mm ct. A su vez, Soto (1969), reportó una tasa de crecimiento de 1.5 mm día⁻¹ en el mismo sistema lagunar durante la estación húmeda. Por su parte Lluch (1974) demostró una tasa media de crecimiento de 1 mm día⁻¹ hasta los 100 mm de longitud, declinando la tasa de crecimiento uniformemente hasta alcanzar los 180 mm.

En cuanto a las relaciones alométricas en esta especie, Chow y Sandifer (1991), encontraron que el abdomen y cefalotórax de los camarones más viejos tienden a ser proporcionalmente más largos y gruesos, teniendo un peso mayor en proporción al largo, que los camarones más jóvenes. Estas relaciones alométricas coinciden con las reportadas para *L. setiferus* (Anderson y Lindner, 1958).

Se ha visto que las postlarvas de *L. vannamei* entran a los estuarios a aguas más salobres cuando su longitud total es de aproximadamente 6 mm, y permanecen ahí hasta alcanzar los 100-170 mm. De esas tallas, los camarones migran al mar donde tienen su último periodo de crecimiento. Esta especie

presenta también dimorfismo sexual, ya que los machos alcanzan tallas de 180mm mientras las hembras crecen hasta 220 mm (Chávez, 1973).

Al contrario de *L. setiferus*, *L. vannamei* es una especie muy activa durante la noche (Edwards, 1977), pero también presenta una dieta heterogénea, siendo omnívoro oportunista y carroñero (Álvarez-León, 2002). Su dieta consiste principalmente de crustáceos pequeños, poliquetos, junto con micro y meiofauna usualmente asociada con detritos (Hall, 1962). Análisis estomacales de *L. vannamei* revelaron una predominancia de material detrítico, con diatomeas y fragmentos de crustáceos como copépodos (Edwards, 1977).

En la costa del Pacífico Mexicano, *L. vannamei* comparte su distribución con otras tres especies predominantes de camarones peneidos: *Penaeus brevirostris*, *P. californiensis* y *P. stylirostris*. Sin embargo cohabita mayormente con *P. stylirostris*, ya que la igual que *L. vannamei*, los juveniles habitan lagunas y aguas salobres, mientras que *P. californiensis* y *P. brevirostris* se encuentran en condiciones marinas en todos sus estadios (Edwards, 1977).

En lo que se refiere a sus depredadores naturales, muchos se encuentran entre una variedad de peces demersales como *Achirus*, *Atherinomorus*, *Centropomus*, *Cynoscion*, *Diapterus*, *Elops*, *Eugerres*, *Galeichthys*, *Gobionellus*, *Mugil*, *Poeciliopsis* y *Pomadasys*. Entre los invertebrados, se incluyen especies de *Callinectes*, otras especies de peneidos, *Macrobrachium*, *Callinassa*, *Palaemonidae* y *Cerithidea* (Edwards, 1977).

4.4 ANATOMÍA Y FISIOLOGÍA DEL APARATO DIGESTIVO DE LOS CRUSTÁCEOS

Las funciones del tracto digestivo de los crustáceos son la ingestión, transporte de nutrientes, digestión mecánica, hidrólisis química y bioquímica, absorción celular y almacenamiento, así como la transferencia de la excreta (Ceccaldi, 1997). Un aspecto único del tracto digestivo de los crustáceos es su uso para el almacenamiento de reservas de nutrientes que serán utilizados en la fase de intermuda para construir tejido nuevo. El tracto digestivo se divide en tres partes principales: anterior, medio y posterior.

La boca (Fig. 3), que forma parte importante del aparato digestivo, está asociada con apéndices prensiles especializados: maxílula, maxila, mandíbula y maxilípedos (Anexo 2 Fig. 27). Su parte anterior está reforzada por un labrum duro que previene el reflujo de la comida ingerida (Ceccaldi, 1997).

El intestino anterior está compuesto por el esófago y una gran parte del estómago donde las partes masticatorias están localizadas (Ceccaldi, 1997). La cutícula de esta parte del tracto digestivo de los camarones peneidos está derivada del ectodermo (Dall *et al.*, 1990). En las post larvas, el intestino anterior está equipado con un molino gástrico que dirige el rompimiento mecánico del alimento ingerido (Muir, J.F. y Roberts, R. J.).

De las especies de decápodos, los estómagos de los camarones peneidos son más alargados (Fig. 3) y el esófago está asociado con la región del corazón y también une la boca con el estómago. La característica más distinguible de los estómagos de camarones peneidos es que el número de oscículos (dientecillos) están menos calcificados y se reducen a 14 (Ceccaldi, 1997).

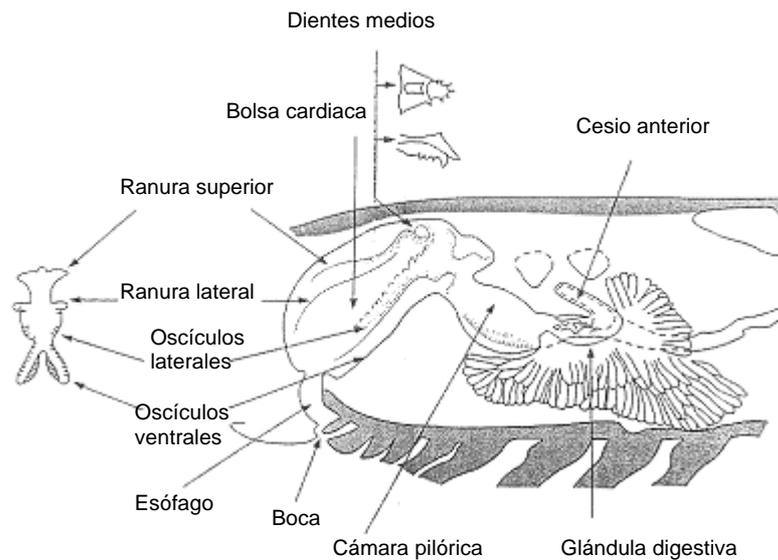


FIGURA 3: Estómago de camarón peneido. Adaptado de Ceccaldi (1997).

Es en el estómago donde la mayoría de los crustáceos llevan a cabo la masticación del alimento. Ahí, éste es reducido en partículas muy finas usando varios apéndices y los oscículos o dientes estomacales (partes calcificadas del estómago, ver Ceccaldi, 1997). Cada pieza es movida por músculos independientes controlados por un grupo de nervios (Dando y Maynard, 1974).

Las partículas de alimento ingeridas pasan selectivamente o son retenidas por filtros localizados en varias partes del estómago. Una vez en el estómago, se cree que se mueven a la parte posterior a lo largo de la pared dorsal de la bolsa anterior (Fig. 4). Posteriormente pasan a través del molino gástrico donde son molidas antes de entrar a la bolsa pilórica. El alimento es continuamente mezclado por los oscículos y dientes, y regresa para pasar por el sistema otra vez. Un filtro adicional localizado en la región ventral de la región pilórica del estómago previene que cualquier partícula mayor a 1 micra entre dentro del intestino medio (hepatopáncreas). Las partículas más grandes no digeribles son rechazadas y pasan al intestino posterior. (Ceccaldi, 1997).

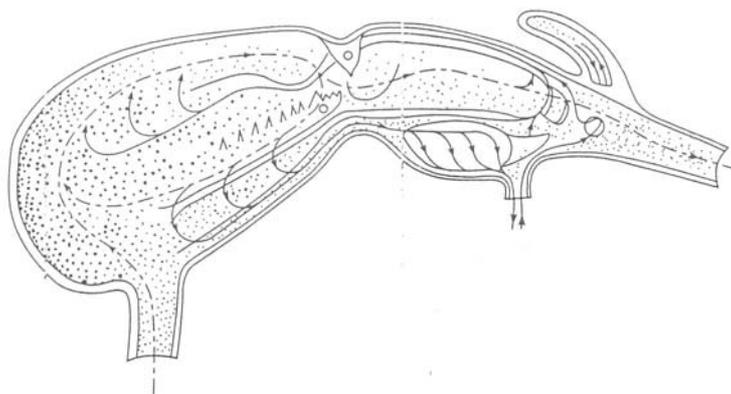


FIGURA 4: Diagrama de circulación de fluidos digestivos en el estómago de un camarón peneido. Adaptado de Ceccaldi, 1997.

El intestino medio de los crustáceos decápodos consiste principalmente de túbulos ciegos en donde se secretan las enzimas digestivas. En la mayoría de estos organismos, está compuesto por dos secciones que ocupan un gran volumen del cefalotórax, y representa del 2 al 6% del total del peso húmedo del animal. (Ceccaldi, 1997). La cutícula de esta parte del tracto digestivo está derivada del endodermo y es el sitio de mayor absorción de nutrientes (Dall *et al.*, 1990). En peneidos adultos, el intestino medio consiste de un tubo, la glándula digestiva o hepatopáncreas (Fig. 5), un divertículo anterior y uno posterior. (Lovett y Felder, 1990).

El hepatopáncreas es uno de los órganos más importantes en los crustáceos decápodos (Fig. 5). En camarones peneidos adultos es el lugar donde se lleva a cabo la síntesis y secreción de la mayoría de las enzimas digestivas, la digestión, y la absorción del alimento ingerido (Lovett y Felder, 1990). La tripsina y la quimotripsina son las enzimas proteolíticas más abundantes en el hepatopáncreas de los camarones (Dall *et al.*, 1990), y son las responsables de más del 60% del total de la digestión de las proteínas (Galgani *et al.*, 1984, Galgani, 1985, Tsai *et al.*, 1986). El hepatopáncreas también juega un papel en la excreción y el almacenamiento de reservas inorgánicas (Gibson y Barker, 1979), y ahí se lleva a cabo el metabolismo de lípidos y carbohidratos. (Gibson y Barrer, 1979, Ceccaldi, 1997). En esta glándula digestiva también lleva a cabo la manutención de reservas minerales

y sustancias orgánicas, así como la distribución de las reservas durante el ciclo de muda y el catabolismo de algunos compuestos orgánicos (Ceccaldi, 1997).

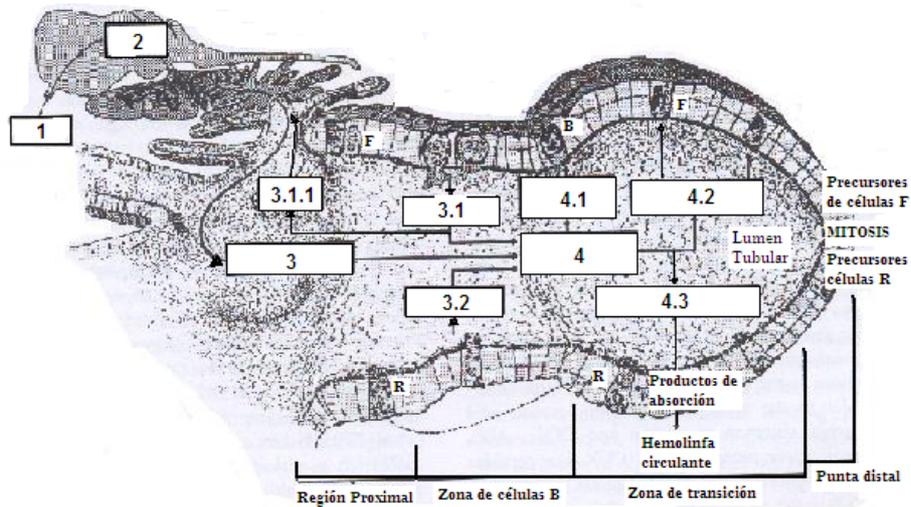


FIGURA 5: Glándula digestiva (hepatopáncreas) de un decápodo. Adaptado de Muhlia-Almazán y García-Carreño, 2003.

1. Ingestión de alimento, 2. Digestión gástrica, 3. Filtrado químico (del estómago), 3.1. Secreción de enzimas digestivas, 3.1.1. Jugo digestivo, 3.2. Exfoliación de células viejas degenerativas, 4. Digestión Intraluminal, 4.1. Absorción de H₂O y Nutrientes vía complejo apical, 4.2. Absorción vía pinocitosis y por vesículas cubiertas, 4.3. Absorción vía digestión y transporte molecular.

El intestino posterior de los crustáceos decápodos es prácticamente lineal y está impregnado de quitina. Se localiza en la mitad posterior del sexto segmento abdominal e incluye el recto y el ano. Usualmente una glándula oval, que es una continuación del lumen del intestino medio, está presente en este segmento y su función es desconocida. En los camarones peneidos la cutícula del intestino posterior está derivada del ectodermo (Dall *et al*, 1990), y dos canales paralelos forman el lumen del intestino posterior, uniéndose en el recto para formar un solo canal. El recto tiene un diámetro pequeño de apertura y se abre externamente en el ano, que está localizado entre el telson y los urópodos (Ceccaldi, 1997). Al lumen del esta parte del tracto digestivo lo recubre una superficie suave de tejido esponjoso (Dall, 1967).

La función más importante del intestino posterior es la defecación y la producción de la membrana que rodea las heces, aunque se piensa que también podría bombear agua dentro del tracto para ayudar en la remoción de electrolitos excretados (Dall y Moriarty 1983).

El conocimiento de la estructura del aparato digestivo y la función que desempeña cada parte de éste es importante, ya que la historia de vida de los camarones peneidos está marcada por cambios en su morfología, incluyendo algunos importantes en el aparato digestivo (Dall *et al.*, 1990). Estos cambios constituyen una limitante en cuanto a lo que el organismo puede ingerir y la cantidad en la que se ingiere. Un nauplio posee un tracto digestivo no funcional que se va desarrollando progresivamente, adquiriendo movimiento y actividades enzimáticas conforme va creciendo el organismo, y el rango de actividades enzimáticas de un peneido adulto difiere mucho del presente en las etapas larvales (Ceccaldi, 1997).

Además de cambios morfológicos y fisiológicos, existen cambios asociados en la conducta alimenticia de estos organismos (Lemos *et al.*, 1999). Los nauplios cambian de una alimentación endógena (se alimentan de las reservas del vitelo depositadas en el huevo), a la herbivoría en protozoas I y II, a la omnivoría en protozoa III (Laubier-Bonichon *et al.*, 1977; Lovett y Felder, 1990; Chu y Ovsianico-Koulikowsky, 1994; Lemos *et al.*, 1999). Se ha visto que los cambios en la composición de las enzimas proteolíticas y su actividad están muy ligados a cambios en los hábitos alimenticios, lo que indica una alta especificidad en el sistema de síntesis y activación de los mecanismos de las proteasas de estos organismos (Lemos *et al.*, 1999; Brito *et al.*, 2000; Guzmán *et al.*, 2001).

4.5 FACTORES QUE AFECTAN LA TASA DE INGESTIÓN EN CRUSTÁCEOS

4.5.1 SELECCIÓN DEL ALIMENTO

La selección del alimento es uno de los primeros pasos en el proceso de la alimentación, determinando así la tasa de ingestión, así como el tipo de alimento ingerido y por tanto su calidad nutricional obtenida (Lee y Lawrence, 1997). La preferencia por un alimento en los crustáceos está determinada en parte por el estímulo preingestacional o palatabilidad del alimento (sabor, forma, tamaño, color y textura) (Lee y Lawrence, 1997) (Ver Anexo 2).

El estímulo quimiosensorial puede mediar las tres fases de la conducta alimenticia ("despertar", búsqueda, control/ingestión) (Bardach y Villars, 1974; Atema, 1980; Zimmer-Faust *et al*, 1984). Holland y Borski (1993), realizaron un bioensayo para evaluar la influencia del estímulo quimiosensorial en el comportamiento alimenticio en juveniles de *L. vannamei*. Utilizaron discos de agar con extractos de distintos tipos de alimentos (calamar (*Loligo sp.*), lechuga de mar (*Ulva fascista*), cabeza de camarón (y dieta comercial), sin permitir el contacto físico directo de las partes de la boca del camarón con los mismos (estímulo exclusivamente químico e independiente de factores como la textura y tamaño del alimento), pero sí con los pereiópodos para que los organismos pudieran tomar el alimento. Estos autores encontraron que a iguales concentraciones de los extractos (0.5 %), el calamar tuvo una tasa de ingestión de 2:1 con respecto a la dieta comercial, de 6.3:1 con respecto a la lechuga de mar, y la cabeza de camarón tuvo una tasa de ingestión de 2:1 con respecto al calamar.

Costero y Meyers (1993) en un estudio de quimiorrecepción, evaluaron el uso de atrayentes (estimulantes) en dietas comerciales en *L. vannamei*. Los resultados indicaron que la inclusión del atrayente o estimulante mejoró la percepción y la ingestión del alimento de estos organismos. Un resultado importante fue el mejoramiento en el reconocimiento e ingestión de alimentos de relativamente baja calidad cuando los estimulantes fueron añadidos.

Con respecto a la selección del tamaño de partícula en camarones de cultivo, se han realizado estudios con *P. subtilis*, alimentados con una dieta artificial en pellet (Nunes y Parsons, 1998). Se observó que estos organismos tenían una tasa de ingestión significativamente mayor con partículas de pellet pequeñas (menores a 1 mm de long. y 1.9 mm de diámetro, y 1.31 mm de long. y 2.31 mm de diámetro) en relación con partículas más grandes (5.5 mm de long. y 2.38 mm de diámetro). Los autores sugieren que esto se debe a que con partículas menores de alimento, los organismos reducen el periodo de manipulación durante el consumo, permitiendo la ingestión de toda la partícula sin una trituración previa. El comportamiento anterior también fue reportado para *P. merguensis*, cuando fue alimentado con partículas menores a 1 mm³ (Alexander y Hindley, 1985).

A pesar de que la selección de partículas de alimento ocurre durante la trituración del mismo por parte de mandíbulas y maxila (estímulo preingestacional) (Dall *et al.*, 1990), Newman *et al.* (1982) propusieron a la regurgitación del alimento como estímulo postingestacional en la selección de alimento. Estos investigadores describieron la ingestión y regurgitación del alimento en *Metapenaeus rosenbergii*, en donde alimento de baja digestibilidad (cubierta de semillas de trigo, maíz y soya) fue regurgitado a mayores tasas que los alimentos digeribles. En promedio, un 77% de todo el material no digerible fue eliminado por regurgitación en lugar de haber sido por defecación.

4.5.2 SACIEDAD

La saciedad en los crustáceos decápodos ocurre una vez que el proventrículo esté lleno, la alimentación continúa solo después de que el alimento ingerido es transportado al intestino (Condrey *et al.*, 1972). El tamaño del proventrículo de un camarón peneido es relativamente pequeño (4 µl en un adulto de 30 mm de longitud), lo que explica las frecuentes y pequeñas comidas de los crustáceos (Dall *et al.*, 1990). Se ha sugerido que la saciedad está controlada por la capacidad de llenado de la glándula digestiva (Al-

Mohanna y Nott, 1987), donde se realiza la digestión final y absorción de nutrientes (Dall y Moriarty, 1983; Dall, 1992).

Algunos estudios indican que las especies de camarones peneidos pueden llenar su proventrículo durante la alimentación en 1-10 minutos y vaciarlo en 1-4 horas (Marte, 1980; Cockcroft y McLachlan, 1986; Hill y Wasseberg, 1987; Henschel y Feller, 1990). En algunas especies de peneidos el vaciamiento es muy rápido por ejemplo, *Penaeus monodon* puede vaciar el 53% del contenido del proventrículo en una hora (Marte 1980) y *P. esculentus*, el 50% en media hora (Hill y Wassenberg, 1987). La defecación puede empezar de 1-6 horas después de la alimentación (Dall, 1968; Al-Mohama y Nott, 1987). Algunos autores consideran que el llenado y vaciado del proventrículo determina en su totalidad la tasa de ingestión en la mayoría de los crustáceos (Lee y Lawrence, 1997).

En camarones peneidos la ingestión es un proceso rápido (por ejemplo < 20 segundos en *P. merguensis* (Alexander y Hindley, 1985)), que pierde velocidad conforme el intestino anterior se va llenando (Dall, 1967; Sick y Baptist, 1973; Sick *et al.*, 1973; Hill y Wasseberg, 1987). En estudios con *P. subtilis* bajo condiciones de laboratorio, se observó una disminución en la velocidad de alimentación en un tiempo de 0 a 8 minutos, lo que fue asociado con el llenado del estómago del organismo. (Nunes y Parsons, 1998).

4.5.3 FRECUENCIA DE ALIMENTACIÓN

Se ha visto que la tasa de ingestión del camarón de agua dulce *M. rosenbergii* se modifica con la frecuencia en la que es alimentado, siendo que una frecuencia de dos veces por día resultó en el incremento de la tasa de consumo de alimento de este organismo, comparada con frecuencias de una y tres veces por día (Taechanuruk y Stickney, 1982). La frecuencia de alimentación también afectó la tasa de ingestión de alimento de la misma manera en *Homarus americanus* (Bordner y Conklin, 1981).

4.5.4 DENSIDAD DE LOS ORGANISMOS Y DISPERSIÓN DEL ALIMENTO

El consumo de alimento también puede verse influenciado por la densidad de los camarones y su método de alimentación. Por ejemplo, la eficiencia de alimentación de *P. latisulcatus* disminuyó con el incremento de la densidad de los camarones que se encontraban en el estanque, pero este efecto se vio minimizado si el alimento era dispersado por todo el mismo (Rasheed y Bull, 1992). En otro estudio Nunes y Parsons (1999) examinaron los niveles alimenticios de postlarvas de *P. subtilis* en respuesta a la dispersión del alimento (pellet, 38.81% proteína) en un sistema semi-intensivo de cultivo. Comparando el método de dispersión del alimento por toda el área, contra un sistema de concentración del alimento en bandejas en dos extremos del estanque, los autores encontraron que con el sistema de dispersión los camarones tenían niveles de ingestión significativamente mayores y su actividad de forrajeo era más eficiente.

4.5.5 TAMAÑO DEL ORGANISMO

En estudios recientes con *L. subtilis* se ha visto que la ingesta de alimento está en función del peso corporal (PC) (Nunes y Parsons, 2000). Se observó que la tasa de ingestión de alimento aumentó progresivamente conforme aumentaba el tamaño del camarón, pero disminuyó progresivamente cuando la tasa de ingestión fue estandarizada con respecto al PC del individuo. A pesar de que los camarones pre-adultos y adultos ingirieron mayores cantidades absolutas de alimento que los camarones juveniles, los juveniles presentaron tasas de ingestión por g PC mayores que los adultos. En el caso de *L. vannamei* realizados por Wyban *et al* (1995) a tres temperaturas distintas (23, 27 y 30 °C), se observó que la tasa de ingestión de los organismos se ve afectada significativamente por el tamaño del animal independientemente de la temperatura (en este rango), ya que animales más pequeños (1.9 g) consumían relativamente mayor cantidad de alimento que organismos más grandes (11.5 g).

Nunes y Parsons (2000), también observaron que posterior al ayuno, el apetito de *L. subtilis* incrementaba a una tasa progresiva con el aumento del peso corporal, hasta alcanzar los 12.352 g, y describieron este patrón como incrementos sucesivos en el consumo de alimento.

4.5.6 MUDA

Los camarones peneidos en las etapas de pro ecdisis y ecdisis pueden disminuir, o bien, cesar su alimentación por completo (Drach y Tchernigovtzeff, 1967). En estudios con juveniles (15–25 g) de *P. esculentus* bajo condiciones de laboratorio, se observó que los camarones disminuyeron su tasa de ingestión considerablemente (de 2.7 g día⁻¹ a 1.2 g día⁻¹) en los dos días anteriores a la muda y durante la misma (Rothlisberg, 1998). También se ha visto que la mayoría de los camarones en ecdisis, emergieron por menos tiempo y no se alimentaron durante la noche, comparados con individuos en periodo de intermuda (Wassenberg y Hill, 1984; Hill y Wassenberg, 1992).

4.5.7 TEMPERATURA

En la mayoría de los organismos poiquiloterms, las tasas de ingestión aumentan conforme incrementa la temperatura del medio. Bordner y Conklin (1981) observaron que la tasa de ingestión de *Homarus americanus* a 21° C fue 15-25% mayor que las langostas mantenidas a 15° C. Experimentos con adultos de *P. esculentus* mostraron que al aumentar la temperatura del medio, no solo aumenta la tasa de ingestión, sino que el tiempo de forrajeo también incrementa, haciéndolo de forma lineal con respecto a la temperatura (Hill, 1985).

Wyban *et al* (1995) observaron el efecto de la temperatura (23, 27 y 30° C) en la tasa de ingestión de 3 tamaños de *L. vannamei* (3.9, 10.8 y 16.0 g), alimentados con una dieta artificial con 45% de proteína, y encontraron que la tasa de ingestión de todos los individuos aumentó conforme la temperatura fue incrementando.

La relación de incremento proporcional entre la tasa de ingestión y la temperatura, sin embargo, tiene un límite. Hewitt y Duncan (2001), estudiando a *P. japonicus* bajo condiciones experimentales, observaron el efecto de cinco temperaturas (28, 30, 32, 34 y 36° C), en el consumo de alimento en organismos juveniles (15.6 g). Los autores encontraron que el consumo de alimento aumentaba progresivamente conforme la temperatura incrementaba de los 28 a los 32 °C, pero fue disminuyendo progresivamente de esta temperatura en adelante.

Asimismo, se sabe que el efecto de la temperatura en el metabolismo está mediado, en parte, por el papel de la temperatura en la actividad digestiva de las enzimas, ya que las actividades específicas de la tripsina, leucina aminopeptidasa y de la carboxipeptidasa en peneidos adultos aumentan con el incremento de la temperatura (Ceccaldi, 1997).

Otros estudios de laboratorio demostraron que la temperatura juega un papel importante en la fisiología de los camarones, sobretodo cuando interactúa con otros factores como la salinidad. Un intervalo de 20 a 30° C y de 25 a 30 ‰, fue recomendado para el cultivo de *L. stylirostris* (Spanopoulos-Hernández *et al.*, 2006).

4.5.8 CONCENTRACIÓN DE O₂ DISUELTO

En estudios sobre los efectos de la hipoxia en el crecimiento y tasas de ingestión de crustáceos de agua dulce y marinos, demostraron que en concentraciones bajas de oxígeno disuelto (< 2.5 mg L⁻¹) las tasas de crecimiento son menores y se reduce en la ingesta de alimento (Lobera, 1983; Lee y Lawrence 1997). Sandberg *et al.* (1996), examinaron los niveles críticos de oxígeno disuelto (OD) con relación a la eficiencia de depredación del camarón café *Cragnon cragnon*, reportando una reducción significativa en la tasa de depredación con una concentración de 30% de OD en el agua.

En otros estudios llevados a cabo en condiciones de laboratorio demostraron que *L. setiferus* es particularmente sensible a las bajas concentraciones de oxígeno. Martínez *et al.*, 1998, propusieron un límite letal de 0.9 mg L⁻¹ de OD para postlarvas y juveniles tempranos de *L. setiferus*. Este límite se reduce cuando el pH disminuye a 6 y los animales son expuestos a un ambiente diluido. Por su parte, Martínez *et al.*, 1998; Rosas *et al.*, 1998; Rosas *et al.*, 1999, demostraron que los cambios de salinidad reducen la tolerancia a las bajas concentraciones de OD en *L. setiferus*. Estos autores encontraron que una reducción de 2 mg L⁻¹ en el OD de entre 5 y 3 mg L⁻¹, reduce hasta en un 26% la energía fisiológicamente útil como consecuencia de una disminución de la tasa de ingestión, la cual en última instancia, tiene un efecto el crecimiento de los organismos. Así mismo se observó que en condiciones de laboratorio, bajas concentraciones de oxígeno no dañan a los organismos ya que una vez que los niveles se reestablecen por arriba de 5 mg L⁻¹ el comportamiento fisiológico de los camarones retorna a sus niveles iniciales, aumenta la tasa de ingestión y por ende la cantidad de energía que es canalizada hacia el crecimiento.

4.5.9 FOTOPERIODO

El fotoperiodo y la calidad de la luz (longitud de onda e intensidad) tienen un efecto sobre la actividad enzimática, ya que fotoperiodos cortos producen una perturbación del ritmo circadiano de la secreción de las enzimas digestivas (Van Wormhoudt y Malcoste, 1976; Van Wormhoudt y Ceccaldi, 1974).

La tasa de ingestión de alimento en los crustáceos también se ve afectada por el fotoperiodo. En *Homarus americanus* en condiciones de cultivo, Bordner y Conklin (1981) mostraron que bajo un régimen de 15 hrs. luz - 9 hrs. oscuridad, se inhibía en un 30% el consumo de alimento comparado con organismos en un fotoperiodo de 1 hr. luz - 23 hrs. oscuridad.

En camarones peneidos también hay cambios en la ingestión de alimento por la presencia o ausencia de luz, pero los resultados indican que en

este caso hay un incremento de la ingesta de alimento asociado a los periodos de luz. En un estudio sobre camarones mantenidos en estanques, Scura (1995) observó que durante el día *L. vannamei* consume por lo menos la mitad de todo alimento ofrecido; Apud *et al.* (1980), encontraron que *P. monodon* prefiere alimentarse cuando hay luz; y Sick *et al.* (1973) encontraron que las máximas tasas de ingestión de pellet ocurrieron cuando *F. duorarum* se encontraba bajo intensidades de luz relativamente altas.

4.5.10 SUSTANCIAS TÓXICAS

La tasa de ingestión en camarones peneidos en distintos momentos del ciclo de vida también se ve afectada por la exposición a sustancias tóxicas (Chen y Lin, 2001). Silva-Santos *et al.* (2000) evaluaron los efectos de la exposición crónica (35 días) de concentraciones subletales de cobre (17-212 ‰) y zinc (41-525 ‰) sobre la tasa de ingestión de postlarvas (PL₁₇) de *Farfantepenaeus paulensis* alimentadas con nauplios de *Artemia sp.* Se observó que las postlarvas redujeron significativamente el número de nauplios de *Artemia* consumidos al estar expuestos a estos metales. Asimismo, la exposición a concentraciones de cromo, cobre y níquel tienen un efecto sobre el llenado del tracto digestivo en larvas y postlarvas de *Metapenaeus ensis* (Wong *et al.*, 1993).

Por su parte, Chen y Lin (2001) y Chen *et al.* (1996) corroboraron el efecto negativo del sulfato de cobre y la saponina en las tasas de ingestión de juveniles de *P. monodon* y *P. japonicus* bajo condiciones de cultivo; en tanto que en una investigación en el campo con saponina, Minsalan y Chiu (1986) observaron que juveniles de *P. monodon* detienen su alimentación a concentraciones de 0.75 mg L⁻¹, y vuelven a alimentarse normalmente cuando la concentración de saponina es reducida a 0.15 mg L⁻¹.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

El presente trabajo se dividió en tres secciones. En la primera, se realizaron observaciones y comparaciones del tracto digestivo de distintos individuos de *L. setiferus* y *L. vannamei*. En la segunda sección se realizaron experimentos para evaluar el efecto del peso del organismo, la proporción y tipo de alimento ofrecido sobre la tasa de ingestión de ambas especies. Por último en la tercera sección, se realizaron experimentos para examinar el efecto del tiempo de ayuno en la tasa de ingestión de ambas especies.

Los individuos *L. setiferus* desde postlarvas hasta adultos utilizados para la realización del presente trabajo, fueron capturados de la zona lagunar adyacente a Laguna de Términos, Campeche, México. Los ejemplares de *L. vannamei* desde postlarvas hasta adultos (F7), fueron obtenidos de una granja de producción comercial localizada en Sisal, Yucatán, México (Industrias Pecis, S.A. de C.V.), originarios de una cepa de Panamá.

5.1 DESCRIPCIÓN DEL APARATO DIGESTIVO

Para obtener más información con respecto a las variables que modifican la estructura del aparato digestivo en camarones peneidos, se llevaron a cabo observaciones y comparaciones de este aparato en varios individuos *L. setiferus* y *L. vannamei* de distintos tamaños y con diferentes grados de llenado estomacal.

5.1.1 DISECCIONES

5.1.1.1 CARACTERÍSTICAS DE LOS ORGANISMOS DISECTADOS

Para determinar el volumen del tracto digestivo (TD) y hepatopáncreas con estómago (HE) de los camarones se disectaron 42 *L. setiferus* de 1.54 - 20.23 g y 30 *L. vannamei* de 0.05 - 19.20 g. Con el fin de conocer posibles diferencias en la morfometría debidas a la presencia de alimento en el tracto digestivo, se utilizaron organismos que se estaban alimentando antes de ser sacrificados (para garantizar que tuvieran el tracto digestivo lleno) y organismos con 48, (*L. setiferus*), 37 y 46 horas de ayuno (*L. vannamei*). Los organismos fueron mantenidos en condiciones estables de temperatura (28-29^a C) y salinidad (33-35 ‰) en estanques circulares de fibra de vidrio de 120 L de capacidad durante sus periodos de ayuno. Las heces expulsadas eran retiradas con un sifón cada 2 horas las primeras 12 horas de ayuno y posteriormente cada 24 horas.

Las siguientes medidas de cada individuo fueron registradas (Fig. 6):

- 1) longitud desde la punta del rostro al telson (R-T)
- 2) peso húmedo (PH)
- 3) volumen (Vol)

Las medidas de longitud fueron tomadas con un vernier (± 0.1 mm), el peso fresco fue medido en gramos con una balanza analítica (0.0001 mg), y el volumen se determinó tomando en cuenta el desplazamiento de agua marina del organismo entero en una probeta de vidrio calibrada (50 ml). El agua marina fue la misma que se utilizó para mantener a los organismos en los estanques y acuarios del laboratorio.

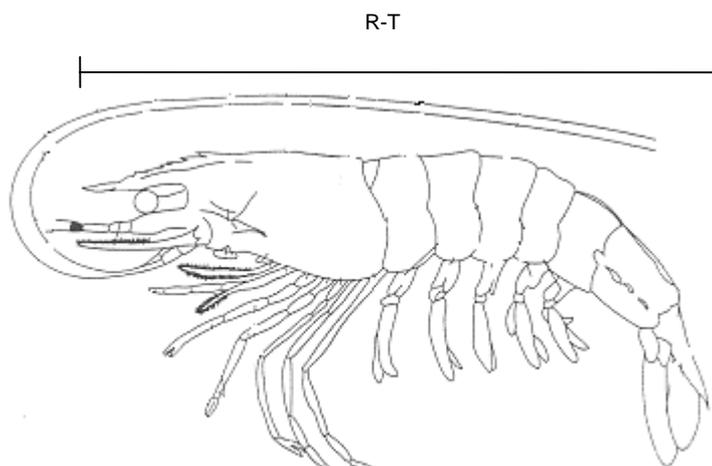


FIGURA 6: Diagrama de un camarón tipo con la especificación de las medidas de longitud registradas en los camarones experimentales antes de ser disectados. Adaptado de Lee y Meyers, 1996.
R-T: Longitud desde la punta del rostro al telson.

5.1.1.2 TÉCNICA DE DISECCIÓN

Todos los organismos de ambas especies fueron disectados siguiendo la misma metodología (Anexo 3). Se sacrificaban de 6 a 10 individuos por vez y se mantenían en frío (4 °C) para evitar la deshidratación.

5.1.1.3 DETERMINACIÓN DEL VOLUMEN Y PESO DEL TRACTO DIGESTIVO (TD) Y HEPATOPÁNCREAS CON ESTÓMAGO (HE)

Se determinó el volumen y peso fresco de los TD y HE extraídos (Fig. 7). El peso fresco de los órganos y los demás pesos registrados se determinaron con una balanza analítica (0.0001 mg).

Inmediatamente después de que los TD y HE fueron extraídos, se colocaron de uno en uno en un matraz aforado con 10 ml de agua marina. El agua desplazada por el órgano fue tomada con una micropipeta de 200 μ l y posteriormente fue pesada.

Para determinar el volumen de agua desplazada por los órganos se estimó la relación entre el peso y el volumen de distintas cantidades de agua marina (5 muestras de agua de cada 20 μl desde 20 hasta 200 μl). Con el peso promedio de las muestras de agua se construyó una gráfica de la relación peso-volumen. Los resultados fueron ajustados al modelo de regresión lineal con el fin de obtener los coeficientes de la relación ($y = 0.00101x + 0.00492$) y poder predecir el volumen de las muestras de agua a partir de su peso.

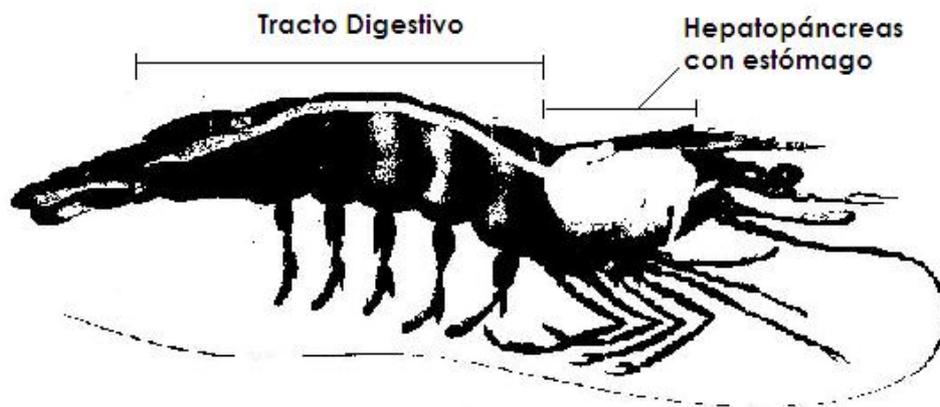


FIGURA 7: Esquema del tracto digestivo (TD) y hepatopáncreas con estómago (HE) de un camarón peneido. Adaptado de Bell y Lightner, 1988.

5.2 EFECTO DE TRES VARIABLES (PESO DEL ORGANISMO, TIPO Y CANTIDAD DE ALIMENTO DISPONIBLE) SOBRE LA TASA DE INGESTIÓN

Para determinar la importancia y magnitud del efecto de distintos factores sobre la tasa de ingestión de *L. setiferus* y *L. vannamei* se empleó un diseño multifactorial (Tabla 1) en el que las variables a evaluar fueron:

a) Peso del organismo.- Se emplearon 4 intervalos de peso húmedo (PH) en g con *L. vannamei* (**A**: 0.5-0.99, **B**: 1-4.99, **C**: 5-9.99 y **D**: 10-20 g), mientras que con *L. setiferus* se utilizaron únicamente 3 categorías (B, C, y D), dado que no se encontraron individuos suficientes de la categoría A en las capturas.

b) Tipo de alimento.- Se utilizaron dos dietas para ambas especies, una para simular una situación de cautiverio y otra como solución práctica para simular una situación de alimento vivo en el medio silvestre:

i) Dieta artificial (pellet comercial Camaronina; Tabla 2). El alimento artificial fue administrado en pellet de 0.5-1 cm de longitud y 3 mm de diámetro para los organismos de las categorías B, C y D. Para los organismos más pequeños (categoría A) el alimento fue triturado en un mortero y tamizado a 850 μm .

ii) Calamar fresco. El calamar fue administrado fresco, en trozos de 1cm aproximadamente para los organismos más grandes, y en trozos de 1 mm para los organismos más pequeños. Este alimento fue adquirido fresco en el mercado de Ciudad del Carmen, Campeche, México, de la pesca regional y se mantuvo en congelación durante el periodo experimental.

c) Cantidad de alimento disponible.- Para cada categoría de tamaño y cada dieta se utilizaron 4 niveles de cantidad de alimento (0.33, 13.33, 26.66 y 40%) con respecto al peso húmedo de los organismos experimentales.

TABLA 1: Nivel de hambre, especie de camarón, dieta administrada, peso de los organismos experimentales, porcentaje de alimento ofrecido y número de réplicas utilizadas en los experimentos sobre el efecto de tres variables en el proceso de ingestión.

TIEMPO DE AYUNO	ESPECIE	DIETA	CATEGORÍA DE PESO	% ALIMENTO	RÉPLICAS (No. INDIVIDUOS)	
Estándar (12hrs ayuno)	<i>L. setiferus</i>	Pellet	B (1-4.99g)	0.33	2	
				13.33	2	
				26.66	2	
			40	2		
			C (5-9.99g)	0.33	4	
				13.33	4	
		26.66		3		
		D (10-20g)	40	2		
			0.33	4		
			13.33	4		
		<i>L. vannamei</i>	Pellet	A (0.5-0.99g)	26.66	3
					40	3
	0.33				3	
	B (1-4.99g)			13.33	3	
				26.66	3	
				40	3	
	Calamar		C (5-9.99g)	0.33	4	
				13.33	4	
				26.66	1	
			D (10-20g)	40	3	
				0.33	4	
				13.33	3	
	<i>L. vannamei</i>	Pellet	A (0.5-0.99g)	26.66	3	
				40	3	
				0.33	3	
			B (1-4.99g)	13.33	3	
				26.66	3	
				40	3	
		Calamar	C (5-9.99g)	0.33	3	
				13.33	3	
				26.66	4	
			D (10-20g)	40	3	
				0.33	3	
				13.33	3	
	<i>L. vannamei</i>	Pellet	A (0.5-0.99g)	26.66	3	
				40	3	
0.33				3		
B (1-4.99g)			13.33	3		
			26.66	3		
			40	3		
Calamar		C (5-9.99g)	0.33	5		
			13.33	3		
			26.66	3		
		D (10-20g)	40	3		
			0.33	5		
			13.33	6		
<i>L. vannamei</i>	Pellet	A (0.5-0.99g)	26.66	4		
			40	3		
			0.33	3		
		B (1-4.99g)	13.33	5		
			26.66	3		
			40	3		
	Calamar	C (5-9.99g)	0.33	6		
			13.33	4		
			26.66	4		
		D (10-20g)	40	6		
			0.33	4		
			13.33	2		
<i>L. vannamei</i>	Pellet	A (0.5-0.99g)	26.66	4		
			40	4		
			0.33	4		
		B (1-4.99g)	13.33	2		
			26.66	4		
			40	3		
	Calamar	C (5-9.99g)	0.33	4		
			13.33	2		
			26.66	4		
		D (10-20g)	40	3		
			0.33	4		
			13.33	2		

TABLA 2: Ingredientes del alimento artificial administrado, Camaronina 35%

INGREDIENTES	%
Proteínas	34.87
Grasas	12.2
Humedad	7.27
Fibra	3.39
Cenizas	10.17
ENh	32.1

ENh: Extracto libre de Nitrógeno

5.2.1 CONDICIONES EXPERIMENTALES

Previo a los experimentos, y durante una fase de aclimatación (14 días), los organismos de *L. setiferus* y *L. vannamei* se mantuvieron en estanques de 120 L con 200 individuos de cada especie clasificados según su peso. Todos los organismos fueron alimentados con el 10 % de su biomasa de peso húmedo con una dieta artificial pelletizada (Camaronina 35 % proteína) tres veces al día (8:00, 14:00 y 20:00 horas). Se dejó que los camarones se alimentaran durante un periodo de dos horas en cada ocasión, al final del cual las heces y el alimento remanente fueron retirados mediante el uso de un sifón. Con este procedimiento se garantizó un nivel de hambre similar en todos los individuos, así como un condicionamiento a la alimentación periódica. Las condiciones de temperatura y salinidad se mantuvieron constantes (28-29° C y 33-35 ‰). Al finalizar cada experimento, los organismos eran devueltos a estanques distintos a los originales, con el fin de evitar la utilización de cualquier individuo más de una vez en cualquier experimento.

Las observaciones experimentales fueron realizadas en condiciones idénticas para *L. setiferus* y *L. vannamei*. Se utilizaron acuarios de vidrio con acrílico transparente de 40 cm x 35 cm x 25 cm con 35 litros de capacidad, divididos en 3 o 4 compartimentos mediante una malla de plástico. De esta manera cada acuario podía contener un individuo en cada compartimento. Para los organismos más pequeños (categoría A) se usaron acuarios de vidrio de 56.5 cm x 32.5 cm x 31 cm con 39.5 L de capacidad, divididos en ocho compartimentos mediante vidrio forrado de malla. En todos los acuarios se

mantuvo un recambio de agua mediante un flujo constante de 90 L hr.⁻¹, y las condiciones de temperatura y salinidad durante las observaciones se mantuvieron constantes ($27.13 \pm 0.46^\circ \text{C}$ y $34.75 \pm 1.6 \text{‰}$).

Los experimentos consistieron en seleccionar al azar 12-15 individuos de las distintas categorías de peso por cada día experimental, se registró la longitud total (mm R-T) y el peso húmedo (g PH), y se colocaron en los acuarios experimentales donde se llevaron a cabo observaciones sobre la tasa de ingestión y conducta alimenticia con los distintos porcentajes de alimento ofrecido y dieta.

Antes de realizar las observaciones experimentales, todos los camarones se mantuvieron en ayuno por un periodo de 12 horas para su aclimatación a los acuarios experimentales. Después de dicho periodo, se registró el grado de llenado del tracto digestivo de cada individuo mediante la observación directa de su tracto digestivo con la ayuda de una lámpara de mano para una mejor y clara observación del contenido del mismo. El tracto digestivo fue dividido en tres partes y los organismos se clasificaron de acuerdo a la siguiente escala ordinal:

Vacío	= 1
Materia fecal en el primer, segundo o tercer tercio del tracto digestivo	= 2
Materia fecal en la mitad y distintas combinaciones de los tercios del tracto	= 3
Lleno	= 4

Esto se hizo con la finalidad de evaluar la posible correlación entre el grado de llenado del tracto digestivo previo a los experimentos y la materia fecal total (materia fecal total = materia ingerida – materia fecal expulsadas).

Para obtener las tasas de ingestión, cada individuo fue alimentado con la concentración de alimento correspondiente (Tabla 1), y al cabo de dos horas se retiraron el alimento no consumido y las heces expulsadas. El alimento no consumido fue retirado del acuario con una red y colocado en un recipiente de plástico previamente marcado. Las heces fueron retiradas con

una pipeta pasteur de plástico e igualmente colocadas en un recipiente de plástico marcado. Las muestras de agua con heces fueron filtradas usando una bomba de vacío y filtros Whatman GF/C de 1.2 μm de tamaño de poro y 55 mm de diámetro previamente pesados en una balanza digital (0.0001 mg). La colecta de heces se realizó cada dos horas durante las primeras 12 horas y posteriormente a las 24 horas para garantizar la colecta de todas las heces producidas. Las muestras de alimento y filtros con heces fueron colocadas por separado en trozos de papel aluminio previamente pesados en una balanza digital (0.0001 mg), y colocados en un horno a 60° C durante cuatro días, al cabo de los cuales fueron nuevamente pesados para obtener su peso seco.

Por otra parte, las observaciones sobre la conducta alimenticia se realizaron cada minuto durante las dos horas experimentales. Éstas consistieron en observar a) si el individuo comía (1: manipulaba el alimento con los pereiópodos (Anexo 2, Fig. 30) y lo conducía a la boca (Fig. 3)), b) si el individuo no comía (0: no le prestaba atención al alimento y/o realizaba otras actividades como caminar o nadar), y c) el momento en que ocurría la primera expulsión de heces. También se registró cualquier evento de muda de los camarones experimentales desde el inicio de las observaciones hasta la última captura de heces. Se realizaron observaciones en un total de 71 *L. setiferus* y 108 *L. vannamei*.

Para calcular el peso seco del alimento ofrecido se pesaron diez cantidades distintas del alimento fresco (calamar) y del pellet, y se colocaron en el horno a 60° C durante 72 hrs. Con estos valores, se ajustó un modelo de regresión lineal con ordenada 0 (Fig. 8), y se calcularon los valores del alimento fresco ofrecido, convertido a peso seco, a partir de la ecuación de la recta obtenida. Estos valores fueron también utilizados para calcular la cantidad de materia ingerida, tasas de ingestión y tasas de absorción.

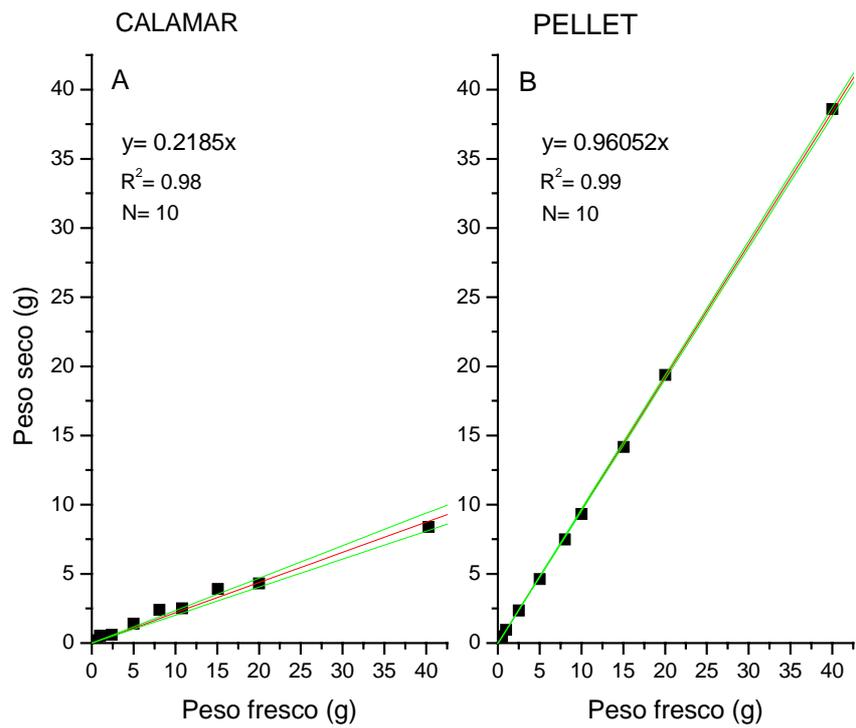


FIGURA 8: Relación lineal entre el peso seco y el fresco de las dos dietas ofrecidas a los camarones. A partir de las ecuaciones se obtuvieron los valores de peso seco de las dietas utilizadas.

— $y = bx$
 — Bandas de confianza del 95%

5.3 EFECTO DEL TIEMPO DE AYUNO EN LA TASA DE INGESTIÓN

En esta sección se evaluaron los efectos de dos niveles de hambre (alto y sin hambre) sobre las tasas de ingestión de *L. setiferus* y *L. vannamei*. Se utilizó una sola cantidad de alimento disponible (40%), una sola dieta (pellet) y una sola categoría de peso de los organismos experimentales (C) (Tabla 3). Para el nivel alto de hambre se consideraron 24 y 48 horas de ayuno, mientras que para el nivel sin hambre se utilizaron individuos recién alimentados (0 horas de ayuno). Los organismos "sin hambre" primeramente fueron alimentados *ad libitum* durante dos horas en los acuarios donde se llevaron a cabo las observaciones, después de este periodo se les retiró el alimento no consumido y las heces expulsadas, y posteriormente se les administró el alimento para realizar las observaciones de tasa de ingestión descritas en la sección anterior.

Por su parte, los organismos que fueron sometidos a 24 y 48 horas de ayuno se mantuvieron en estanques separados para cada especie. Ahí fueron alimentados una vez, dejando el alimento durante dos horas, y retirando las heces expulsadas cada 4 horas aproximadamente durante 24 y 48 horas respectivamente, para evitar en lo posible la coprofagia.

TABLA 3: Porcentaje y tipo de alimento ofrecido a los organismos experimentales, especie de camarón, nivel de hambre y número de réplicas utilizadas en los experimentos sobre el efecto del tiempo de ayuno o hambre en el proceso de ingestión y digestión.

% ALIMENTO	DIETA	CATEGORÍA DE PESO	ESPECIE	NIVEL DE HAMBRE	RÉPLICAS (No. INDIVIDUOS)
40	Pellet	C (5-9.99g)	<i>L. setiferus</i>	Alta (24hrs)	15
				Alta (48hrs)	13
				Sin Hambre (0hrs)	15
			<i>L. vannamei</i>	Alta (24hrs)	15
				Alta (48hrs)	15
				Sin Hambre (0hrs)	15

5.4 VARIABLES CALCULADAS Y ANÁLISIS ESTADÍSTICO

5.4.1 DESCRIPCIÓN DEL APARATO DIGESTIVO

Con los valores de las variables morfométricas obtenidos de los organismos disectados se obtuvieron distintas relaciones. Las variables cuya relación era lineal, se sometieron a una regresión lineal por mínimos cuadrados, obteniendo una relación de tipo $y = a+bx$. Las variables cuya relación era de tipo potencial ($y = ax^b$), se sometieron a una transformación logarítmica para después ajustarlas al modelo lineal mediante mínimos cuadrados. Posteriormente, se aplicó un análisis de covarianza para comparar los coeficientes de las relaciones lineales entre los distintos tiempos de ayuno para cada especie y entre las dos especies.

5.4.2 EFECTO DE TRES VARIABLES (PESO DEL ORGANISMO, TIPO Y CANTIDAD DE ALIMENTO DISPONIBLE) Y DEL TIEMPO DE AYUNO EN LA TASA DE INGESTIÓN

Con los organismos y los pesos de las muestras de alimento remanente y heces expulsadas se calcularon los siguientes datos:

- Tasa de ingestión (g PS h^{-1}): Se obtuvo dividiendo el peso seco (PS) del alimento ingerido entre el tiempo experimental (2 hrs.).
- Tasa de producción de heces (g PS h^{-1}): Se obtuvo dividiendo el peso seco de las heces producidas (expulsadas) entre el tiempo experimental (2 hrs.).
- Tasa de absorción (g PS h^{-1}): Se obtuvo dividiendo la materia seca absorbida (diferencia entre el PS del alimento ingerido y el PS de las heces producidas) entre el tiempo experimental (2 hrs.).

En algunos casos, se encontraron valores negativos de tasa de absorción. Es posible que esto haya sido resultado de que algunos de los organismos experimentales no tuvieran el tracto digestivo completamente vacío al inicio de las observaciones experimentales, y que las heces producidas durante este periodo proviniesen, en parte, del alimento ingerido previo al comienzo de los experimentos. En estos casos, los valores negativos resultantes de tasa de absorción, fueron eliminados y no se consideraron como parte de los resultados de este estudio.

- Tiempo mínimo de Tránsito Intestinal: tiempo que le toma a un organismo producir la primera excreta (en minutos), tomando como referencia de inicio la administración del alimento.

Para encontrar diferencias entre la tasa de ingestión de los organismos experimentales con respecto a su peso y las distintas concentraciones de alimento ofrecido para ambas dietas y ambas especies, se realizó un análisis de covarianza ($p < 0.05$). En los casos donde la comparación se realizaba entre más de dos rectas, se utilizaron pruebas de Tukey para cada coeficiente (pendiente y ordenada al origen) por separado. Este mismo procedimiento se realizó para encontrar diferencias entre la tasa de ingestión máxima (con el 40% de alimento ofrecido) y la tasa de absorción de estos organismos.

Las diferencias entre tratamientos de distintos tiempos de ayuno fueron comparadas mediante un ANOVA de una vía, después de confirmar la normalidad de cada grupo de datos (Prueba Anderson Darling) y homogeneidad de varianzas (Prueba de Levene).

6. RESULTADOS

6.1 DESCRIPCIÓN DEL APARATO DIGESTIVO

Al comparar las variables morfométricas del tracto digestivo de los organismos con distintas horas de ayuno (*L. setiferus*: 0 y 48 hrs.; *L. vannamei*: 0, 37 y 46 hrs.) no se encontraron diferencias significativas ($p>0.05$) entre los individuos de la misma especie con las distintas horas de ayuno (Anexo 4). Por ello, los datos correspondientes a cada especie fueron agrupados para hacer comparaciones de las variables morfométricas del tracto digestivo entre *L. setiferus* y *L. vannamei*.

Con estos datos, se observó que el peso total de los organismos aumenta potencialmente conforme el largo total se incrementa (Fig. 9A y B), y que esto ocurre de igual forma en ambas especies ($p>0.05$). También se observó que existe una relación lineal entre el aumento de peso del organismo y su volumen en ambas especies (Fig. 9C y 9D), no existiendo diferencias significativas ($p>0.05$) en el aumento de volumen entre ambas especies conforme su peso incrementa.

Litopenaeus setiferus

Litopenaeus vannamei

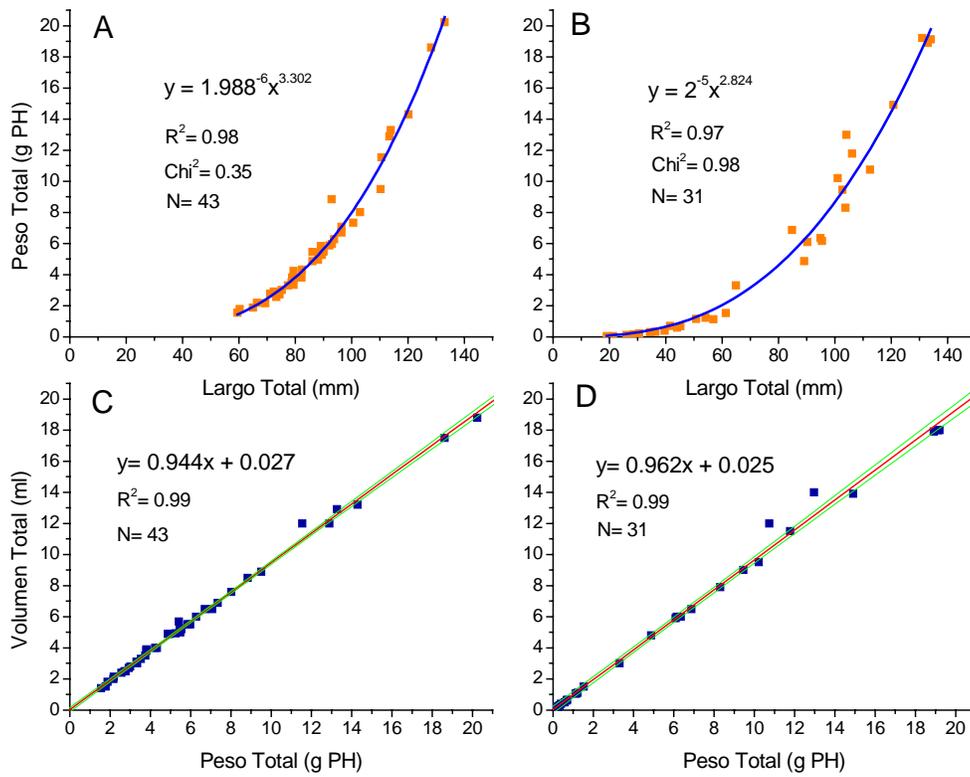


FIGURA 9: Peso total del camarón (g PH) en función del largo total (mm) y volumen total del camarón (ml) en función de su peso total (g PH) para *L. setiferus* y *L. vannamei*.

— $y = ax^b$
— $y = a + bx$
— Bandas de confianza del 95%

En la relación del largo del tracto digestivo y el peso del organismo se observó una relación alométrica entre las dos variables (Fig. 10A y 10B), y no se encontraron diferencias significativas ($p>0.05$) entre ambas especies. Con respecto al largo del tracto digestivo y al largo total de los organismos se observó una relación lineal tanto para *L. setiferus* (Fig. 10C) como para *L. vannamei* (Fig. 10D), no encontrándose diferencias significativas ($p>0.05$) entre ambas especies.

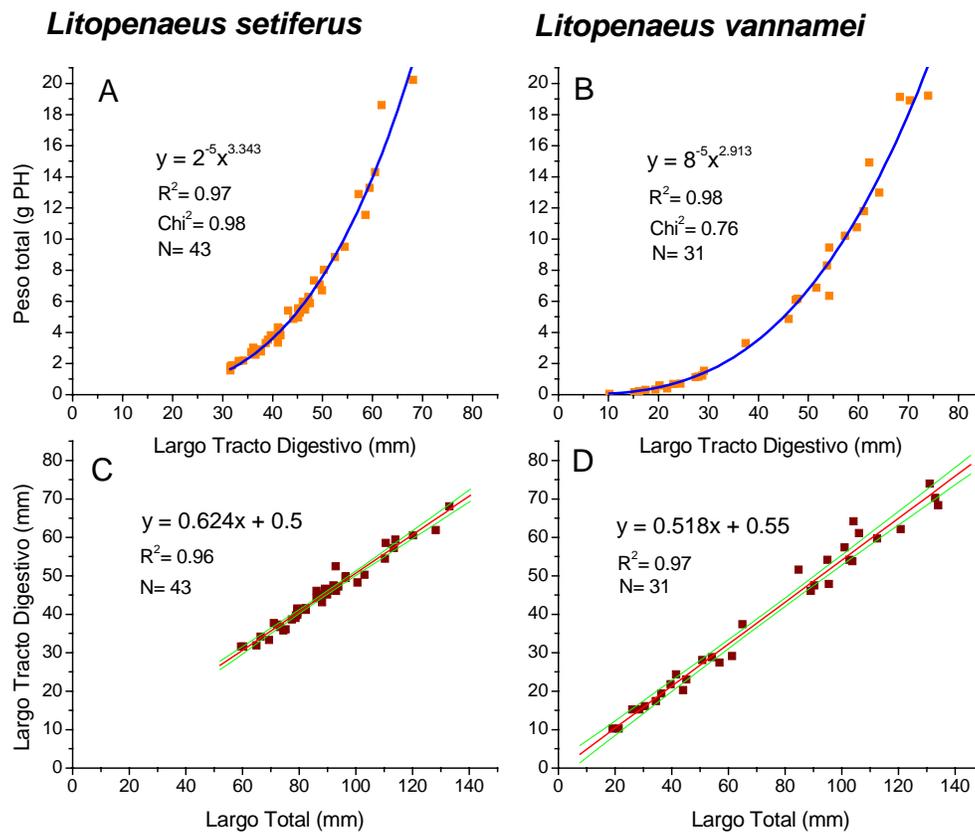


FIGURA 10: Peso total (g PH) y Largo total (mm) en función del Largo del Tracto digestivo del camarón (mm) para *L. setiferus* y *L. vannamei*.

— $y = ax^b$
 — $y = a + b \cdot x$
 — Bandas de confianza del 95%

Se observó que la relación entre el peso del hepatopáncreas con estómago (HE) y el peso total de los organismos es lineal en ambas especies (Fig. 11A y 11B), no encontrándose diferencias significativas ($p > 0.05$) entre éstas. También se vio una relación alométrica entre el largo total y el peso del HE de los organismos en ambas especies. En este caso, sin embargo, se observó que el aumento del peso del HE en *L. vannamei* (Fig. 11D) es significativamente mayor ($p < 0.05$) que en *L. setiferus* (Fig. 11C), conforme los camarones aumentan de largo total.

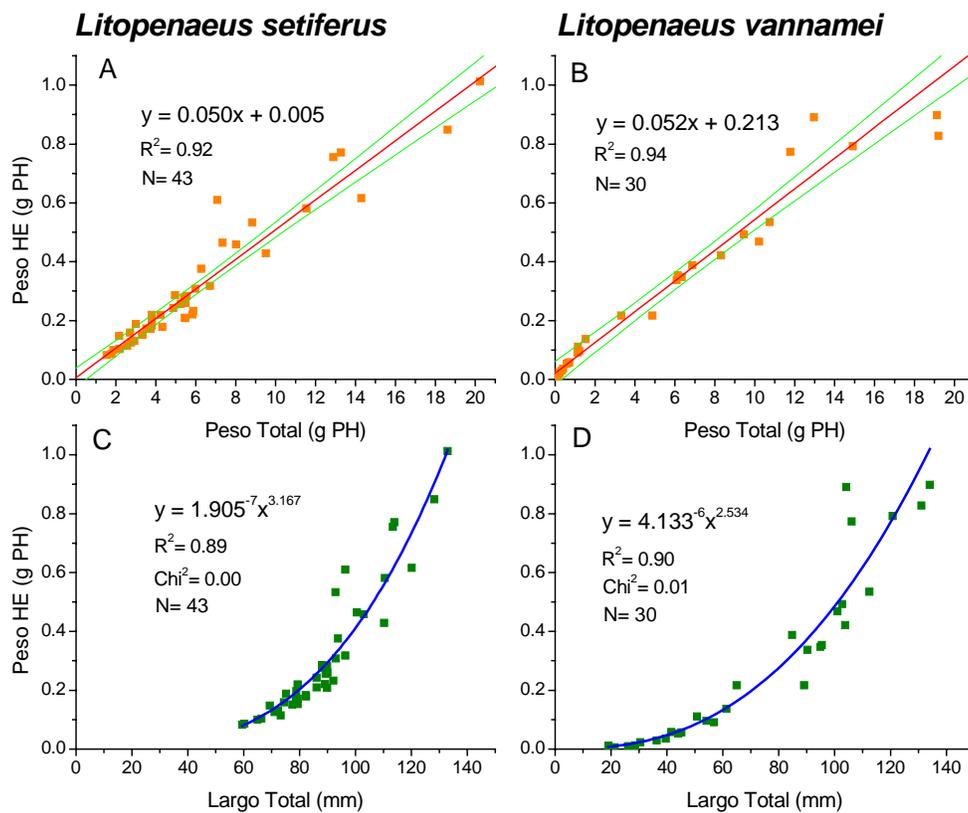


FIGURA 11: Peso del HE (Hepatopáncreas con Estómago) (g PH) en función del Peso total (g PH) y del Largo total (mm) para *L. setiferus* y *L. vannamei*.

- $y = ax^b$
- $y = a + b \cdot x$
- Bandas de confianza del 95%

Se observó una relación lineal entre el peso del tracto digestivo y el peso del organismo (Fig. 12A, B), en tanto que el peso del tracto digestivo aumenta alométricamente con respecto al largo total (Fig. 12 C, D). En ningún caso se observaron diferencias significativas ($p>0.05$) entre especies, pero existe una mayor dispersión en las observaciones.

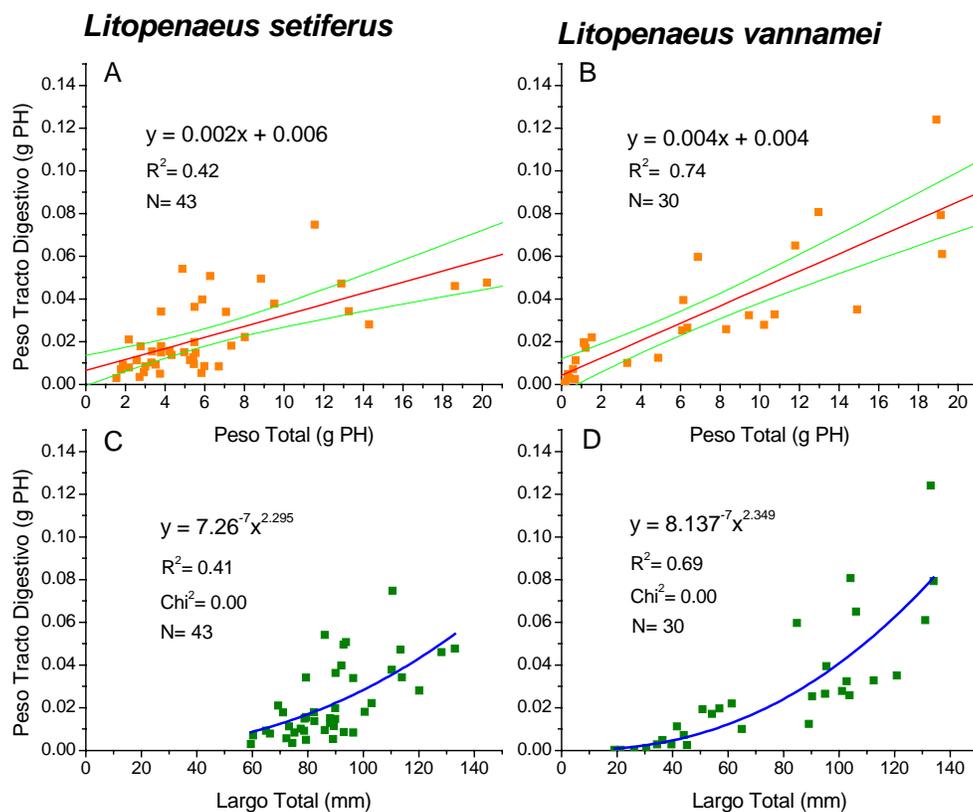


FIGURA 12: Peso del Tracto digestivo (g PH) en función del Peso total (g PH) y del Largo total (mm) para *L. setiferus* y *L. vannamei*.

- $y = ax^b$
- $y = a + b \cdot x$
- Bandas de confianza del 95%

En la relación del peso total de los organismos y el volumen de su HE, se observó que conforme va aumentando el peso, el volumen del HE aumenta linealmente en ambas especies (Fig. 13A y 13B), no existiendo diferencias significativas ($p > 0.05$) en el aumento del volumen del HE entre especies.

También se observó que conforme el largo total de los organismos aumenta, el volumen del HE incrementa potencialmente en ambas especies. En este caso el aumento del volumen del HE de *L. vannamei* (Fig. 13D) es significativamente ($p < 0.05$) mayor que el de *L. setiferus* (Fig. 13C).

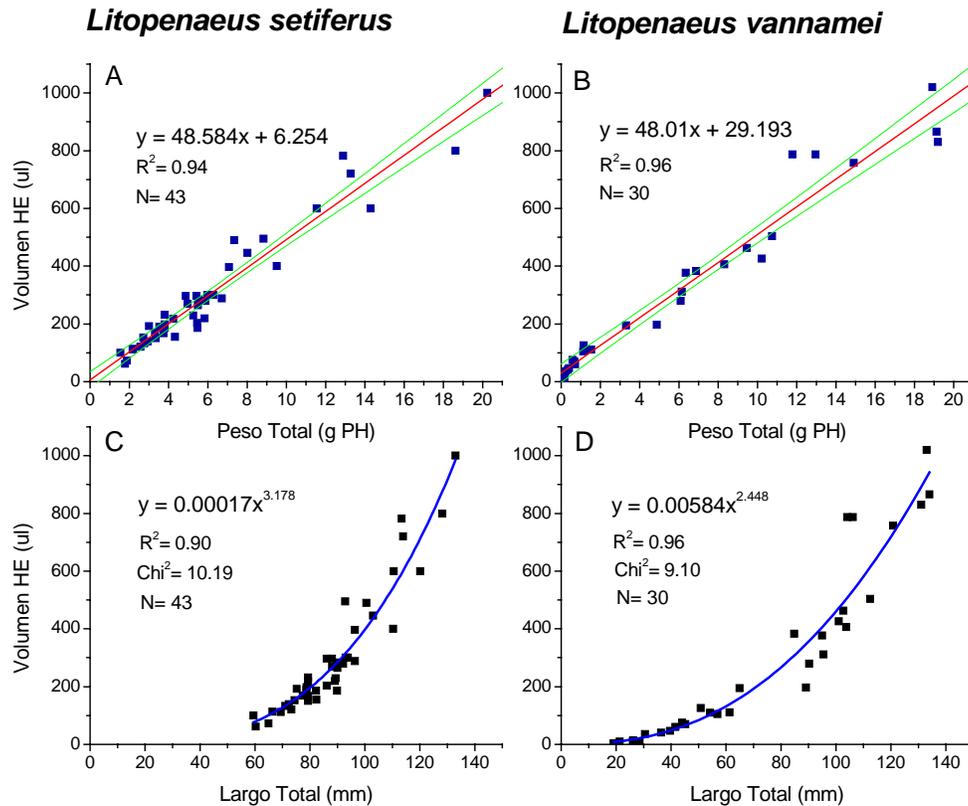


FIGURA 13: Volumen del HE (Hepatopáncreas con Estómago) (μl) en función del Peso total (g PH) y Largo total (mm) para *L. setiferus* y *L. vannamei*.

- $y = ax^b$
- $y = a + b \cdot x$
- Bandas de confianza del 95%

Con respecto a la relación entre el peso total del organismo y el volumen del tracto digestivo se observó una relación lineal en las dos especies (Fig. 14A y 14B). También se observó que conforme el largo total de los organismos aumenta, el volumen del tracto digestivo aumenta potencialmente en ambas especies (Fig. 14C y 14D). En ambos casos no se encontraron diferencias significativas entre las dos especies, pero aquí también se registró una mayor dispersión en los datos.

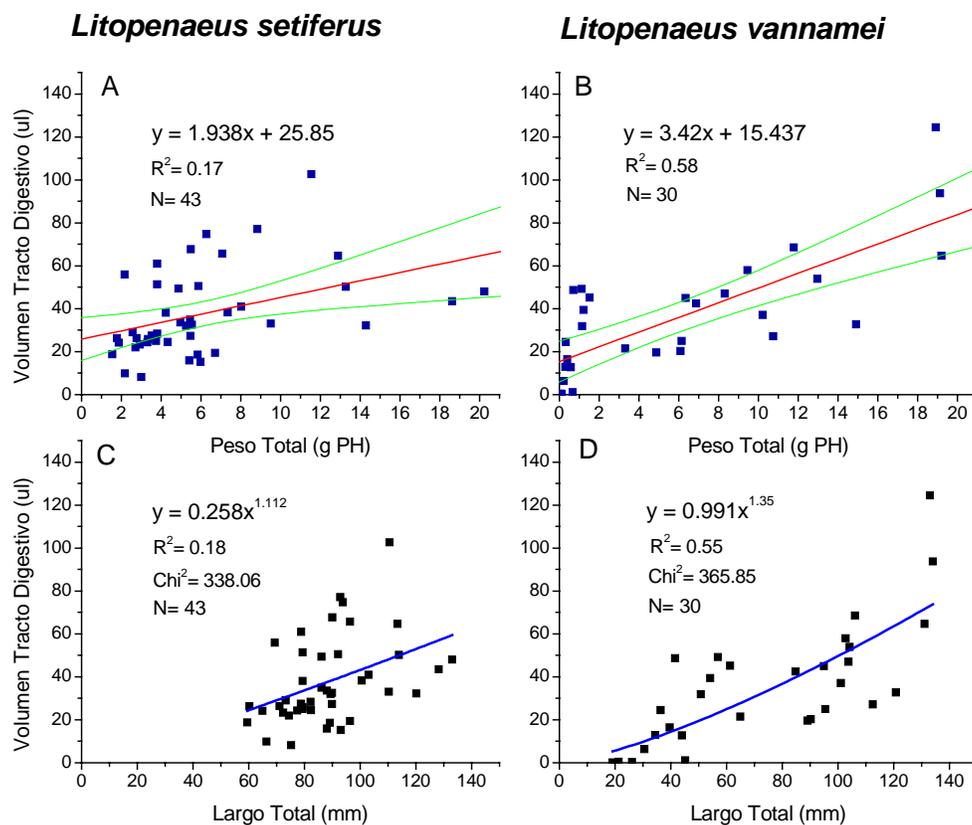


FIGURA 14: Volumen del Tracto digestivo (μl) en función del Peso total (g PH) y del Largo total (mm) para *L. setiferus* y *L. vannamei*.

- $y = ax^b$
- $y = a + b \cdot x$
- Bandas de confianza del 95%

6.2 EFECTO DE TRES VARIABLES (PESO DEL ORGANISMO, TIPO Y CANTIDAD DE ALIMENTO OFRECIDO) EN LA TASA DE INGESTIÓN

6.2.1 ORGANISMOS EXPERIMENTALES

De los organismos utilizados, el peso de *L. setiferus* varió entre 1.55 y 19.06 g de peso húmedo (PH), mientras el de *L. vannamei* varió entre 0.52 y 20.52 g.

6.2.2 TASA DE INGESTIÓN

En general, se observó un incremento en la tasa de ingestión de materia seca (g h^{-1}) conforme aumentó el peso húmedo (g PH) del organismo (Fig. 15). Esto ocurrió con todas las concentraciones de alimento ofrecido, con ambas dietas y para ambas especies.

En el caso de la concentración de alimento más baja (0.33%), la línea casi siempre es horizontal (pendiente =0), lo que indica que los organismos de todos los tamaños ingirieron todo el alimento ofrecido, y que sus tasas de ingestión no fueron mayores porque bajo esta condición no existía más alimento que consumir. Asimismo, esto se refuerza, ya que hubo una tendencia a aumentar la tasa de ingestión conforme aumenta la cantidad de alimento ofrecido, por lo menos dentro de los intervalos de alimento usados en el presente trabajo.

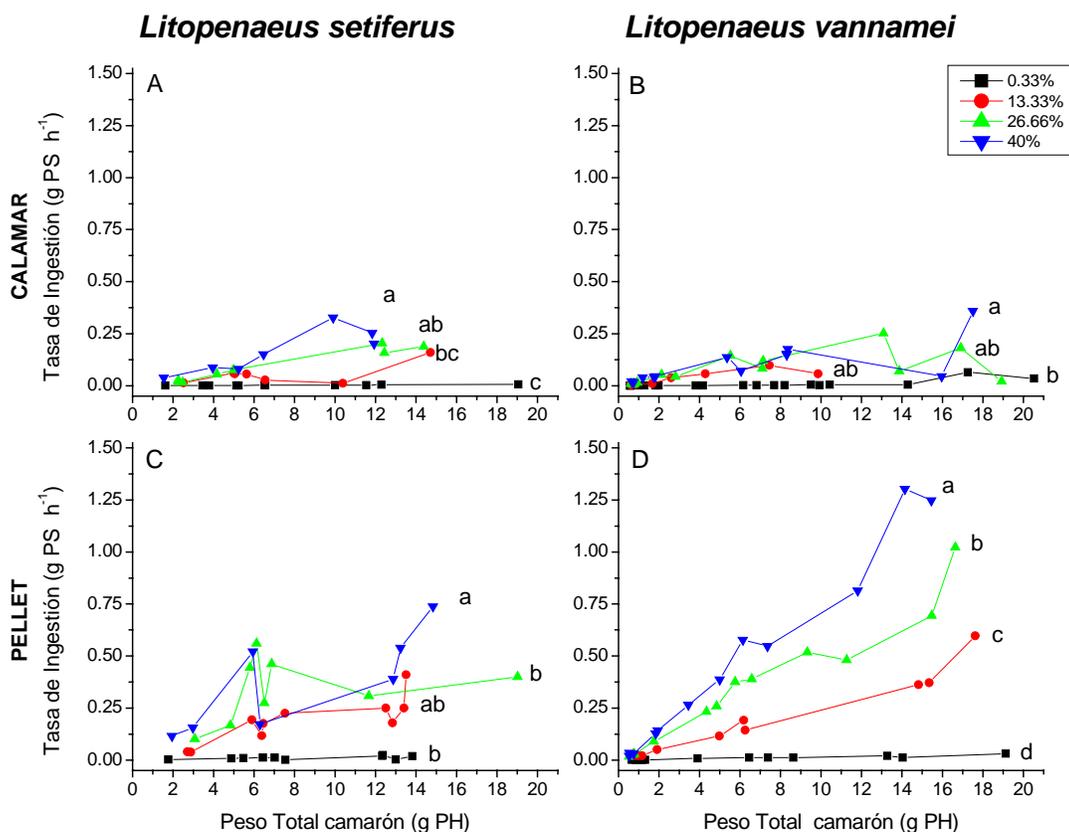


FIGURA 15: Tasa de ingestión (g PS h⁻¹) de calamar y pellet en función del peso total del camarón (g PH) para *L. setiferus* y *L. vannamei* con los cuatro porcentajes de alimento dado. Diferencias significativas ($p < 0.05$) en una misma gráfica están indicadas con distintas letras. Ecuaciones de las gráficas en Anexo 5.

Para *L. setiferus*, la tasa de ingestión de calamar se incrementó conforme aumentaba su peso corporal (g PH), y este incremento fue significativamente diferente al comparar las concentraciones de alimento ofrecido por peso corporal (g PH) de: 0.33 vs. 26.66%, 0.33 vs. 40% y 13.33 vs. 40%; mientras que para *L. vannamei* las diferencias fueron significativas únicamente entre las concentraciones de 0.33 vs. 40%. La tasa de ingestión de pellet se incrementó igualmente conforme *L. setiferus* aumentó de peso corporal (g PH), y se encontraron diferencias significativas en dicho incremento entre las concentraciones de alimento ofrecido de: 0.33 vs 40% y entre 26.66 vs. 40%; mientras que para *L. vannamei* se encontraron diferencias significativas entre todas las concentraciones de alimento ofrecido (Fig. 18). Estos resultados indican

que en individuos pequeños, las tasas de ingestión son similares independientemente del tipo y cantidad del alimento ofrecido, pero que conforme los camarones aumentan de tamaño, las tasas de ingestión son mayores dependiendo de estas dos variables.

A partir de estos resultados (Fig. 15), se tomaron las tasas de ingestión máximas registradas (con 40% de concentración de alimento ofrecido) para ambas especies y dietas, para compararlas entre sí. Estos nuevos resultados (Fig. 16) indicaron que el tipo de alimento afectó significativamente la tasa de ingestión de *L. vannamei*, ya que estos organismos consumieron significativamente ($p < 0.05$) más pellet que calamar conforme aumentaban de peso corporal (g PH). Las tasas de ingestión de dieta artificial de *L. setiferus* también fueron mayores que las de calamar, pero en este caso las diferencias no fueron significativas ($p > 0.05$), indicando que *L. setiferus* de talla similar ingieren ambas dietas en tasas similares. También se observó que *L. vannamei* tuvo una tasa de ingestión de pellet significativamente ($p < 0.05$) mayor que *L. setiferus* y ambas especies consumieron una cantidad similar de calamar.

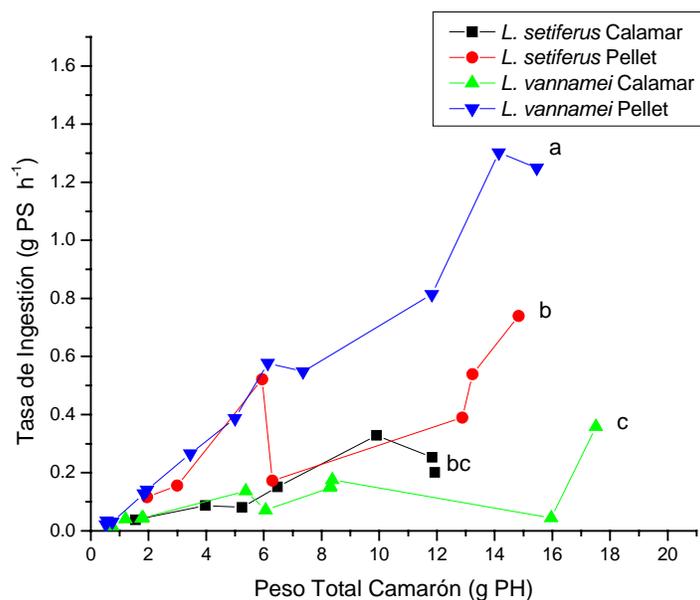


FIGURA 16: Tasas de ingestión observadas ($\text{g h}^{-1} \text{PS}$) en condiciones de máxima disponibilidad de alimento ofrecido (40%) de calamar y pellet en función del peso total del camarón (g PH) para *L. setiferus* y *L. vannamei*. Diferencias significativas ($p < 0.05$) están indicadas con distintas letras.

Cuando se estandarizó la tasa de ingestión con respecto al peso de cada organismo, con el fin de obtener la tasa de ingestión independiente del peso (g PS h⁻¹), se observó que tanto *L. setiferus* consumiendo pellet (tasa máxima de 0.0915 g PS h⁻¹) como *L. vannamei* consumiendo esta misma dieta (tasa máxima de 0.0941 g h⁻¹), presentaron tasas de ingestión significativamente más altas (p<0.05) que *L. setiferus* y *L. vannamei* consumiendo calamar (tasa máxima de 0.0331 y 0.0337 g h⁻¹, respectivamente) (Fig. 17).

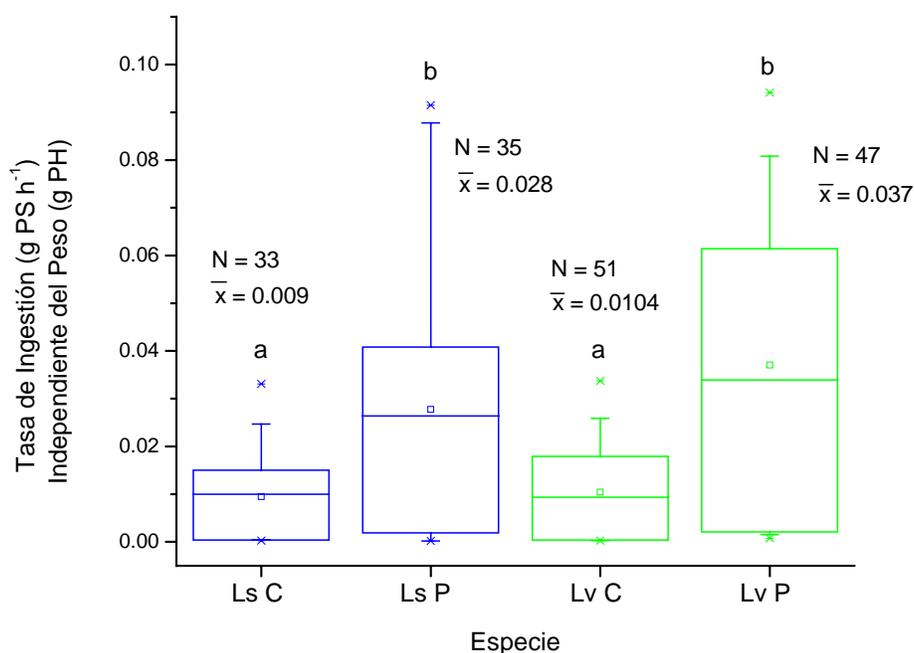


FIGURA 17: Tasa de Ingestión (g PS h⁻¹) Independiente del Peso (g PH) para *L. setiferus* y *L. vannamei* consumiendo ambas dietas. Diferencias significativas (p<0.05) están indicadas con distintas letras. Ls= *L. setiferus*, Lv= *L. vannamei*, C= calamar, P= pellet

6.2.3 TIEMPOS DE ALIMENTACIÓN

El tiempo en el que estuvieron ingiriendo alimento los organismos durante las dos horas experimentales, no se vio afectado por el peso de los organismos (g PH), ni por el tipo de alimento, ni por el porcentaje de alimento ofrecido, ya que no se encontró ningún patrón aparente en el comportamiento de las variables (Fig. 18). Sin embargo, se observó que los organismos que recibieron el porcentaje de alimentación más bajo (0.33%), para ambas especies y dietas, presentaron tiempos de alimentación muy por debajo de los demás, probablemente debido a que los camarones rápidamente terminaban de consumir las cantidades relativamente bajas de alimento ofrecidas en estos tratamientos.

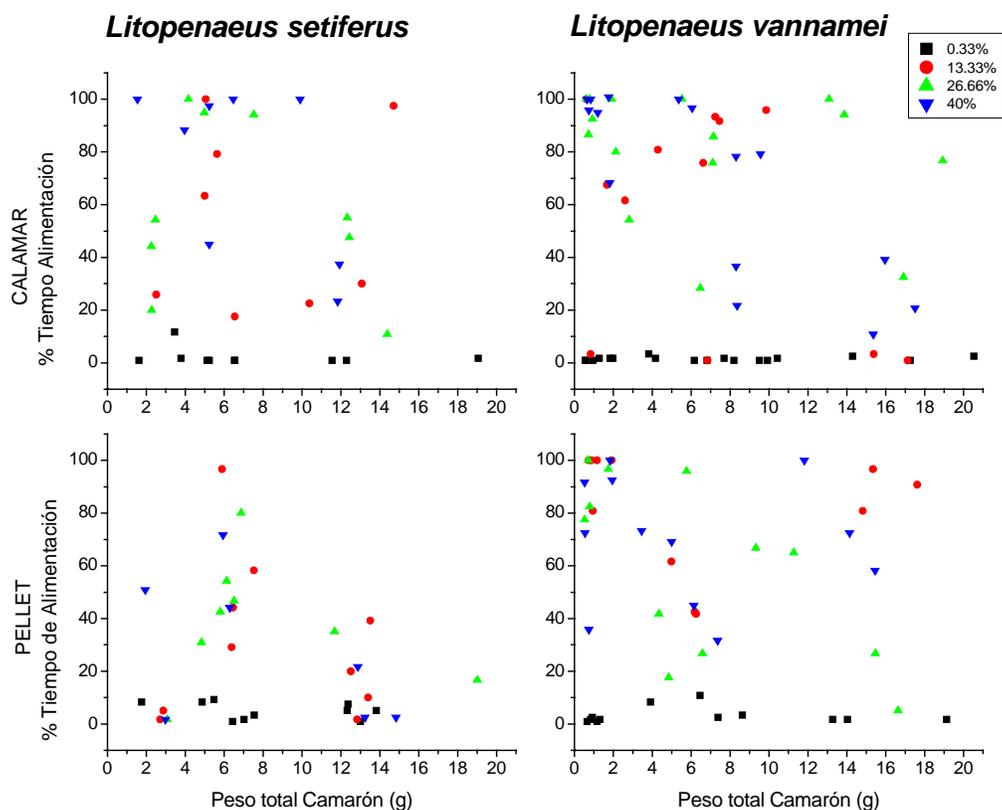


FIGURA 18: Porcentaje del tiempo total de alimentación del organismo experimental en minutos, tanto de calamar como de pellet en función de su peso total (g PH) para *L. setiferus* y *L. vannamei* dependiendo del porcentaje de alimento dado.

6.2.4 TIEMPO MÍNIMO DE TRÁNSITO INTESTINAL (TMTI)

En general, se observó que el tiempo mínimo de tránsito intestinal fue menor en los tratamientos con menor cantidad de alimento ingerido (Fig. 19), y los tratamientos en los que los organismos ingirieron cantidades bajas de alimento fueron aquellos donde este fue ofrecido en las raciones mas bajas (0.33 %).

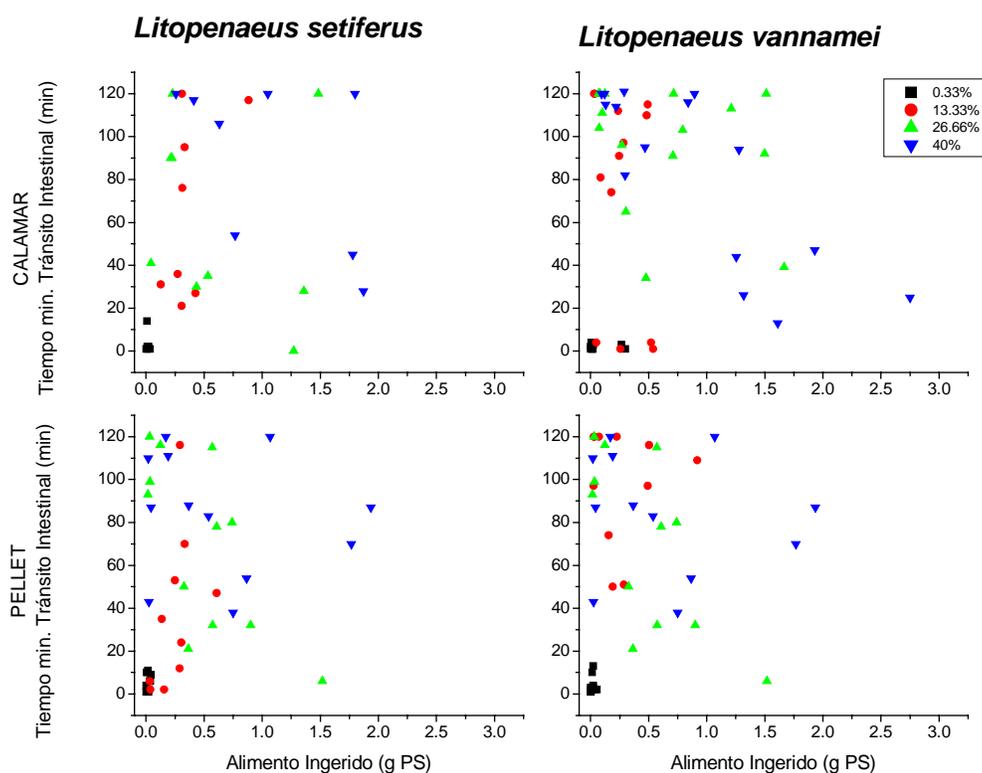


FIGURA 19: Tiempo de mínimo de tránsito intestinal (min) del organismo experimental alimentado tanto de calamar como de pellet para *L. setiferus* y *L. vannamei* con los distintos porcentajes de alimento dado.

En particular, el tiempo mínimo de tránsito intestinal estuvo relacionado con la cantidad de alimento disponible y con la cantidad de alimento ingerido solo cuando los organismos ingirieron cantidades mayores a 1 g de alimento (Fig. 19). Tanto con *L. setiferus* como con *L. vannamei*, se observaron tiempos mínimos de tránsito intestinal menores en el tratamiento de 40% de calamar ofrecido

comparado con 40% de pellet. Sin embargo, cuando los organismos ingirieron cantidades menores a 1 g, no se observó ningún patrón con respecto al tipo ni a la cantidad de alimento ofrecido.

La gran variabilidad en los resultados anteriores estuvo asociada al hecho de que no todos los organismos tenían el tracto digestivo vacío al comenzar las observaciones experimentales. Por ello los datos fueron nuevamente agrupados por categorías, dependiendo de que tan llenos tuvieran el tracto digestivo los organismos (vacío, medio y lleno) e independientemente de la especie y del tipo de alimento (Fig. 20). En este caso se pudo observar que el tiempo mínimo de tránsito intestinal es mayor ($p < 0.05$, Kruskal Wallis) en los organismos que empezaron el experimento con el tracto digestivo vacío.

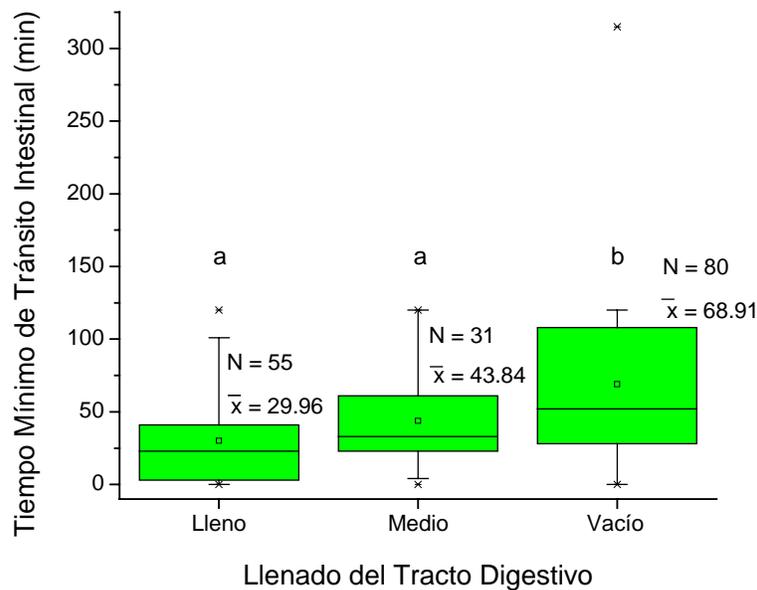


FIGURA 20: Tiempo mínimo de Tránsito Intestinal (min) de los organismos experimentales dependiendo de que tan lleno tenían el tracto digestivo independientemente de la especie y tipo de dieta. Diferencias significativas ($p < 0.05$) están indicadas con distintas letras.

Dado que no se encontró un patrón aparente entre el peso corporal de los organismos y el tiempo mínimo de tránsito intestinal, los organismos de distinto peso corporal (g PH) fueron reagrupados en las categorías de llenado de tracto intestinal anteriormente descritas, sin considerar la especie ni del tipo de alimento (Fig. 21). En este caso se observó que los organismos más pequeños fueron agrupados en la categoría de tracto lleno, mientras que los más grandes fueron agrupados en las categorías de medianamente lleno y vacío. Estos resultados indican que los camarones más pequeños de ambas especies retuvieron el alimento aún después de las 12 horas de ayuno previas al experimento, mientras que los organismos mayores vaciaron sus intestinos más rápidamente y estos organismos más pequeños comenzaron el experimento con alimento dentro del tracto intestinal.

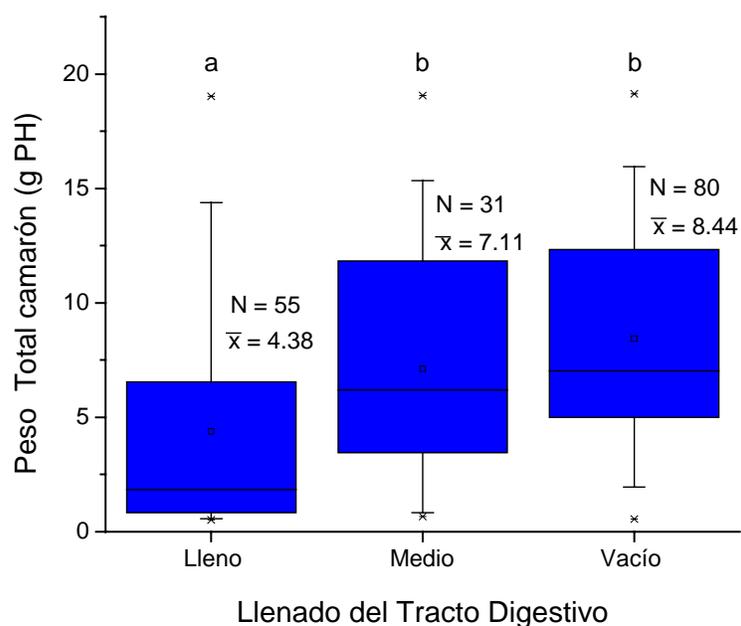


FIGURA 21: Peso total del camarón (g PH), dependiendo de que tan lleno tenían el tracto digestivo los organismos experimentales, independientemente de la especie y del tipo de alimento. Diferencias significativas ($p < 0.05$) están indicadas con distintas letras.

6.2.5 TASA DE PRODUCCIÓN DE HECES

La tasa de producción de heces (g PS h^{-1}) de los organismos experimentales fue independiente del peso de los organismos, del tipo de alimento, del porcentaje de alimento ofrecido, ya que no se encontró ningún patrón de comportamiento entre estas variables (Fig. 22).

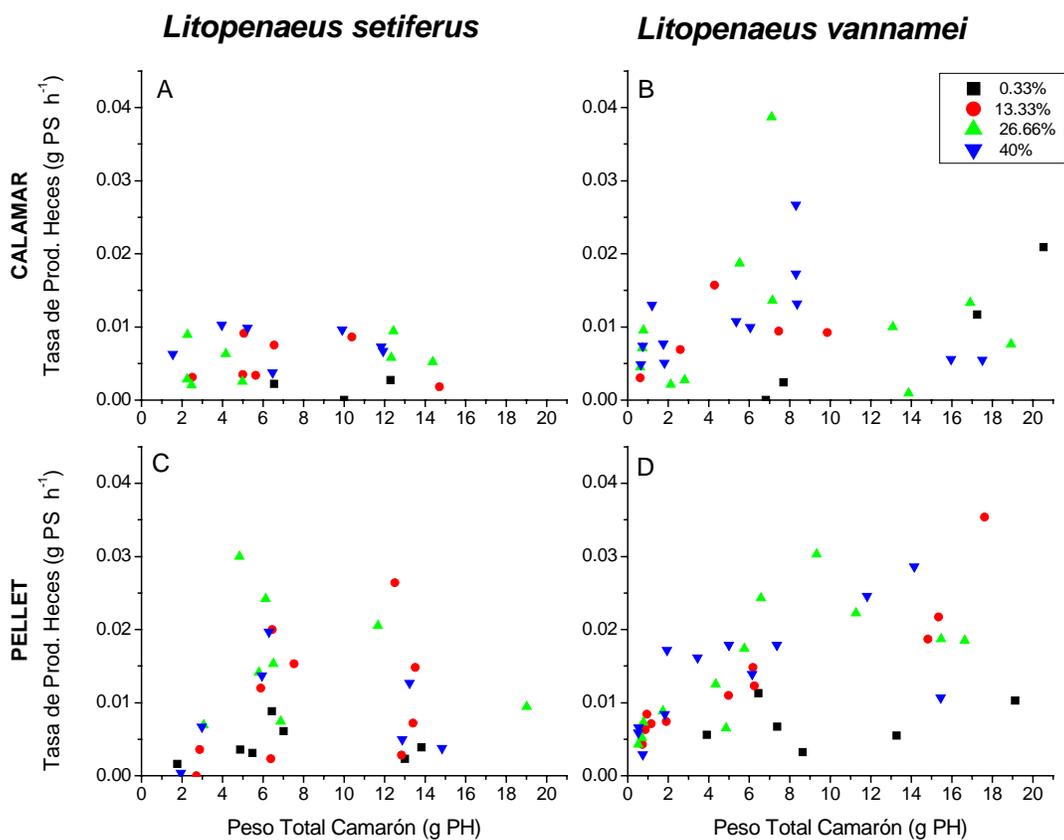


FIGURA 22: Tasa de producción de heces (g PS h^{-1}) de los organismos experimentales con ambas dietas y los distintos porcentajes de alimento ofrecido para *L. setiferus* y *L. vannamei*.

6.2.6 TASA DE ABSORCIÓN

Al realizar las correlaciones (Pearson), en general no se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre el llenado del tracto digestivo antes de las observaciones experimentales y la cantidad de materia fecal producida después de restada la materia seca ingerida. Esto se interpretó como que el proceso de producción de heces durante el experimento fue en general independiente del llenado del tracto digestivo para todas las clases de peso corporal de ambas especies. Sin embargo, si se encontraron correlaciones positivas en los casos en que *L. vannamei* y *L. setiferus* fueron alimentados con el 0.33% de su peso húmedo día⁻¹ y cuando *L. vannamei* fue alimentado con el 13.33% de su peso húmedo día⁻¹ (0.56, $p=0.003$; 0.44, $p=0.046$ y 0.69, $p=0.001$, respectivamente). Esto indica que la cantidad de heces producidas por ambas especie alimentados con la ración más pequeña y *L. vannamei* alimentado con 13.33% no fue independiente de la cantidad de materia fecal presente en el tracto digestivo antes del experimento. Estos resultados explican que para algunos casos la producción de heces fue mayor que la cantidad de alimento ofrecido, y por lo tanto las tasas de absorción correspondientes resultaron con valores negativos. Una vez que la mayoría de los casos en que la tasa de absorción es negativa correspondieron a organismos que tenían el tracto digestivo lleno o parcialmente lleno, y a los cuales fue ofrecida la menor cantidad de alimento (0.33% de su peso fresco día⁻¹), se optó por eliminar los datos con valores negativos de esa cantidad de alimento para el análisis de tasa de absorción y tasa de producción de heces.

Al graficar los resultados de tasa de absorción (g PS h⁻¹) con respecto al peso total del organismo (g PH), las distintas concentraciones de alimento y el tipo de alimento, se observó que la tasa de absorción aumenta conforme se incrementa el peso de los organismos, y con el aumento de la ración de alimento ofrecido (Fig. 23). Dado que la tasa de ingestión aumentó conforme se incrementa el peso de los organismos y la ración ofrecida, estos resultados indican que conforme más comen los organismos, más absorben, y que individuos mayores absorben relativamente más que los menores.

Por otra parte, la tasa de absorción depende del tipo de alimento ofrecido, ya que se observa que para ambas especies, la absorción de calamar fue menor que la de pellet.

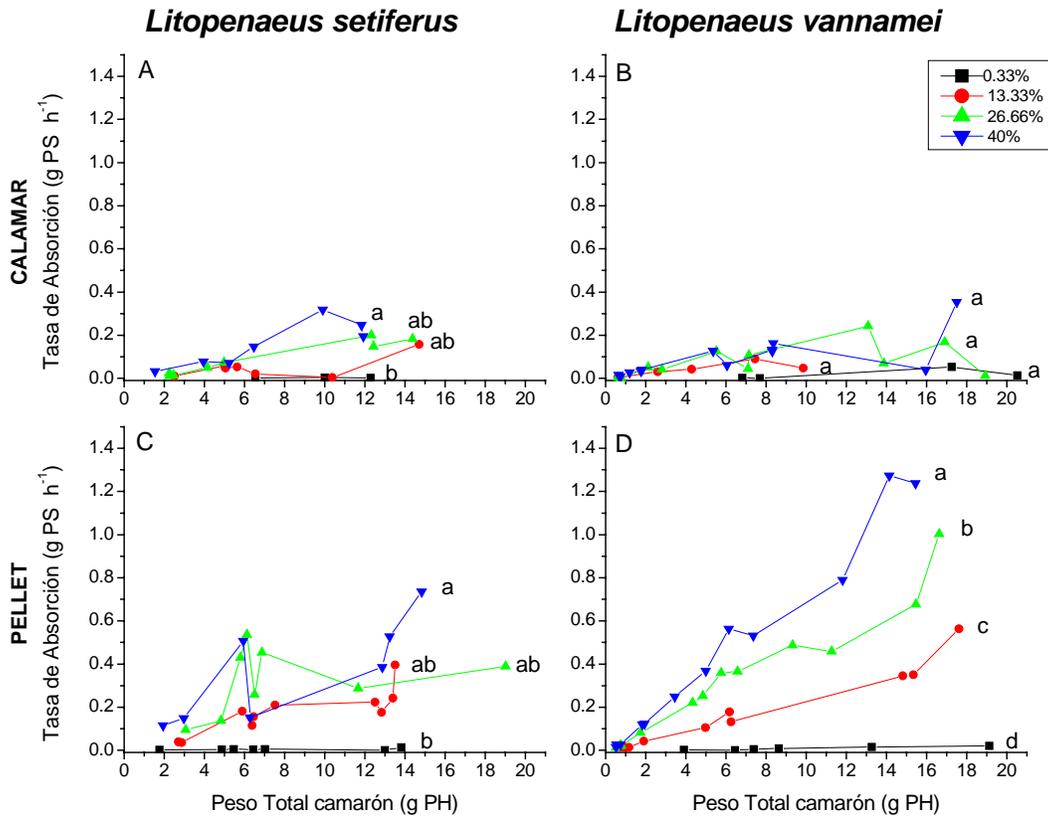


FIGURA 23: Tasa de absorción (g PS h⁻¹) de calamar y pellet en función del peso total del camarón (g PH) para *L. setiferus* y *L. vannamei* con las cuatro concentraciones de alimento dado. Diferencias significativas ($p < 0.05$) en una misma gráfica están indicadas con distintas letras. Ecuaciones de las gráficas en Anexo 6.

Para *L. setiferus* se encontraron diferencias significativas en la tasa de absorción de calamar (g PS h⁻¹) entre las concentraciones: de 0.33 y 40% de alimento ofrecido; para *L. vannamei* no se encontraron diferencias significativas en la tasa de absorción de calamar entre ninguna de las concentraciones de alimento ofrecido; para *L. setiferus* se encontraron diferencias significativas en la tasa de absorción de pellet entre las concentraciones de 0.33 y 40% y finalmente para *L. vannamei* se encontraron diferencias significativas en la tasa de absorción de pellet entre todas las concentraciones de alimento ofrecido.

6.3 EFECTO DEL TIEMPO DE AYUNO SOBRE LA TASA DE INGESTIÓN

En esta sección se observa la relación del tiempo de ayuno con la tasa de ingestión de organismos experimentales de ambas especies de un mismo tamaño, consumiendo una misma dieta.

6.3.1 TASA DE INGESTIÓN

Con los organismos experimentales que estuvieron bajo el efecto de distintas horas de ayuno (0, 24 y 48 hrs) (Fig. 24), en *L. setiferus* se observó que los organismos que tenían 0 horas de ayuno presentaron tasas de ingestión significativamente menores ($p < 0.05$) que los organismos con 24 horas de ayuno. También se observó que con los organismos de 48 horas de ayuno no hubo diferencias significativas con los organismos que pasaron 0 y 24 horas ayunando. En el caso de *L. vannamei* también se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre las tasas de ingestión de los organismos con 0 y 24 horas de ayuno, siendo menor la de los organismos de 0 horas. La tasa de ingestión de los organismos con 48 horas de ayuno fue significativamente menor ($p < 0.05$) a la de los de 24 horas y no tuvo diferencias significativas ($p > 0.05$) con las de los organismos que no se sometieron al ayuno. Los resultados con ambas especies indican la tendencia de un aumento en la tasa de ingestión entre organismos con 0 y 24 horas de ayuno, pero ésta se mantiene constante (*L. setiferus*) o bien disminuye (*L. vannamei*) entre las 24 y 48 horas de ayuno.

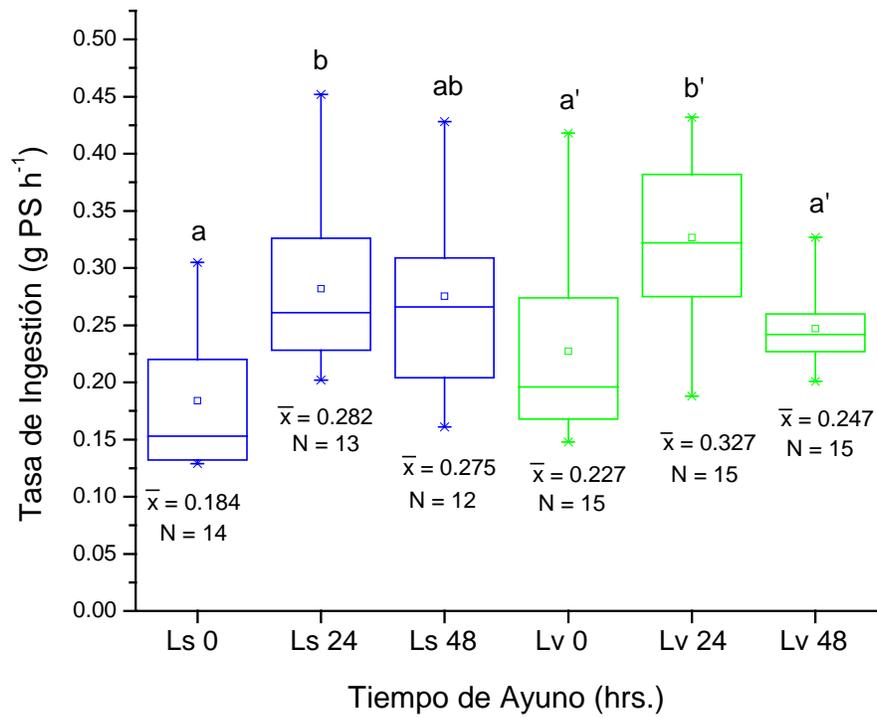


FIGURA 24: Tasa de ingestión (g PS h⁻¹) de los organismos experimentales en función de su tiempo de ayuno, 0, 24 o 48 horas, para *L. setiferus* y *L. vannamei*. Diferencias significativas (p<0.05) están indicadas con distintas letras.

Ls = *L. setiferus*
 Lv = *L. vannamei*

6.3.2 TIEMPO DE ALIMENTACIÓN

En ambas especies se encontró que el tiempo de alimentación aumentó significativamente entre los organismos con 0 y 24 horas de ayuno, pero todos los camarones mantenidos en ayuno de 24 y 48 horas presentaron tiempos de alimentación similares (Fig. 25).

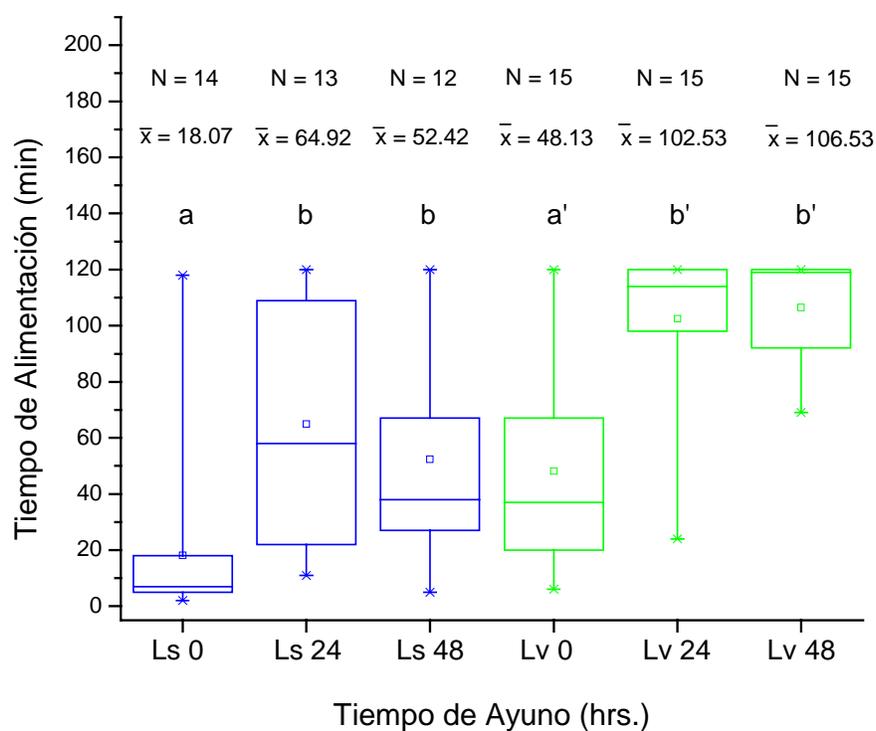


FIGURA 25: Tiempo de alimentación (min) de los organismos experimentales en función de su tiempo de ayuno, 0, 24 o 48 horas, para *L. setiferus* y *L. vannamei*. Diferencias significativas ($p < 0.05$) están indicadas con distintas letras.

□ Ls = *L. setiferus* □ Lv = *L. vannamei*

6.3.3 TIEMPO MÍNIMO DE TRÁNSITO INTESTINAL

En cuanto al tiempo mínimo de tránsito intestinal se compararon solamente los organismos que pasaron 24 y 48 horas de ayuno (Fig. 26) ya que los que pasaron 0 horas ayunando en los primeros minutos del experimento ya presentaban cordón fecal. No se encontraron diferencias significativas en el tiempo mínimo de tránsito intestinal entre *L. setiferus* con 24 y 48 horas de ayuno, en tanto que *L. vannamei* con 24 horas de ayuno presentó un tiempo mínimo de tránsito intestinal mayor que los organismos con 48 horas de ayuno.

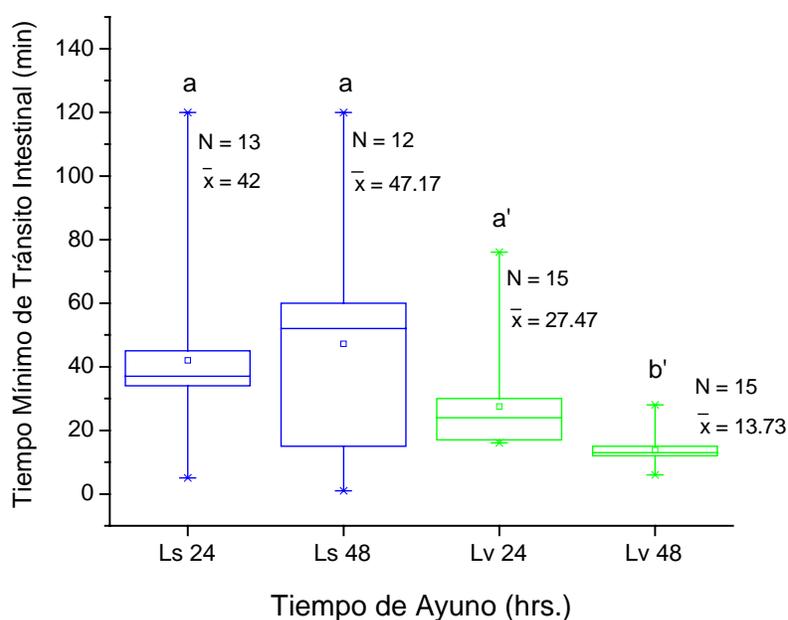


FIGURA 26: Tiempo de la primera defecación (min) de los organismos experimentales en función de su tiempo de ayuno 24 y 48 horas, para *L. setiferus* y *L. vannamei*.

Diferencias significativas ($p < 0.05$) están indicadas con diferente letra.

□ Ls = *L. setiferus* □ Lv = *L. vannamei*

7. DISCUSIÓN

7.1 DESCRIPCIÓN DEL APARATO DIGESTIVO

En estudios anteriores donde se ha evaluado el efecto de la privación de alimento en camarones peneidos, los resultados han indicado que tanto el peso total del organismo como del hepatopáncreas, así como el contenido proteico de este órgano, disminuyen considerablemente con el tiempo de ayuno. Por ejemplo, Muhlia-Almazan *et al.* (2002) trabajando con *L. vannamei*, observaron que el peso de los organismos, el peso de sus hepatopáncreas y su contenido proteico, disminuían significativamente después de 72 horas de ayuno. De igual manera, Sánchez-Paz *et al.* (1993), observaron en *L. vannamei* una disminución del peso del hepatopáncreas después de 72 horas de ayuno, perdiendo hasta un 27% de su peso a las 120 horas de inanición, momento en el cual se vio afectado incluso el peso total de los organismos. En un estudio más reciente (Pascual *et al.*, 2006) observaron que el tipo de dieta modula la tolerancia al ayuno en *L. vannamei*. En este estudio se observó que, aunque el peso total y del hepatopáncreas disminuyó más de un 50% en 7 días, los animales alimentados con niveles elevados de proteína (40%), son capaces de mantener hasta por 14 días la integridad de sus sistema inmune y el peso corporal en comparación con animales alimentados con 5% de proteína en la dieta. Leung *et al.* (1990), trabajando con *Metapenaeus ensis*, observaron que después de 4 días de ayuno, el índice hepatosomático de los organismos ($(\text{peso hepatopáncreas} \times 100) / \text{peso total}$) era del 50% del valor correspondiente a organismos alimentados diariamente; el mismo efecto fue observado en *P. japonicus* (Cuzon *et al.*, 1980) en donde el peso total de los organismos y el índice hepatosomático disminuyeron después de 28 días de ayuno. Estos autores, también observaron que el contenido proteico del hepatopáncreas disminuyó drásticamente (de 13.9 a 5.3 mg) después de 15 días de ayuno. Barclay *et al.* (1983) trabajando con *P. esculentus*, observaron una disminución en el peso de los organismos y en el hepatopáncreas después de un periodo de 7 días de ayuno.

En el presente estudio, no se observaron diferencias significativas ($p > 0.05$) cuando se compararon las variables morfométricas del tracto digestivo en los organismos con distintas horas de ayuno (*L. setiferus*: 0 y 48hrs.; *L. vannamei*: 0, 37 y 46 hrs.) (Anexo 4). Como en otros estudios, se esperaba una disminución significativa en el peso total de los organismos y del hepatopáncreas conforme el organismo pasa mayor tiempo sin alimento, ya que las proteínas del músculo de los camarones son fuente principal de energía durante el ayuno (Barclay *et al.*, 1983) y el hepatopáncreas, además de estar involucrado en diversas actividades metabólicas concernientes a la digestión y absorción del alimento (Lovett y Felder, 1990), está compuesto principalmente de proteínas (Dall *et al.*, 1990) y también está involucrado en el almacenamiento y manutención de reservas minerales, inorgánicas y orgánicas (Gibson y Barker, 1979; Ceccaldi, 1997). Asimismo, el hepatopáncreas está involucrado en la distribución de las reservas durante el ciclo de intermuda (Ceccaldi, 1997), y parece ser que las reservas de lípidos del hepatopáncreas son usadas principalmente para obtener energía durante la inanición antes que para otros procesos metabólicos como la muda (Barclay *et al.* 1983).

Una posible explicación a la falta de concordancia entre los del presente trabajo y estudios previos está en que los estudios anteriores se observaron diferencias con un mínimo de 72 horas de ayuno, siendo que en este estudio el máximo tiempo de ayuno que pasaron los organismos experimentales fue de 48 horas. Esto podría significar que tanto *L. setiferus* como *L. vannamei*, tienen un sistema de reservas que les permite tolerar ayunos cortos sin modificar de manera importante las características del tracto digestivo. Otra posible causa es que en el presente estudio las heces eran extraídas cada 2 horas, las primeras 12 horas y posteriormente cada 24 horas. Entre los momentos de remoción de heces, los organismos pudieron haber estado en contacto con sus heces y, al no haber alimento disponible, se pudieron haber alimentado de las mismas.

Reuniendo los resultados obtenidos de la morfología del aparato digestivo con distintas horas de ayuno y comparándolas entre especies, se encontró que para la mayoría de las variables no hay diferencias significativas ($p > 0.05$) entre *L. setiferus* y *L. vannamei*. Esto indica que ambas especies son, morfológicamente hablando, muy parecidas lo cual no es sorprendente si se considera que ambas especies pertenecen al mismo género, tienen hábitos similares y tienen un origen evolutivo común. Asimismo, se observó que tanto el aumento en peso como en volumen del HE (hepatopáncreas con estómago) en relación al largo total de cada organismo (Fig. 11C y D; 13C y D), fue significativamente mayor ($p < 0.05$) en *L. vannamei* que en *L. setiferus*. Esta diferencia podría significar una eventual ventaja para *L. vannamei* pues está indicando que la capacidad digestiva de esta especie aumenta con mayor rapidez que la que se observa en *L. setiferus*. Esta diferencia podría tener repercusiones importantes cuando se compara la forma en que ambas especies utilizan la energía del alimento ingerido para convertirlo en biomasa. En un estudio de laboratorio (Rosas *et al.*, 2001) demostraron que la capacidad fisiológica de *L. vannamei* es aproximadamente dos veces mayor que la de *L. setiferus*. Un menor gasto metabólico asociado con una tasa respiratoria menor y una capacidad 3 veces mayor para convertir glucógeno en glucosa, ponen de manifiesto que la capacidad de la glándula digestiva de *L. vannamei* para aprovechar los nutrientes de la dieta es mucho mayor que la de *L. setiferus*.

Dentro de las variables morfométricas observadas, se obtuvieron las ecuaciones que relacionan el peso total (g PH) con la longitud total (mm) de los organismos de ambas especies (Fig. 9C y D). La ecuación obtenida para *L. setiferus* ($y = 1.988 \cdot 10^{-6} x^{3.302}$, $R^2 = 0.98$, $N = 43$), es muy similar a la reportada por Wakida-Kusoniki (1998) para poblaciones silvestres de esta misma especie ($y = 1.705 \cdot 10^{-6} x^{3.308}$, $R^2 = 0.99$, $N = 4340$), y tiene un intercepto un poco mayor en la obtenida por Schultz-Ruiz y Chávez (1976) ($y = 1.143 \cdot 10^{-6} x^{3.38}$, $R^2 = 0.98$). La similitud entre los datos obtenidos en el laboratorio y en poblaciones silvestres, pone en evidencia que el tamaño de muestra utilizado en este estudio representa bien la población natural de estos organismos en el Banco de Campeche, y que los coeficientes de la

ecuación obtenidos reflejan una relación realista entre el peso y la longitud de los mismos. La ecuación que se obtuvo para *L. vannamei* ($y = 2^{-5}x^{2.824}$, $R^2 = 0.97$, $N = 31$) es muy similar a la obtenida para *L. setiferus* y no mostró diferencias significativas con la misma, indicando que en cuanto a estas relaciones alométricas, ambas especies crecen de manera similar.

El aumento en la dispersión de las observaciones relacionadas con el tracto digestivo (TD) (Fig. 14 y 16), se explica por la dificultad de extraer de manera completa e intacta el tracto digestivo, dada las dimensiones y fragilidad de este órgano. Además, el reducido volumen del tracto digestivo, muy cercano del límite de precisión del método usado, pudo igualmente haber incrementado la dispersión en los datos.

7.2 EFECTO DE TRES VARIABLES (PESO DEL ORGANISMO, TIPO Y CANTIDAD DE ALIMENTO OFRECIDO) EN LA TASA DE INGESTIÓN

7.2.1 TASA DE INGESTIÓN

En esta sección se observó que la tasa de ingestión de *L. setiferus* y *L. vannamei* cambió en respuesta al tamaño del organismo (Fig. 15), mostrando un patrón de incremento hacia los organismos más grandes. Sin embargo, en términos de alimento consumido por gramo de peso corporal, los organismos más pequeños consumieron más alimento. Se ha observado en camarones peneidos que conforme el organismo crece y expande progresivamente el volumen de su estómago, consume relativamente menor cantidad de alimento por volumen de estómago (Nunes y Parsons, 1999; Nunes *et al.*, 1997). Asimismo, se ha observado en *L. setiferus* que el consumo de oxígeno peso-específico disminuye con el tamaño, indicando que los animales más pequeños tienen un metabolismo mayor por unidad de peso que los camarones más grandes (Rosas *et al.*, 1998; Rosas *et al.*, 2001). Esto concuerda con los resultados obtenidos e indica que debido a una

mayor demanda metabólica, los camarones más pequeños consumen más alimento que los grandes.

Estos resultados (Fig. 15 y Anexo 7) nos sugieren que en condiciones estables de temperatura, salinidad y calidad del agua, la tasa de ingestión de *L. setiferus* como de *L. vannamei*, es una función de su peso corporal. En otras investigaciones con *P. subtilis* (Nunes y Parsons, 2000 (Anexo 7)), *L. vannamei* (Wyban *et al.*, 1995) y en otros crustáceos como *Carcinus maenas* (Wallace, 1973), se ha observado un comportamiento similar, en el cual la cantidad de alimento ingerido varía progresivamente con el peso corporal de los organismos.

La cantidad de alimento que se les ofreció a *L. setiferus* y *L. vannamei*, tuvo un efecto sobre la tasa de ingestión (Fig. 15). En general, se observó que la tasa de ingestión de ambas dietas en ambas especies aumentó con raciones de alimento más grandes (Fig. 15 y Anexo 7). Al tener los organismos una ración de alimento mayor, tuvieron oportunidad de ingerir más alimento, además, de que el alimento se encontraba menos disperso y les permitía tener una alimentación continua sin tener que utilizar tiempo para buscar el mismo. Estos resultados también se observaron en *P. marginatus* (Anexo 7) alimentados con una dieta comercial bajo condiciones de laboratorio (Sedgwick, 1979) y en *Carcinus maenas* (Wallace, 1973), en donde se vio que con dos diferentes dietas, la tasa de ingestión aumentó conforme el tamaño de la ración fue más grande.

Al observar la tasa de ingestión máxima (con la cantidad de alimento ofrecido del 40%) de ambas dietas (Fig. 16), se vio más claramente como el tipo de alimento también afectó la tasa de ingestión de ambas. El alimento pelletizado fue consumido por *L. vannamei* en una tasa significativamente mayor ($p < 0.05$) que el calamar y *L. setiferus* aunque no tuvo una diferencia significativa en ambas tasas de ingestión, consumió una mayor cantidad de alimento pelletizado que de calamar. El valor máximo consumido de pellet con el 40% de alimento ofrecido de *L. setiferus* fue de 0.74 g h^{-1} y para *L. vannamei* de 1.30 g h^{-1} , mientras que los valores del consumo de calamar fueron de 0.33 g h^{-1} y de 0.36

g h⁻¹, respectivamente. La principal razón puede estar relacionada con el hecho de que el alimento fue administrado en peso fresco, siendo que el alimento pelletizado tiene mucha menor proporción de agua que el calamar. Al obtener el peso consumido por los organismos en unidades de peso seco, el alimento natural perdió mayor cantidad de su peso al perder mayor proporción de agua, lo que hizo que los valores de peso seco consumido en la tasa de ingestión fueran valores muy bajos. Otra posible causa puede ser que el alimento artificial no contenía los nutrientes necesarios para satisfacer los requerimientos nutricionales de los organismos, y éstos desarrollaron una estrategia de ingerir el pellet en tasas mayores para compensar la relativamente baja calidad nutricional del alimento artificial. El calamar, por su parte, tiene gran calidad nutricional, y se ha sugerido que contiene un factor promotor del crecimiento presente en su proteína (Cruz-Suárez y Guillaume, 1983), que al ser añadido a la dieta de juveniles de *P. japonicus*, es capaz de promover el crecimiento de estos organismos sin incrementar la cantidad de alimento consumido (Guillaume *et al.*, 1990).

También se pudo observar que *L. vannamei* presentó tasas de ingestión de pellet significativamente ($p < 0.05$) mayores que *L. setiferus* (Fig. 16), lo cual podría tener varias explicaciones. Una de ellas podría estar relacionada con el origen de los organismos ya que los organismos de *L. vannamei* fueron obtenidos de una granja de cultivo donde habían sido alimentados desde sus tempranos estadios de vida con alimento pelletizado, mientras que *L. setiferus* provenía de poblaciones silvestres mejor adaptadas al alimento natural. Esto también explicaría porque *L. vannamei* ingirió menor cantidad de calamar que *L. setiferus*. Estudios realizados en laboratorio demostraron que camarones provenientes de poblaciones cultivadas activan de manera distinta las enzimas digestivas siendo mucho más activas las proteasas que cuando se trata de animales silvestres (Guzmán *et al.*, 2001). Así, las diferencias en el consumo de alimento balanceado y natural, podrían estar asociadas con la forma en que cada población se acopla al sistema donde crece, ya sea de cultivo o natural.

Con todos estos resultados (Fig. 15 y 16), se pudo observar que tanto el peso de los organismos, el tipo de alimento y la cantidad de alimento administrado, afectaron directamente la tasa de ingestión de las dos especies de camarón aquí estudiadas. A pesar de que existen algunas evidencias para sugerir que estas variables afectan la tasa de ingestión de manera independiente, con el análisis estadístico aquí empleado, no se puede aseverar dicha independencia. Cabe subrayar, que si bien este no constituye uno de los objetivos originales del presente estudio, sería de gran interés llevar a cabo experimentos específicamente diseñados para determinar la significancia de los componentes de interacción entre el peso de los organismos, el tipo y cantidad de alimento ofrecido y su efecto sobre la tasa de ingestión en estos organismos.

7.2.2 TASA DE PRODUCCIÓN DE HECES Y TIEMPO MÍNIMO DE TRÁNSITO INTESTINAL

En estudios realizados con crustáceos relacionando el tamaño corporal del organismo a la tasa de evacuación, se han observado diversos resultados. En eufísidos (Heyraud, 1979) y en larvas de langostas (Kurmaly *et al.*, 1990), se ha visto que animales más pequeños tienen residencias del alimento en el tracto digestivo más cortas que animales más grandes, y estos tiempos cortos fueron relacionados ya fuera con tasas de producción de heces más elevadas o con una menor eficiencia de asimilación en los organismos pequeños en relación a los grandes. Por otra parte, se ha visto que las tasas de evacuación en anfípodos (Marchant y Haynes, 1981) y en la langosta azul *Cherax quadricarinatus* (Loya-Javellana *et al.*, 1995), son independientes del tamaño del organismo. Si bien tampoco se encontró un patrón claro entre la tasa de producción de heces y el tamaño de *L. setiferus* y *L. vannamei* en este estudio, en otras investigaciones con camarones peneidos, se observó que en *P. subtilis* (Nunes y Parsons, 2000), la tasa de producción de heces disminuye con el tamaño del organismo, mostrándose valores más altos en los camarones más pequeños.

La cantidad de alimento disponible y el tipo de alimento tampoco afectaron la tasa de producción de heces en los organismos de este estudio (Fig. 22) y estos resultados son consistentes con otros resultados obtenidos en otras especies de crustáceos (Arashkevich y Tseytlin, 1978). En copépodos, no se encontraron cambios en la tasa de evacuación si los organismos se alimentaban continuamente o no (Ellis y Smalll, 1989) y sus tasas de evacuación fueron también independientes de la disponibilidad de alimento (Arashkevich y Tseytlin, 1978).

En tanto que ni el tipo de alimento, ni la cantidad del mismo se vieron reflejados en la tasa de producción de heces de *L. setiferus* y *L. vannamei* en el presente estudio (Fig. 22), cuando ambas especies ingirieron cantidades de alimento mayores a 1 g, se observó que el tiempo mínimo de tránsito intestinal fue menor para calamar que para el alimento artificial (Fig. 19). Se ha visto que en los camarones peneidos la naturaleza del material del alimento afecta la cantidad de tiempo en que el alimento es retenido en el tracto, ya que el molino gástrico de los peneidos recircula y continúa moliendo la materia hasta que es lo suficientemente pequeña para pasar a lo largo del diente medio, el cual forma parte integral del mecanismo de trituración del alimento (Young, 1959). Por ello, materiales no digeribles o duros del alimento, tienen mayores residencias en el proventrículo de los peneidos, debido a las dificultades en su trituración mecánica y más adelante en su digestión (Nunes y Parsons, 2000). Esto explica que tanto *L. setiferus* como *L. vannamei* presentaron tiempos mínimos de tránsito intestinal menores cuando se alimentaron de calamar, que cuando consumieron el alimento pelletizado que es de consistencia más dura. Los resultados del presente trabajo son comparables con los observados en *P. monodon* y *P. esculentus* que después de alimentarse con un alimento de tejido suave, vaciaron del 56 al 75% del contenido de su proventrículo en una hora (Marte, 1980; Hill y Wassenberg, 1987), mientras que *P. subtilis* vació el 26% del proventrículo en el mismo tiempo al haber consumido un alimento comercial en pellet (Nunes y Parsons, 2000).

Por otra parte, se observó que con mayores cantidades de alimento disponible y con mayores cantidades de alimento ingerido, es más corto el

tiempo mínimo de tránsito intestinal. En otros estudios, Martaugh (1984), demostró que el mysidáceo *N. mercedis* bajo condiciones de poco alimento, retiene el material consumido en su tracto digestivo por más tiempo que en condiciones con altas concentraciones de alimento. De igual forma, Geller (1975), observó que *D. pulex* varía el tiempo de retención del contenido de su tracto digestivo inversamente con la concentración de alimento que se encuentra en el agua. Esto puede constituir una adaptación fisiológica a cantidades bajas de alimento disponible, puesto que al aumentar el tiempo de tránsito intestinal, la absorción del material digerido aumenta y el organismo eficientiza el proceso de alimentación al máximo.

Cuando los datos fueron agrupados en categorías de llenado intestinal previo al inicio de los experimentos (vacío, medio y lleno), se observó que el tiempo mínimo de tránsito intestinal fue mayor en los organismos que empezaron el experimento con el tracto vacío (Fig. 20). Este resultado se explica en términos de que los organismos ya tenían alimento que estaba siendo digerido al inicio del experimento, y por tanto, expulsaron las primeras heces en un menor tiempo. Por el contrario, los organismos que lo tenían vacío comenzaron el proceso de digestión del alimento ingerido propiamente durante el experimento, y expulsaron las primeras heces en un tiempo mayor.

Al agrupar los datos nuevamente en las mismas categorías de llenado del tracto digestivo, pero dependiendo del peso corporal de los organismos (Fig. 21), se observó que los organismos más pequeños retuvieron el alimento aun después de las 12 horas de ayuno previas al experimento, mientras que los organismos más grandes iniciaron dichos experimentos con el tracto digestivo medianamente lleno o vacío. En un estudio con la langosta azul, *Cherax quadricarinatus*, se observó que la tasa de evacuación era independiente del peso del organismo (Loya-Javellana *et al.*, 1995). Sin embargo, los autores reportaron que la fase inicial de evacuación fue relativamente más lenta en los organismos más grandes, lo que fue atribuido a que estos organismos procesaron mayor cantidad de alimento. Estos resultados sugieren que la tasa de producción de heces no es

constante a lo largo de todo el proceso de evacuación, y que el tamaño de los organismos, así como la cantidad y tipo de alimento ingerido modifican dicha tasa en sus distintas fases. Asimismo, los resultados indican que en los crustáceos hay una gran variabilidad tanto en la producción de heces como en el tiempo mínimo de tránsito intestinal, y que son capaces de alterar su fisiología digestiva dependiendo de la dieta consumida, de su cantidad y de la disponibilidad de la misma. Dichos mecanismos les podrían conferir ventajas en situaciones variables de disponibilidad de alimento en el medio natural.

7.2.3 TASA DE ABSORCIÓN

Los resultados obtenidos sobre la tasa de absorción (Fig. 23) mostraron que esta respuesta está directamente relacionada con la tasa de ingestión, ya que se mostró un patrón muy similar a los resultados de esa sección (Fig. 15). La tasa de absorción tanto de *L. setiferus* como de *L. vannamei* fue aumentando conforme se incrementó el peso de los organismos indicando que también la tasa de absorción es función del peso corporal en ambas especies. De igual forma, la tasa de absorción incrementó sus valores en relación con la cantidad de alimento suministrado, mostrando que al tener más alimento, los organismos tienen una mayor cantidad de nutrientes disponibles para ser absorbidos.

También se observó que los valores de absorción en ambas especies eran menores cuando consumieron calamar, lo que se le atribuye a la razón anterior que en términos de peso seco (g PS), los organismos consumieron menor cantidad de alimento natural por lo que recibieron menos nutrientes provenientes de una menor cantidad de alimento.

Con estos resultados se puede decir que, al igual que en la tasa de ingestión, el peso del organismo, el tipo y la cantidad de alimento administrada, son factores que afectan la tasa de absorción de *L. setiferus* y *L. vannamei*.

7.3 EFECTO DEL TIEMPO DE AYUNO EN LA TASA DE INGESTIÓN

7.3.1 TASA DE INGESTIÓN Y TIEMPO DE ALIMENTACIÓN

En los estudios sobre la alimentación de los crustáceos, se ha reportado que conforme el organismo consume y digiere más alimento, llena el proventrículo, sobre carga la glándula digestiva (Al-Mohanna y Nott, 1987) e incrementa sus reservas energéticas (Sedgwick, 1979b). Este proceso suele durar 24 horas, tiempo durante el cual la glándula digestiva (hepatopáncreas) absorbe y transforma los nutrientes en metabolitos que son utilizados como fuente de energía. Utilizando machos adultos de *L. setiferus* como modelo, Rosas *et al.* (1995), propusieron una secuencia de eventos metabólicos durante la ingestión del alimento. En esta secuencia se consideró una hora para las transformaciones mecánicas y bioquímicas del alimento ingerido, así como para la degradación de glucógeno y la aparición de glucosa sanguínea, 4 a 8 horas para la acumulación de nutrientes en la glándula digestiva y 24 horas para la recuperación de la estructura general del hepatopáncreas con la consecuente producción de heces. Este esquema explica porque en el presente estudio, ambas especies mostraron tasas de ingestión menores cuando estaban recién alimentados que cuando fueron mantenidos por 24 y 48 horas en ayuno (Fig. 24), pues en tales condiciones muy probablemente los organismos recién alimentados, todavía estaban digiriendo el alimento que consumieron. En este sentido Nunes y Parsons (2000), observaron que *P. subtilis* que habían sido alimentados, presentaron un promedio de tasa de ingestión del 23% de su peso corporal por hora, mientras que organismos que se encontraban con el estómago vacío, presentaron tasas de ingestión del 4.9% de su peso corporal por hora.

En el presente estudio, también se observó que los organismos con el mayor tiempo en ayuno (48 horas) tuvieron mayores tasas de ingestión que los que ya habían sido alimentados, pero sus tasas de ingestión fueron similares a las de los organismos con 24 horas de inanición (Fig. 24). Una explicación posible es

que los organismos con 48 horas de ayuno recurrieron más a la coprofagia en los periodos en los que estuvieron en contacto con sus heces que aquellos con 24 horas de ayuno.

El efecto del ayuno sobre el tiempo de alimentación mostró que ambas especies pasaron significativamente menos tiempo alimentándose cuando no habían sido expuestas a la inanición que cuando lo habían estado por periodos de 24 y 48 horas (Fig. 25). Estos resultados son consistentes con las diferencias en las tasas de ingestión entre 0 y 24 horas de ayuno (Fig. 24), ya que a mayor cantidad de alimento ingerido se requiere mayor tiempo de alimentación. Sin embargo, los organismos expuestos a 48 horas de ayuno pasaron el mismo tiempo alimentándose, pero consumieron cantidades de alimento menores que aquellos expuestos a 24 horas de ayuno. Estos resultados sugieren que la eficiencia de alimentación de los organismos con 48 horas de ayuno fue menor que la de aquellos con solo 24 horas, y puede explicarse parcialmente por la posibilidad de eventos de coprofagia previa al inicio de las observaciones.

7.3.2 TIEMPO MÍNIMO DE TRÁNSITO INTESTINAL (TMTI)

Con respecto al efecto del ayuno sobre el TMTI se observó una tendencia general de menores tiempos mínimos de tránsito intestinal a mayores tiempos de ayuno (Fig. 26). Sin embargo, *L. vannamei* con 48 horas de ayuno presentó un tiempo mínimo de tránsito intestinal significativamente menor que aquellos con 24 horas, mientras que entre *L. setiferus* de ambos tratamientos las diferencias no fueron significativas. De forma similar, Hoyt *et al.* (2000), estudiando la depredación, ingestión y digestión de *Palaemonetes pugio*, observaron que el tiempo en el que se produjeron las primeras heces fue significativamente menor en organismos que pasaron 24 horas de ayuno, que en organismos que fueron alimentados continuamente. Mediante agentes serológicos, los autores demostraron que a pesar de que la entrada del alimento al proventrículo fue muy

similar en ambos tratamientos, la entrada del alimento al intestino posterior fue más rápida en los organismos que fueron alimentados continuamente.

En estudios con misidáceos, Murtaugh (1984) observó que en *N. mercedes* las tasas de evacuación fueron más lentas después de haber pasado un día de ayuno, pero que cantidades significativas de alimento se mantuvieron en su tracto digestivo por más de tres días cuando estos misidáceos fueron sometidos a un ayuno prolongado. Los resultados de este y otros estudios nos sugieren que los crustáceos son organismos capaces de modificar la producción y expulsión de heces, dependiendo de la disponibilidad de alimento.

8. CONCLUSIONES

- Tanto *L. setiferus* como *L. vannamei* pueden tolerar ayunos cortos (48 hrs.) sin modificar de manera importante la morfometría del tracto digestivo y probablemente necesiten un mínimo de 72 horas para presentar respuestas fisiológicas visibles al ayuno.
- *L. setiferus* y *L. vannamei* tienen una morfología general similar.
- Tanto el aumento en peso como en volumen del hepatopáncreas es significativamente mayor en *L. vannamei* que en *L. setiferus*, lo que le podría conferir una eventual ventaja a *L. vannamei* ya que está indicando que su capacidad digestiva aumenta con mayor rapidez.
- En condiciones estables de temperatura, salinidad y calidad de agua, la tasa de ingestión y de absorción de *L. setiferus* y *L. vannamei* son funciones del peso corporal y la cantidad de alimento ofrecido, mostrando una respuesta similar en ambas especies.
- El tipo de alimento es una variable capaz de modificar la tasa de ingestión y de absorción de *L. setiferus* y *L. vannamei*.
- El tipo de alimento y la cantidad del mismo, modifican el tiempo mínimo de tránsito intestinal de *L. setiferus* y *L. vannamei* de forma similar, teniendo un tiempo menor con el calamar y con mayores cantidades de alimento.
- El tiempo de ayuno es una variable que modifica la tasa de ingestión de *L. setiferus* y *L. vannamei*, mostrando tasas de ingestión mayores en los organismos sometidos al ayuno en comparación a los que habían sido alimentados.
- *L. setiferus* y *L. vannamei*, son capaces de modificar el tiempo de expulsión de heces dependiendo de la disponibilidad de alimento.

9. ANEXOS

ANEXO 1

MÓDULO DE CONSUMO DE ALIMENTO (Mishra *et al.*, 2000)

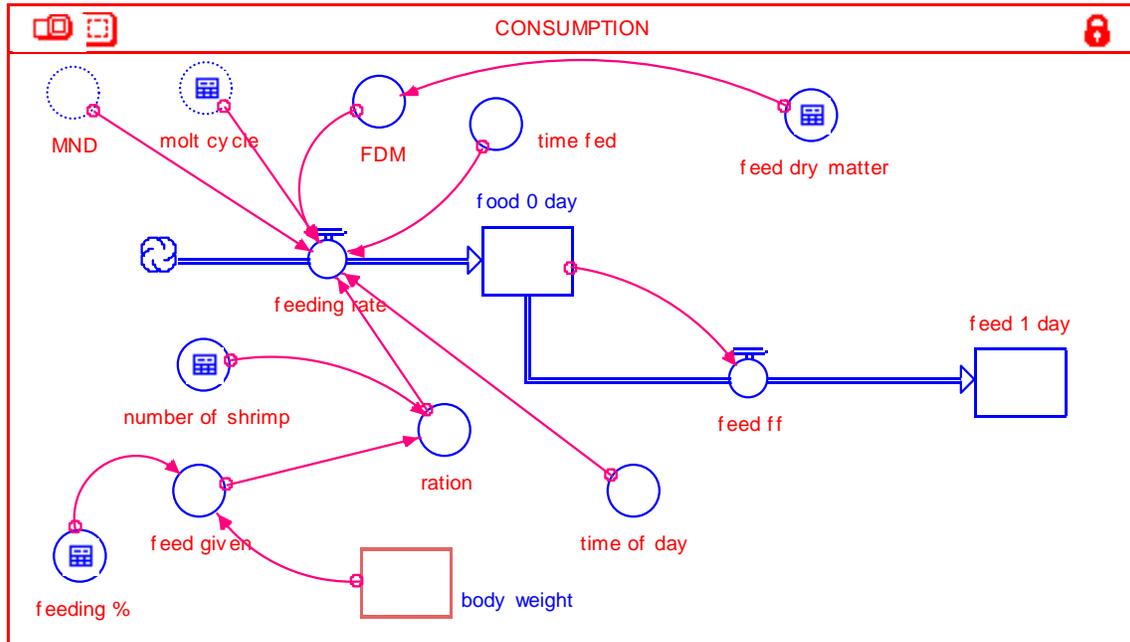


FIGURA 29: Módulo de consumo de alimento del modelo bio-energético de crecimiento para camarones penidos de Mishra et al. (2000).

ANEXO 2

QUIMIOATRACCIÓN Y ESTIMULACIÓN ALIMENTICIA

Se sabe que los animales acuáticos utilizan señales químicas para identificar y orientarse ante una presa potencial, para escapar de los depredadores, y localizar pareja (Rittschof, 1992). La función de señales químicas específicas ha adquirido importancia en el manejo de sistemas biológicos para optimizar la producción de una especie acuática, ya que estas señales químicas regulan la conducta alimenticia y controlan la reproducción (Lee y Meyers, 1997). Como el alimento representa un costo significativo en la acuicultura, existe la necesidad de maximizar el consumo alimenticio y reducir el desperdicio de éste (Lee y Meyers, 1997).

Investigaciones en recepción química en crustáceos (Price y Ache, 1977; Scmitt y Ache, 1979; Pearson *et al.*, 1979; Carr y Derby, 1986; Zimmer-Faust, 1991; Daniel y Derby, 1991a; Pitter *et al.*, 1996), han demostrado que los crustáceos detectan soluciones muy diluidas de compuestos orgánicos, particularmente aminoácidos, azúcares y nucleótidos. Estos compuestos son detectados por órganos específicos y pequeños localizados alrededor de la boca y apéndices anteriores (Nakamura, 1987). La calidad del alimento y las condiciones ambientales (ej. calidad del agua, patrones de corrientes), tienen una influencia directa en la efectividad de los atrayentes del alimento o estimulantes (Lee y Meyers, 1997). En general la quimiorrecepción es un aspecto primordial para la recepción del estímulo alimenticio, el procesamiento de información y la respuesta conductual de los animales acuáticos (Lee y Meyers, 1997).

SITIOS ANATÓMICOS DE LOS RECEPTORES

En general, en los crustáceos las células quimiorreceptoras se encuentran concentradas en la parte final de la parte anterior del individuo (Laverack, 1975, 1988). Existen pocas evidencias de que también se encuentran en el abdomen y la cámara branquial (Zimmer *et al.*, 1979). Las densidades más altas de quimiorreceptores se encuentran en los flagelos antenulares, en los dáciles de los

pereiópodos, y en la mandíbula, maxila y maxilípedos de la boca. Anteriormente se pensaba que el flagelo antenular especialmente el flagelo lateral estaba asociado a quimiorreceptores con alta especificidad química, mientras que los dáciles y los quimiorreceptores de la boca estaban asociados a los quimiorreceptores de contacto de baja especificidad química (Hindley, 1975a; Heinen, 1980; Derby y Atema, 1982a, 1982b, 1982c) (Fig. 27). Sin embargo Ache y Derby (1985), Derby y Atema (1988), Voight y Atema (1992), en estudios recientes han demostrado que los quimiorreceptores de alta especificidad se encuentran distribuidos tanto en las anténulas como en los dáciles, teniendo una menor respuesta en los dáciles.

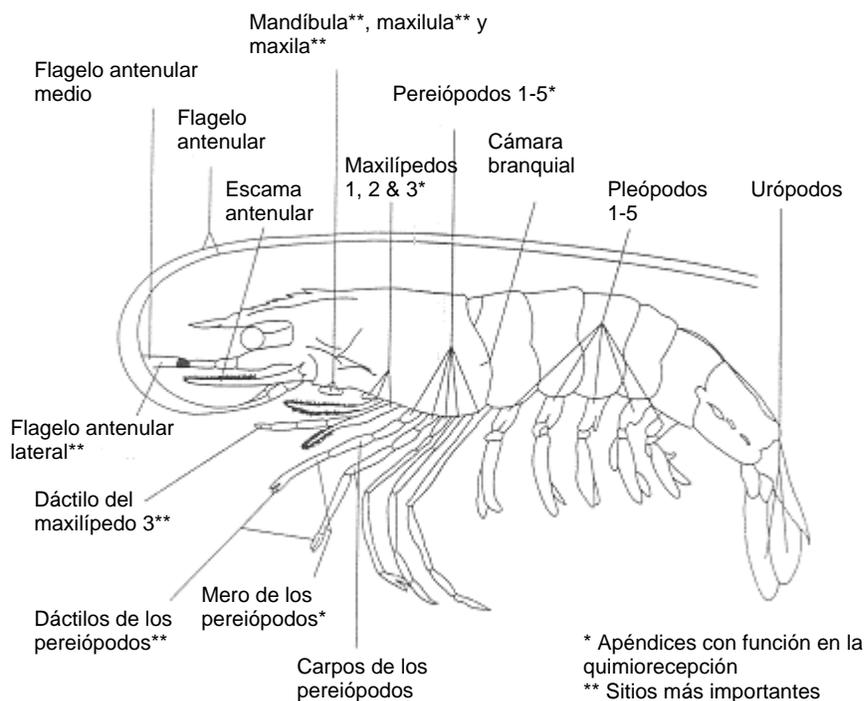


FIGURA 27: Localización de los órganos quimiorreceptores en crustáceos. Adaptado de Lee y Meyers, 1996.

CONDUCTA ALIMENTICIA RELACIONADA CON LA RECEPCIÓN QUÍMICA

Todos los sentidos (ej. visión, oído, tacto, gusto) reciben estímulos que están relacionados con la alimentación, mientras que el sistema nervioso central es el encargado de integrar las entradas de información en imágenes multisensoriales antes de alguna respuesta específica sea emitida (Hopfield, 1982). La visión y los sentidos químicos parecen ser los más importantes en la evaluación de estímulos distantes en el ambiente acuático, mientras que el sentido del tacto se vuelve más importante ante el contacto del animal con su presa (Peckarsky *et al.*, 1994). La visión provee la información más confiable en la selección de la presa, pero los sentidos químicos generalmente actúan cuando las distancias son grandes o en las condiciones de visibilidad limitada, típicas de ambientes estuarinos (Hindley, 1975a, 1975b).

El modelo descrito por Dethier *et al.* (1960) y modificado por Lindstedt (1971) (Fig. 28), organiza las respuestas de los crustáceos a los estímulos químicos en cinco fases: 1) detección, cuando el animal se da cuenta de la presencia de un estímulo químico (excitante), 2) orientación, cuando el animal se prepara para moverse (atrayente, repelente o arrestante), 3) locomoción, cuando ocurre el movimiento (atrayente o repelente), 4) inicio de la alimentación, cuando el animal empieza a manipular y consumir el alimento (incitante o supresivo) y 5) continuación o término de la alimentación, cuando el animal se alimenta hasta la saciedad. En este modelo también se especifica que los estímulos atrayentes, repelentes y arrestantes actúan desde la distancia (olfación) y son detectables a bajas concentraciones. En contraste, los estímulos incitantes, supresivos, estimulantes y desanimantes funcionan en contacto directo con las células quimiorreceptoras (degustación).

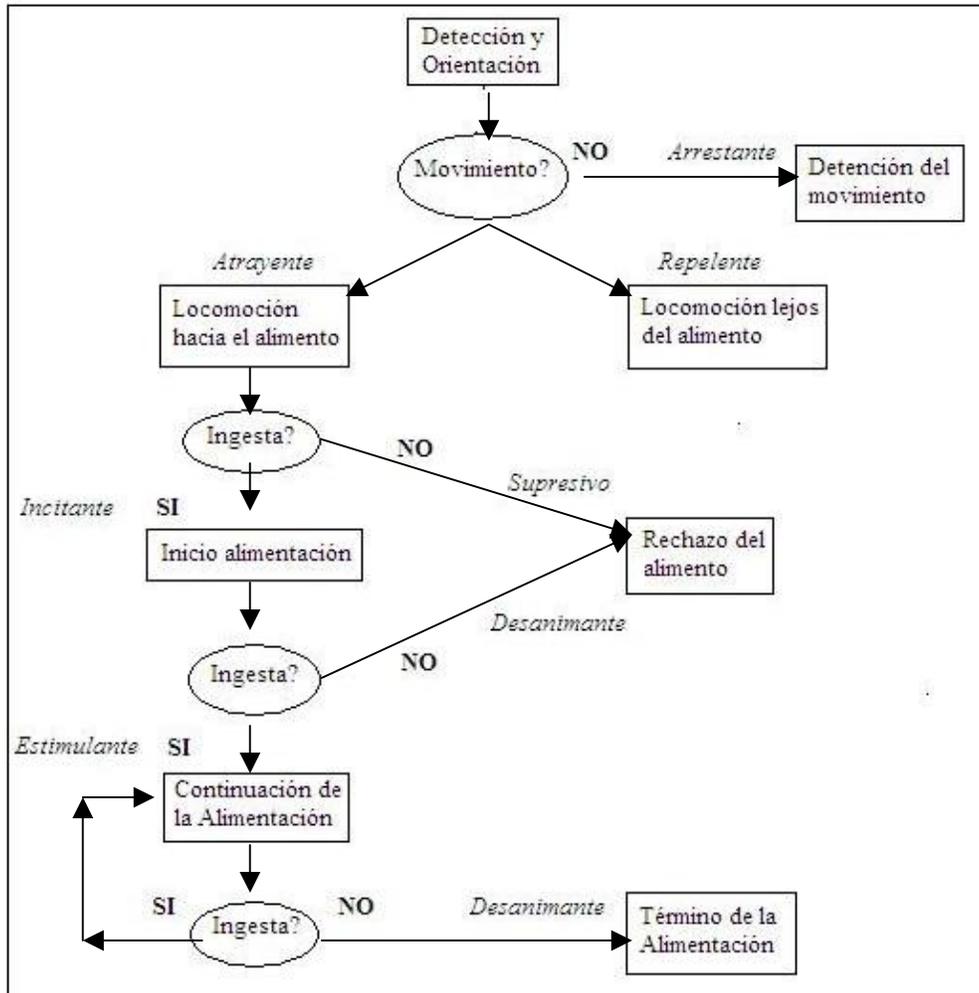


FIGURA 28: Modelo de alimentación que relaciona las diversas clases de estímulos químicos en las respuestas conductuales de un organismo (basado en Lindstedt, 1971; Lee y Meyers, 1996).

Se han propuesto cuatro conductas básicas asociadas con la quimiorrecepción en los crustáceos: 1) el movimiento de las anténulas parece ser la conducta más sensible asociada a la quimiorrecepción a distancia en los crustáceos (Price y Ache, 1977; Schmitt y Ache, 1979; Pearson *et al.*, 1979; Carr y Derby, 1986; Zimmer-Faust, 1991; Daniel y Derby, 1991a; Pittet *et al.*, 1996); 2) movimientos de las partes de la boca indican generalmente estimulación alimenticia, y puede funcionar a distancia y en contacto con el alimento (Hindley, 1975a, Pittet *et al.*, 1996); 3) movimientos de los pereiópodos usualmente preceden a la locomoción, lo cual parece servir en la búsqueda de un área inmediata en donde se encuentra una presa (Derby y Atema, 1982a y 1982c); 4)

la locomoción de los crustáceos indica una verdadera atracción o repulsión del alimento. (Derby y Atema, 1982a y 1982c). En general, la atractibilidad de una presa o alimento es un factor que determina la ingestión del mismo, y por lo tanto la velocidad o tasa en la que ésta ocurra.

ANEXO 3

METODOLOGÍA UTILIZADA EN LAS DISECCIONES

Cada individuo fue sacrificado cortándole el cordón nervioso que se encuentra en la parte ventral del organismo con unas tijeras de disección, y separando el cefalotórax del abdomen.

Para la extracción del hepatopáncreas con estómago (HE), se separó cuidadosamente el tejido del exoesqueleto con un bisturí, y se realizó un corte a la altura de la inserción de los pedúnculos oculares para separarlos del resto del tejido. Se hizo un corte longitudinal en el músculo dorsal para liberar el HE, mismo que se extrajo con la ayuda de unas pinzas de punta curva. El HE fue extraído junto con el corazón, del cual fue separado posteriormente con unas tijeras.

Para la extracción del tracto digestivo (TD) del abdomen, se separó el exoesqueleto del músculo con un bisturí. Posteriormente, con unas tijeras se cortó longitudinalmente el músculo exponiendo el TD, mismo que se extrajo con unas pinzas, incluyendo el tramo que atraviesa el último segmento abdominal. Los tractos que se encontraban con alimento se extrajeron con mayor cuidado para no perder su contenido.

ANEXO 4

TABLA 4: Ecuaciones obtenidas de las comparaciones del largo total vs peso (p) del hepatopáncreas con estómago (HE) y del largo total vs. volumen (vol) del HE para *L. setiferus* y *L. vannamei* con distintas horas de ayuno. Letras distintas en las ecuaciones de la misma especie para cada relación alométrica indican diferencias significativas.

Especie	<i>L. setiferus</i>		<i>L. vannamei</i>		
	0	48	0	37	46
Largo-p HE	$y = 8.001^{-8}x^{3.366} \text{ a}$	$y = 1.318^{-7}x^{3.239} \text{ a}$	$y = 2.172^{-6}x^{2.714} \text{ a}$	$y = 2.929^{-7}x^{2.578} \text{ a}$	$y = 1.225^{-7}x^{3.258} \text{ a}$
Largo-vol HE	$y = 0.00004x^{3.529} \text{ a}$	$y = 0.00017x^{3.179} \text{ a}$	$y = 0.00885x^{2.396} \text{ a}$	$y = 0.00083x^{2.832} \text{ a}$	$y = 0.00003x^{3.513} \text{ a}$

ANEXO 5

TABLA 5: Ecuaciones obtenidas de las Tasas de Ingestión (g PS h⁻¹) de calamar y pellet en función del peso total del camarón (g PH), para *L. setiferus* y *L. vannamei* con los cuatro porcentajes de alimento dado. (Fig.15). Diferencias significativas (p<0.05) en una misma columna están indicadas con distintas letras.

% alimento ofrecido	<i>L. setiferus</i>		<i>L. vannamei</i>	
	calamar	pellet	calamar	pellet
0.33	y= 0.0003x + 0.0003 ^c	y= 0.0011x + 0.0017 ^b	y= 0.0011x - 0.0034 ^b	y= 0.0014x + 0.0005 ^d
13.33	y= 0.0084x - 0.0039 ^{bc}	y= 0.0208x + 0.0123 ^{ab}	y= 0.0083x + 0.0059 ^{ab}	y= 0.0289x - 0.0116 ^c
26.66	y= 0.0148x - 0.0096 ^{ab}	y= 0.0087x + 0.2702 ^{ab}	y= 0.0061x + 0.0351 ^{ab}	y= 0.0529x + 0.0003 ^b
40	y= 0.0221x + 0.0019 ^a	y= 0.0369x + 0.07 ^a	y= 0.0122x + 0.027 ^a	y= 0.0837x - 0.0229 ^a

ANEXO 6

TABLA 6: Ecuaciones obtenidas de las Tasas de Absorción (g PS h⁻¹) de calamar y pellet en función del peso total del camarón (g PH), para *L. setiferus* y *L. vannamei* con los cuatro porcentajes de alimento dado. (Fig. 23). Diferencias significativas (p<0.05) en una misma columna están indicadas con distintas letras.

% alimento ofrecido	<i>L. setiferus</i>		<i>L. vannamei</i>	
	calamar	pellet	calamar	pellet
0.33	y= 0.0002x + 0.0003 ^b	y= 0.0011x - 0.0015 ^b	y= 0.0021x - 0.0105 ^a	y= 0.0014x - 0.0046 ^d
13.33	y= 0.0084x - 0.0098 ^{ab}	y= 0.0201x + 0.0082 ^{ab}	y= 0.0062x + 0.0118 ^a	y= 0.0276x - 0.0166 ^c
26.66	y= 0.0146x - 0.0136 ^{ab}	y= 0.009x + 0.2517 ^{ab}	y= 0.0056x + 0.03 ^a	y= 0.0519x - 0.0077 ^b
40	y= 0.0222x - 0.006 ^a	y= 0.0369x + 0.0611 ^a	y= 0.0122x + 0.0168 ^a	y= 0.0828x - 0.0317 ^a

ANEXO 7

TABLA 7: Valores de Tasa de Ingestión (TI), para distintas especies de camarones peneidos, tomando en cuenta su peso, el tipo de alimento consumido y la temperatura (T), salinidad (SAL) y pH en el que fueron evaluados.

ESPECIE	PESO (g)	Ración (% peso)	TIPO DE ALIMENTO	TI g h ⁻¹	TI 2 g día ⁻¹	T °C	SAL ‰	pH
<i>P. esculentus</i> ¹	15-25		moluscos	0.108	2.6			
<i>P. esculentus</i> ^{1*}	15-25		moluscos	0.05	1.2			
<i>P. subtilis</i> ²	1.52-4.86	24-31	pellet	0.073	1.76	29.4	32	7.9
<i>P. subtilis</i> ^{2**}	1.52-4.86	24-31	pellet	0.156	3.75	29.4	32	7.9
<i>P. subtilis</i> ²	5.12-6.99	24-31	pellet	0.139	3.35	29.4	32	7.9
<i>P. subtilis</i> ^{2**}	5.12-6.99	24-31	pellet	0.296	7.13	29.4	32	7.9
<i>P. subtilis</i> ²	7.03-9.98	24-31	pellet	0.195	4.69	29.4	32	7.9
<i>P. subtilis</i> ^{2**}	7.03-9.98	24-31	pellet	0.416	9.99	29.4	32	7.9
<i>P. subtilis</i> ²	10.11-19.64	24-31	pellet	0.342	8.21	29.4	32	7.9
<i>P. subtilis</i> ^{2**}	10.11-19.64	24-31	pellet	0.728	17.49	29.4	32	7.9
<i>P. merquiensis</i> ^{3A}	0.12-0.28	4.9	pellet	0.008	0.191	28	25	8
<i>P. merquiensis</i> ^{3B}	0.28-0.44	4.5	pellet	0.012	0.285	28	25	8
<i>P. merquiensis</i> ^{3A}	0.13-0.525	6.5	pellet	0.016	0.381	28	25	8
<i>P. merquiensis</i> ^{3B}	0.525-0.92	8.1	pellet	0.038	0.929	28	25	8
<i>P. merquiensis</i> ^{3A}	0.12-0.705	7.6	pellet	0.024	0.572	28	25	8
<i>P. merquiensis</i> ^{3B}	0.705-1.29	11	pellet	0.070	1.677	28	25	8
<i>P. merquiensis</i> ^{3A}	0.13-0.77	11.4	pellet	0.032	0.762	28	25	8
<i>P. merquiensis</i> ^{3B}	0.77-1.41	15.3	pellet	0.107	2.576	28	25	8
<i>L. setiferus</i> ⁴	1.62-3.79	0.33	calamar	0.001	0.024	27.13	34.75	
<i>L. setiferus</i> ⁴	5.12-6.54	0.33	calamar	0.002	0.048	27.13	34.75	
<i>L. setiferus</i> ⁴	10-19.06	0.33	calamar	0.005	0.12	27.13	34.75	
<i>L. setiferus</i> ⁴	2.51	13.33	calamar	0.014	0.336	27.13	34.75	
<i>L. setiferus</i> ⁴	5-6.55	13.33	calamar	0.051	1.224	27.13	34.75	
<i>L. setiferus</i> ⁴	10.39-14.7	13.33	calamar	0.086	2.064	27.13	34.75	
<i>L. setiferus</i> ⁴	2.26-4.98	26.66	calamar	0.038	0.912	27.13	34.75	
<i>L. setiferus</i> ⁴	12.33-14.38	26.66	calamar	0.183	4.392	27.13	34.75	
<i>L. setiferus</i> ⁴	1.55-3.97	40	calamar	0.063	1.512	27.13	34.75	
<i>L. setiferus</i> ⁴	5.24-9.99	40	calamar	0.187	4.488	27.13	34.75	
<i>L. setiferus</i> ⁴	11.83-11.93	40	calamar	0.228	5.472	27.13	34.75	
<i>L. setiferus</i> ⁴	1.77-4.88	0.33	pellet	0.005	0.12	27.13	34.75	
<i>L. setiferus</i> ⁴	5.47-7.55	0.33	pellet	0.009	0.216	27.13	34.75	
<i>L. setiferus</i> ⁴	12.32-13.82	0.33	pellet	0.016	0.384	27.13	34.75	
<i>L. setiferus</i> ⁴	2.71-2.88	13.33	pellet	0.039	0.936	27.13	34.75	
<i>L. setiferus</i> ⁴	5.89-7.53	13.33	pellet	0.177	4.248	27.13	34.75	
<i>L. setiferus</i> ⁴	12.51-13.51	13.33	pellet	0.272	6.528	27.13	34.75	
<i>L. setiferus</i> ⁴	3.07-4.84	26.66	pellet	0.135	3.24	27.13	34.75	
<i>L. setiferus</i> ⁴	5.8-6.88	26.66	pellet	0.435	10.44	27.13	34.75	
<i>L. setiferus</i> ⁴	11.67-19.02	26.66	pellet	0.353	8.472	27.13	34.75	
<i>L. setiferus</i> ⁴	1.95-2.99	40	pellet	0.136	3.265	27.13	34.75	
<i>L. setiferus</i> ⁴	5.94-6.29	40	pellet	0.347	8.328	27.13	34.75	
<i>L. setiferus</i> ⁴	12.88-14.84	40	pellet	0.556	13.344	27.13	34.75	
<i>L. vannamei</i> ⁴	0.56-0.94	0.33	calamar	0.0003	0.007	27.13	34.75	
<i>L. vannamei</i> ⁴	1.27-4.16	0.33	calamar	0.0009	0.022	27.13	34.75	
<i>L. vannamei</i> ⁴	6.17-9.92	0.33	calamar	0.003	0.072	27.13	34.75	
<i>L. vannamei</i> ⁴	10.44-20.52	0.33	calamar	0.027	0.648	27.13	34.75	
<i>L. vannamei</i> ⁴	0.61-0.83	13.33	calamar	0.006	0.144	27.13	34.75	
<i>L. vannamei</i> ⁴	1.68-4.29	13.33	calamar	0.036	0.864	27.13	34.75	
<i>L. vannamei</i> ⁴	7.46-9.85	13.33	calamar	0.078	1.872	27.13	34.75	
<i>L. vannamei</i> ⁴	0.61-0.93	26.66	calamar	0.011	0.264	27.13	34.75	

<i>L. vannamei</i> [#]	2.13-2.82	26.66	calamar	0.048	1.152	27.13	34.75	
<i>L. vannamei</i> [#]	5.53-7.14	26.66	calamar	0.115	2.760	27.13	34.75	
<i>L. vannamei</i> [#]	13.09-18.93	26.66	calamar	0.131	3.144	27.13	34.75	
<i>L. vannamei</i> [#]	0.66-0.75	40	calamar	0.019	0.456	27.13	34.75	
<i>L. vannamei</i> [#]	1.2-1.81	40	calamar	0.043	1.032	27.13	34.75	
<i>L. vannamei</i> [#]	5.37-8.37	40	calamar	0.137	3.288	27.13	34.75	
<i>L. vannamei</i> [#]	15.96-17.51	40	calamar	0.202	4.848	27.13	34.75	
<i>L. vannamei</i> [#]	0.66-0.92	0.33	pellet	0.001	0.024	27.13	34.75	
<i>L. vannamei</i> [#]	1.16-3.91	0.33	pellet	0.004	0.096	27.13	34.75	
<i>L. vannamei</i> [#]	6.46-8.64	0.33	pellet	0.012	0.288	27.13	34.75	
<i>L. vannamei</i> [#]	13.28-19.13	0.33	pellet	0.021	0.504	27.13	34.75	
<i>L. vannamei</i> [#]	0.73-0.94	13.33	pellet	0.021	0.504	27.13	34.75	
<i>L. vannamei</i> [#]	1.17-4.98	13.33	pellet	0.062	1.488	27.13	34.75	
<i>L. vannamei</i> [#]	6.19-6.26	13.33	pellet	0.169	4.056	27.13	34.75	
<i>L. vannamei</i> [#]	14.81-17.62	13.33	pellet	0.444	10.656	27.13	34.75	
<i>L. vannamei</i> [#]	0.53-0.79	26.66	pellet	0.024	0.576	27.13	34.75	
<i>L. vannamei</i> [#]	1.75-4.85	26.66	pellet	0.193	4.632	27.13	34.75	
<i>L. vannamei</i> [#]	5.77-9.33	26.66	pellet	0.428	10.272	27.13	34.75	
<i>L. vannamei</i> [#]	11.27-16.63	26.66	pellet	0.732	17.568	27.13	34.75	
<i>L. vannamei</i> [#]	0.52-0.75	40	pellet	0.029	0.696	27.13	34.75	
<i>L. vannamei</i> [#]	1.84-3.45	40	pellet	0.178	4.272	27.13	34.75	
<i>L. vannamei</i> [#]	5-7.36	40	pellet	0.504	12.096	27.13	34.75	
<i>L. vannamei</i> [#]	11.82-15.46	40	pellet	1.122	26.928	27.13	34.75	

1. Hill y Wasseberg (1992); 2. Nunes y Parsons (2000), alimentados tres veces al día; 3. Sedgwick (1979); 4. presente estudio.

* Organismos alimentados dos días antes y durante la muda

** Organismos alimentados cuando tenían el estómago vacío.

A-B Los valores de peso fueron calculados a partir del peso inicial y final con un periodo de 28 días. Los valores usados fueron extrapolados para la primera semana (A (0-2)) y tercera semana (B (2-4)). Frecuencia de alimentación 4 veces al día.

10. REFERENCIAS

- Ache, B. W y Derby, C. D. 1985. Functional organization of olfactory information. *Cell Biology* 5, 55-63.
- Alexander, C.G. y Hindley, J.P.R. 1985. The mechanism of food ingestion by the Banana prawn *Penaeus merguensis*. *Marine Behaviour and Physiology* 12: 33-46.
- Al-Mohanna, S.Y., Nott, J.A., 1987. R-cells and the digestive cycle in *Penaeus semisulcatus* (Crustacea: Decapada). *Marine Biology*: 95, 129-137.
- Álvarez-León, R. 2002. Aprovechamiento de crustáceos de importancia comercial del Pacífico Colombiano. Pp. 1-35. En: Hendricks, M.E. (Ed.) *Contribuciones al Estudio de los Crustáceos del Pacífico Este*. ICMYL, UNAM. 383pp.
- Anderson, W.W., King, J.E., Lindner, M.J., 1949. Early stages in the life history of the common marine shrimp, *Penaeus setiferus* (Linnaeus). *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole* 96: 168-172.
- Anderson, W.W. y Lindner, M. J. 1958. Length-weight relation in the common or white shrimp, *Penaeus setiferus*. U.S. Dept. Int. Fish. Wildl. Serv., Special Sci. Rep. 256: 1-13.
- Apud, F., Primavera, J.H. y Torres, Jr. P.C. 1980. Farming of prawns and shrimps. Extension manual. Southeast Asian Fish. Dev. Cent. Aquacult. Dep., Iloilo, Phillipines 3 (3): 67 pp.
- Arashkevich, E.G. y Tseytlin, V.B. 1978. Dependence of the ratio non food concentration in phytophagous copepods and their feeding mechanism. *Oceanology* 18: 347-351.
- Atema, J. 1980. Chemical sense, chemical signals and feeding behavior in fishes. En: J.E. Bardach, J.J. Magnuson, R.C. May y J.M. Reinhart (Eds.), *Fish Behavior in its Use in the Capture and Culture of Fishes*. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, Phillipines, pp. 57-101.
- Barclay, M.C., Dall, W., Smith, D.M., 1983. Changes in lipid and protein during starvation and the moulting cycle in the tiger prawn, *Penaeus esculentus* Haswell. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 68, 229-244.
- Bardach, J.E. y Villars, T. 1974. The chemical senses of fishes. En: P.T. Grant y A.M. Mackie (Eds.), *Chemoreception in Aquatic Organisms*. Academic Press, NY, NY, pp. 49-57.
- Bell, T.A. y Lightner, D.V. 1988. *A Handbook of Normal Penaeid Shrimp Histology*. Allen Press Inc, USA. pp 58.
- Brisson, S. 1977. Observações sobre o ritmo de atividade alimentar de *Penaeus brasiliensis* Latreille e *Penaeus paulensis* Pérez-Farfante em cativo. *Ministério da Marinha, Instituto de Pesquisas da Marinha do Brasil* 106: 1-5.
- Brito, R.; Chimal, M. E.; Gaxiola, G. Y Rosas, C. 2000. Growth, metabolic rate, and digestive enzyme activity in the white shrimp *Litopenaeus setiferus* early postlarvae fed different diets. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 255: 21-36.
- Burse, C.R. y Lane, C.E. 1971. Ionic and protein concentration changes during the molt cycle of *Penaeus duorarum*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 40A: 155-162.
- Bordner, C. E. y Conklin, D. E. 1981. Food consumption and growth of juvenile lobsters. *Aquaculture* 24, 285-300.

- Carr, W.E.S. y Derby, C.D. 1986. Chemically stimulated feeding behavior in marine animals . *Jornal of Chemical Ecology* 12: 989-1011.
- Ceccaldi, H. J. 1997. Anatomy and Physiology of the Digestive System. En: D'Abramo L. R.; Conklin, D.E. y Akiyama, D.M. (Eds.). *Crustacean Nutrition*. World Aquaculture Society, EUA. pp. 261-291.
- Chamberlain, G. 2003. World shrimp farming progress and trends. *World Aquaculture* 2003, Salvador, Brazil, Mayo 20, 2003.
- Chávez, E.A. 1973. Estudio sobre la Tasa de Crecimiento del camarón blanco (*Penaeus vannamei* Boone) De la región Sur del Golfo de California. *Ciencia Mexicana* XXVIII 2: 79-85.
- Chen, J.C., Chen, K.W., Chen, J.M. 1996. Effects of saponin on survival, growth, molting and feeding of *Penaeus japonicus* juveniles. *Aquaculture* 144: 165-175.
- Chen, J-C y Lin, C-H. 2001. Toxicity of copper sulfate for survival, growth, molting and feeding of juveniles of the tiger shrimp, *Penaeus monodon*. *Aquaculture* 192: 55-65.
- Chow, S. y Sandifer, P. A. 1991. Differences in growth, morphometric traits, and male sexual maturity among Pacific white shrimp, *Penaeus vannamei*, from different comercial hatcheries. *Aquaculture*, 92: 165-178.
- Chu, K.H. y Ovsianico-Koulikowsky, N.N. 1994. Onogenic changes in metabolic activity and biochemical composition in the shrimp, *Metapenaeus ensis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 183: 11-26.
- Cifuentes-Lemus, J. L. 1993. Prólogo a la tercera edición. En: Recursos Pesqueros de las Costas de México. Limusa, México. pp 9.
- Cockcroft, A. y McLachlan, A. 1986. Food and feeding habits of the surf zone penaeid prawn *Macropetasma africanus* (Blalss). *Marine Ecology* 7, 345-357.
- Condrey, R. E; Gosselink, J.G. y Bennett, H. J. 1972. Comparison of the assimilation of different diets by *Penaeus setiferus* and *P. aztecus*. *Fishery Bulletin* 70, 1281-1292.
- Costero, M. y Meyers, S.P. 1993. Evaluation of chemoreception by *Penaeus vannamei* Boone Under experimental conditions. *The Progressive Fish-Culturist* 47: 59-61.
- CRIP. Instituto Nacional de pesca, Ciudad del Carmen, Campeche, 1988, 1999, 2000 y 2001.
- Cruz-Suárez, L.E. y Guillaume, J.C. 1983. Factour de croissance de la farine de calamar pour la crevette japonaise localisation de ce-facteur, ICES Ann. Meeting Copenhagen, Denmark. pp. 13-14.
- Cuzon, G., Cahu, C., Aldrin, J.F, Messenger, J.L., Stephan, G. y Mevel, M. 1980. Starvation effect on metabolism of *Penaeus japonicus*. *Proc. World Marcul. Society* 11: 410-423.
- Dall, W. 1967. Functional Anatomy of the digestive tract of a shrimp *Metapenaeus bennetae* Racek & Dall (Crustacea: Decapada: Penaeidae). *Australian Journal of Zoology*. 15, 699-715.
- Dall, W. 1992. Feeding, digestion and assimilation in Peneidae. En: Allan, G.L., Dall, W. (Eds.), *Proceedings of the Aquaculture Nutrition Workshop*, 15-17 April 1991. NSW Fisheries, Brackish Water Fish culture Research Station, Salamander Bay, Australia, pp. 57-63.
- Dall, W. y Moriarty, D.J.W. 1983. Functional Aspects of nutrition and digestion. En Bliss, D.E. (Ed.), *The Biology of Crustacea*. Academic Press, New York, pp. 215-215.

- Dall, W, Hill, B.J., Rothlisberg, P.C. y Sharples, D.J. 1990. The biology of Penaeidae. *Advances on Marine Biology* 27: 1-489.
- Dando, M.R. y Maynard, D.M. 1974. The sensory innervation of the foregut of *Panulirus argus* (Decapoda, Crustacea). *Marine Behaviour and Physiology* 2: 283-305.
- Daniel, P.C. y Derby, C.D. 1991. Mixture suppression in behavior: the antennular flick response in the spiny lobster towards binary odorant mixtures. *Marine Physiology and Behavior* 49: 581-589.
- Derby, C. D. Y Atema, J. 1982a. Narrow-spectrum chemoreceptor cells in the walking legs of the lobster *Homarus americanus*: taste specialists. *Journal of Chemical Ecology* 7, 1073-1080.
- Derby, C. D. y Atema, J. 1982b. Chemosensitivity of walking legs of the lobster *Homarus americanus*: neurophysiology response spectrum and thresholds. *Journal of Experimental Biology* 98, 303-315.
- Derby, C. D. y Atema, J. 1982c. The function of chemo and mechanoreceptors in lobster (*Homarus americanus*) feeding behaviour. *Journal of Experimental Biology* 98, 317-327.
- Derby, C. D. y Atema, J. 1988. Chemoreceptor cells in aquatic invertebrates: peripheral mechanisms of chemical signal processing in decapod crustaceans. En *Sensory biology of aquatic animals*. Atema, R. R.; Popper, A. N. Y Tavolga, W. N. Editores. Springer-Verlag, Nueva York, EUA. pp. 365-385.
- Dethier, V.G., Browne, L. y Smith, C.N. 1960. The designation of chemicals in terms of the responses they elicit in insects. *Journal of Economic Entomology* 53: 134-136.
- Dore, I., Frimodt, C. 1987. *An Illustrated guide to shrimp of the World*. Van Nostrand Reinhold, USA. pp. 170-175.
- Drach, P. y Tchernigovtzeff, C. 1967. Sur la méthode de détermination des stades d'intermue et son application générale aux Crustacés. *Vie Milieu* 18 : 595-609.
- Edwards, R.R.C. 1977. Field experiments on growth and mortality of *Penaeus vannamei* in a Mexican Coastal Lagoon Complex. *Estuarine and Coastal Marine Science* 5: 107-121.
- Ellis, S.G. y Small, L.F. 1989. Comparison of gut-evacuation rates of feeding and non-feeding *Calanus marshallae*. *Marine Biology* 103: 175-181.
- Etzold, D.J. y Christmas, J.Y. 1977. A comprehensive summary of the shrimp fishery of the Gulf of Mexico United States: a regional management plan. *Gulf Coast Res. Lab. Tech. Rept. Ser. No. 2 part 2*. 20pp.
- FAO Yearbook, 2004.
- Galgani, F.G., 1985. Regulation de l'activite des proteases digestives de *Penaeus japonicus* Bate en relation avec la temperature. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 94 :11-18.
- Galgani, M.L., Benyamin, Y., Ceccaldi, H.J., 1984. Identification of digestive proteinases of *Penaeus kerathurus* (Forsk.) : A comparison with *Penaeus japonicus*. *Comparative Biochemical Physiology* 78B:355-361.
- García, S. y Le Reste, L. Life cycles, dynamics, exploitation and management of coastal penaeid shrimp stocks. *Fosh. Tech. Pap. FAO* 1981. 1-215. 203pp.

- Geller, W. 1975. Die Nahrungsaufnahme von *Daphnia pulex* in Abhängigkeit von der Futterkonzentration, der Temperatur, der Körpergröße und dem Hungerzustand der Tiere. *Hydrobiology Supplies* 48: 47-107.
- Gibson, R. y Barker, P. L. 1979. The decapod hepatopancreas. *Oceanography Marine Biology Ann. Rev.*, 17, 285-346.
- Guillaume, J., Cruz-Rique, E., Cuzon, G., Von Wormhoudt, A. y Revol, A. 1990. Growth factors in penaeid shrimp feeding, En: *Advances in Tropical Aquaculture. Actes de Colloques 9*, IFREMER, Plouzane, France. pp. 327-338.
- Guitart, B. y Hondares, A., 1980. Crustaceos, *Revista Cubana de Investigaciones Pesqueras* 5: 1-99.
- Guzmán, C.; Gaxiola, G.; Rosas, C. y Torre-Blanco, A. 2001. The effect of dietary protein and total energy content on the digestive enzyme activities, growth and survival of *Litopenaeus setiferus* (Linnaeus 1767) postlarvae. *Aquaculture Nutrition* 7: 113-122.
- Hall, D.N.F. 1962. *Fishery Publs. Colon. Off.*, No. 17. 229pp.
- Heinen, J. M. 1980. Chemoreception in decapod Crustacea and chemical feeding stimulants as potencial feed additives. *Proceeding of the World Mariculture Society* 11, 319-334.
- Hendrickx, M. 2001. Taxonomía, Biología y Zoogeografía de los peneidos de importancia comercial del Pacífico mexicano, Capítulo 2. Camaronicultura y Medio Ambiente. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, México. 452 pp.
- Hentshel, B.T. y Feller, R.J. 1990. Quantitative immunoassay of the proventricular contents of white shrimp *Penaeus setiferus* Linnaeus: a laboratory study, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 139: 85-99.
- Hewitt, D.R. y Duncan, P. F. 2001. Effect of high water temperature on the survival, moulting and food consumption of *Penaeus (Marsupenaeus) japonicus* (Bate, 1888). *Aquaculture Research* 32: 305-313.
- Heyraud, M. 1979. Food ingestion and digestive transit time in euphausiid *Meganyctiphanes norvegica* as a function of animal size. *Journal of Plankton Research* 1: 301-311.
- Hill, B.J. 1985. Effect of temperature in duration of emergence, speed of movement and catchability of the prawn *Penaeus esculentus*. En: Röthlisberg, P. C., Hill, B.J., Staples, D.J. (Eds.), *Second Australian National Prawn Seminar, NPS2, Cleveland, Australia*, pp. 77-83.
- Hill, B.J. y Wasseberg, T.J. 1987. Feeding behaviour of adult tiger prawns, *Penaeus esculentus*, under laboratory conditions. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 38: 183-190.
- Hill, B.J. y Wasseberg, T.J. 1992. Preferences and amount of food eaten by the prawn *Penaeus esculentus* over the moult cycle. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 43: 727-735.
- Hindley, J. P. R. 1975a. The detection, location and recognition of food by juvenile banana prawns, *Penaeus merguensis* de Man. *Marine Behaviour and Physiology* 3, 193-210.
- Hindley, J. P. R. 1975b. The location of food by *Penaeus merguensis*. First Australian national prawn seminar, Maroochydore, Queensland, 1973. Australian Government Publishing Service, Canberra, Australia. pp. 37-44.
- Holland, K.M. y Borski, R.J. 1993. A palatability bioassay for determining ingestive stimuli in the marine shrimp *Penaeus vannamei*. *Aquaculture* 109: 165-176.

- Holthius, L.B. 1980. FAO Species Catalogue. No. 125, Vol. 1: Shrimps and prawns of the World. An annotated catalogue of species of Interest to Fisheries. Pp 44-46.
- Hopfield, J. J. 1982. Neural networks and physical systems with emergent collective computational abilities. Proceedings of the National Academy of the Sciences 79, 2554-2558.
- Hoyt, M.; Fleeger, J.W.; Siebeling, R. y Feller, R.J. 2000. Serological estimation of prey-protein gut-residence time and quantification of meal size for grass shrimp consuming meiofaunal copepods. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 248: 105-119.
- Hughes, D.A. 1969. Factors controlling the time of emerge of pink shrimp *Penaeus duorarum*. FAO Fisheries Reports 57: 971-981.
- Huner, J.V. y Colvin, L.B. 1979. Observations on the molt cycle of two species of juvenile shrimp, *Penaeus californiensis* and *Penaeus stylirostris* (Decapoda: Crustacea). Proceedings of the National Shellfisheries Association 69: 77-84.
- Joyce, E.A. 1965. The comercial shrimps of the northeast COSAT of Florida. Fl. Board Conserv. Mar. Lab. Prof. Pap. Ser. 6. 224pp.
- Klima, E.F., 1963. Mark-recapture experiments with brown and white shrimp in the northern Gulf of Mexico, Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst. 16: 52-64
- Kurmalay, K., Jones, D.A. y Yule, A.B. 1990. Acceptability and digestion of diets fed to larval stages of *Homarus gammarus* and the role of dietary conditioning behaviour . Marine Biology 106: 181-190.
- Laubier-Bonichon, A., Van Wormhoudt, A., Sellos, D. 1977. Croissance larvaire contrôlé de *Penaeus japonicus* Bate : enzymes digestives et changements de regimes alimentaires. Publs. Cent. Natn. Exploit Océans (CNEXO) Sér. Act. Colloques 4: 131-145.
- Laverack, M.S. 1975. Properties of chemoreceptors in marine Crustacea. Pp 141-146. En: D.A. Denton y J.P. Coghlan, editors. Olfaction and taste. Proceedings of de 5th international symposium. Academic press, New York, New York, USA.
- Laverack, M.S. 1988. The diversity of Chemoreceptors . Pp 287-312. En : J. Atema, R.R. Fay, A.N. Popper, y W.N. Tavolga editors. Sensory biology of aquatic animals. Springer-Verlag, New York, New York, USA.
- Lee, P. G. y Lawrence, A. L. 1985. Effects of diet and size on growth, feed digestibility and digestive enzyme activities on marine shrimp, *Penaeus setiferus* Linnaeus. Journal of the World Mariculture Society 16, 275-287.
- Lee, P. G. y Lawrence, A.L. 1997. Digestibility. En: D'Abramo L. R.; Conklin, D.E. y Akiyama, D.M. (Eds.). Crustacean Nutrition. World Aquaculture Society. EUA. pp. 194-247.
- Lee, P. G. y Meyers, S.P. 1997. Chemoattraction and feeding stimulation. En Crustacean Nutrition. World Aquaculture Society, Louisiana, EUA. pp 292-352.
- Lemos, D., Hernández-Cortés, M.P., Navarrete, A., Garcia-Carreño, F.L. y Phan, V.N. 1999. Ontogenic variation in digestive proteinase activity of larval and postlarval shrimp *Farfantepenaeus paulensis* (Crustacea: Decapada, Penaeidae). Marine Biology 135: 653-662.
- Leung, K.M., Chen, H.L., Chu, K.H., 1990. Effects of starvation on biochemical composition and digestive enzyme activities in the hepatopancreas of the shrimp *Metapenaeus ensis*. In: Hirano, R., Hanyu, I. (Eds.), The Second Asian Fisheries Forum. Asian Fish. Soc., Manila, Philippines, pp. 445- 448.

- Liao, I.C. 1969. Study on the feeding of Karuma prawn, *Penaeus japonicus*. China Fish. Mon. 197: 17-18.
- Lindner, M.J. y Anderson, W.W. 1956. Growth, migration, spawning and size distribution of shrimp *Penaeus setiferus*. Fishery Bull. U.S. Fosh. Wildl. Serv. 56: 555-645.
- Lindner, M.J. y Cook, H.L., 1970. Synopsis of biological data on the white shrimp *Penaeus setiferus* (Linnaeus, 1767), FAO Fisheries Reports 4: 1439-1469.
- Lindstedt, J.J. 1971. Chemical control of feeding behavior. Comparative biochemistry and Physiology 39A: 553-581.
- Lluch, B. D. 1974. La Pesquería de Camarón de Altamar en el Noroeste. Un análisis Biológico/Pesquero. Serie Informativa INP/S 1: 116, 76 pp. Instituto Nacional de Pesca, México.
- Loesh, H. 1965. Distribution and growyfh of penaeid shrimp in Mobile Bay, Alabama. Publs. Inst. Mar. Sci. Univ. Tex. 10: 40-58.
- Lovett, D.L y Felder, D.L. 1989. Ontogeny on gut morphology in the white shrimp *Penaeus setiferus* (Decapoda Penaidae). Journal of Morphology 201: 253-272.
- Lovett, D. L. y Felder, D. L. 1990. Ontogenic Changes in Enzyme distribution and Midgut Function in developmental stages of *Penaeus seiferus* (Crustacea, Decapoda, Penaeidae). Biology Bulletin 178: 160-174.
- Lovett, D.L y Felder, D.L. 1990. Ontogenic change in digestive enzyme activity of larval and postlarval white shrimp *Penaeus setiferus* (Crustacea Decapoda, Penaeidae). Biology Bulletin 178: 144-159.
- Loya-Javellana, G.N., Fielder, D.R. y Thorne, M.J. 1995. Foregut evacuation, return of appetite and gastric fluid secretion in the tropical freshwater crayfish, *Cherax quadricarinatus*. Aquaculture 134: 295-306.
- Machiels, M. A. M., 1987. A dynamic simulation model for growth of African catfish, *Clarias gariepinus* (Burchell 1822). Ph.D. Thesis, Wageningen Agricultural University, Wagenigen.
- Magallón, E.G. 2005. "Selección de microhábitat por juveniles de *Litopenaeus setiferus* y *L. vannamei* en presencia y ausencia de *Callinectes sapidus*". Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. 64 p.
- Marchant, R. y Hynes, H.B.N. 1981. Field estimates of feeding rate for *Gammarus pseudolimneus* (Crustacea: Amphipoda) in the Credit River. Ontario. Freshwater Biology 11: 27-36.
- Marte, C. L. 1980. The food and feeding habit of *Penaeus monodon* Fabricus collected from Makato River, Aklan, Philippines (Decapoda, Natantia). Crustaceana 38, 225-236.
- Martínez, E.; Aguilar, M.; Trejo, L.; Hernández, I.; Díaz-Iglesia, E.; Soto, L. A.; Sánchez, A. y Rosas, C. 1998. Lethal low dissolved oxygen concentrations for postlarvae and early juvenile *Penaeus setiferus* at different salinities and pH. Journal of the World Aquaculture Society 29: 221-229.
- McCoy, E. G. 1968. Migration, growth and mortality of North Carolina pink and brown shrimps, Division of Commercial and Sports Fisheries, North Carolina Department of Conservation and Development. Special Scientific Report 15: 1-26.

- McTigue, T.A., Feller, R.J. 1989. Feeding of juvenile white shrimp *Penaeus setiferus*: periodic or continuous? Marine Ecology Progress series 52: 227-233.
- Menz, A. y Bowers, A.B. 1980. Bionomics of *Penaeus vannamei* Boone and *Penaeus stylirostris* Stimpson in a lagoon of the Mexican Pacific Coast. Estuarine and coastal Marine Science 10: 685-697.
- Menz, A. y Blake, B.F. 1980. Experiments on the growth of *Penaeus vannamei*, Boone. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 48: 99-111.
- Minsalan, C.O. y Chiu, Y.N. 1986. Effects of tea seed cake on selective elimination of finfish in shrimp ponds. En: J.L. Maclean, I.B. Dizon y L.V. Hosillos (Editores), The First Asian Fisheries Forum, Asian Fisheries Society, Manila, Philippines, pp. 79-82.
- Mishra, A. K.;Verdegam, M. y Dam, A. 2000. A dynamic simulation model for growth of Penaeid shrimps. Proceedings of World Aquaculture.
- Muhlía-Almazan, A. y García-Carreño, F.L. 2002. Influence of molting and starvation on the synthesis of proteolytic enzymes in the midgut gland of the white shrimp *Penaeus vannamei*. Comparative Biochemistry and Physiology Part B 133: 383-394.
- Muhlía-Almazan, A. y García-Carreño, F.L. 2003. Digestión Physiology and proteolytic enzymes of Crustacean species of the Mexican Pacific Ocean. En: M.E. Hendrickx (ed). Contributions to the study of East Pacific Crustaceans 2. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. Pp 303.
- Muir, J. F. y Roberts, R. J. Institute of Aquaculture. Blackwell Science. Capitulo 3 . The nutrition of prawns and shrimp in aquaculture- a review of recent research. 132-205.
- Muncy, R.J. 1984. Species profiles: life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (south Atlantic) white shrimp. U.S. Fish. and Wildl. Serv. FWS/OBS-82/11.27. U.S. Army Corps of Engineers. TR EL-82-4. 19pp.
- Murtaugh, P.A. 1984. Variable gut residence time: problems in inferring feeding rate from stomach fullness of a mysid crustacean. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41: 1287-1293.
- Nakamura, K. 1987. Chemoreceptive property in feeding of the prawn *Penaeus japonicus*. Memorias de la Facultad de Pesquerías, Universidad de Kagoshima 36 (1), 201-205.
- Newman, M.W., Lutz, P.L. y Snedaker, S.C. 1982. Temperatura effects on feed ingestion and assimilation efficiency of nutrients by the Malaysian prawn, *Macrobrachium rosenbergii* (de Man). Journal of the World Mariculture Society 13: 95-103.
- Nunes, A.J.P. 1997. Modelo preliminar de alimentação para camarão rosa *Penaeus subtilis* Pérez-Farfante, 1967 (Crustacea, Penaeidae) cultivado sob condições semi-intensivas no Estado do Ceará. Technical Report No. 301682/95-0. Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, Brasília, Distrito Federal, Brazil.
- Nunes, A.J.P. 1998. Interaction of diel water quality variations with the feeding rhythms and growth of the Southern brown shrimp *Penaeus subtilis* in a semi-intensive culture system. Pages 193-211, en Anais do Aquicultura Brasil '98. Recife, Pernambuco, Brazil, 2-6 November 1998. Latin-American Chapter of the World Aquaculture Society, Joao Pessoa, Paraíba, Brazil.
- Nunes, A.J.P; Goddard, S. y Gesteira, T.C.V. 1996. Feeding activity patterns of the Southern brown shrimp *Penaeus subtilis* under semi-intensive culture in NE Brazil. Aquaculture 144: 371-386.

- Nunes, A.J.P.; Gesteira, T.C.V. y Goddard, S. 1997. Food consumption and assimilation by the Southern shrimp *Penaeus subtilis* under semi-intensive culture in NE Brazil. *Aquaculture* 149: 121-136.
- Nunes, A.J.P y Parsons, G.J. 1998. Food handling efficiency and particle size selectivity by the southern brown shrimp *Penaeus subtilis* fed a dry pelleted feed. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 31: 193-213.
- Nunes, A.J.P. y Parsosns, G.J. 1999. Feeding Levels of the Southern Brown Shrimp *Penaeus subtilis* in Response to Food Dispersal. *Journal of the World Aquaculture Society* 30: 331-348.
- Nunes, A. J. P. y Parsons G. J. 2000. Size-related feeding and gastric evacuation measurements for the Southern brown shrimp *Penaeus subtilis*. *Aquaculture* 187, 133-151.
- Pascual, C.; Sánchez, A.; Zenteno, E.; Cuzon, G.; Gaxiola, G.; Brito, R.; Gelabert, R.; Hidalgo, E. y Rosas, C. 2006. Biochemical, physiological, and immunological changes during starvation in juveniles of *Litopenaeus vannamei*. *Aquaculture Press, Corrected Proof, Available on line August 2005*.
- Pearson, W.H., Sugarman, P.C. y Woodruff, D.L. 1979. Thresholds for detection and feeding behavior in the Dungeness crab, *Cancer magister* (Dana). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 39: 65-78.
- Peckarsky, B. L.; Cowman, C. A y Anderson, C. P. 1994. Consequences and plasticity of the specialized predatory behaviour of stream-dwelling stonefly larvae. *Ecology* 75, 166-181.
- Pérez-Farfante, I. 1969. Western Atlantic shrimps of the genus *Penaeus*. *U.S. Fish. Wildl. Serv. Fish. Bull.* 67: 461-591.
- Pittet, A., Ellis, J. y Lee, P.G. 1996. Methology for the identification and measurement of chemical stimulants for penaeis shrimps. *Aquaculture Nutrition* 2: 175-182.
- Price, R.B. y Ache, B.W. 1977. Peripheral modification of chemosensory information in the spiny lobster. *Comparative Biochemistry and Physiology* 57A: 249-253.
- Raheed, M.A. y Bull, C.M. 1992. Behaviour of the Western King Prawn, *Penaeus latisulcatus* Kishinouye: effect of food dispersion and crowding. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 43: 745-752.
- Reymond, H. y Lagardère, J.P. 1990. Feeding rhythms and food of *Penaeus japonicus* bate (Crustacea, Penaeidae) in salt water ponds: role of halophilic entomofauna. *Aquaculture* 81: 125-143.
- Rittschof, D. 1992. Chemosensation in the daily life crabs. *American Zoologist* 32, 305-307.
- Rodríguez de la Cruz Ramírez, M. C. 1987. *Crustáceos decápodos del Golfo de California*. Secretaría de Pesca. 306pp.
- Rosas, C.; Bolongaro-Crevenna, A.; Sánchez, A.; Gaxiola, G.; Soto, L. y Escobar, E. 1995. Role of the digestive gland in the energetic metabolism of *Penaeus setiferus*. *Biology Bulletin* 189: 168-174.
- Rosas, C.; Cuzon, G.; Taboada, G.; Pascual, C.; Gaxiola, G. y Van Womhoudt, A. 2001. Effect of dietary protein and energy levels (P/E) on growth, oxygen consumption, hemolymph and digestive gland carbohydrates, nitrogen excretion and osmotic pressure of *Litopenaeus vannamei* and *L. setiferus* juveniles (Crustacea, Decapoda; Penaeidae). *Aquaculture Research* 32, 1-20.

- Rosas, C.; Martínez, E.; Gaxiola, G.; Brito, R.; Sánchez, A. y Soto, L.A. 1998. Effect of dissolved oxygen on the energy balance and survival of *Penaeus setiferus* juveniles. *Marine Ecology Progress Series* 174: 67-75.
- Rosas, C.; Martínez, E.; Gaxiola, G.; Brito, R.; Sánchez, A. y Soto, L.A. 1999. The effect of dissolved oxygen and salinity on oxygen consumption, ammonia excretion and osmotic pressure of *Penaeus setiferus* (Linnaeus) juveniles. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 234: 41-57.
- Rosenberry, R. 1998. Shrimp News International. En *World Shrimp Farming*, vol 11. San Diego, California. 311 pp.
- Rosenberry, B. 2002. *World shrimp farming 2002*. Shrimp News International. 276 pp.
- Rothlisberg, P.C. 1998. Aspects of penaeid biology and ecology of relevance to aquaculture: a review. *Aquaculture* 164: 49-65.
- Ruiz- Durá, M. 1993. *Recursos Pesqueros de las Costas de México*. Limusa, México. pp 65 y 66.
- Sánchez, A. J. y Soto, L. A. 1986. Camarones de la superfamilia Penaeoidea (Rafinesque, 1815) Distribuidos en la Plataforma Continental del Suroeste del Golfo de México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, México*.
- Sánchez-Paz, A., García-Carreño, F., Muhlia-Almazan, A., Hernández-Saavedra, N.Y. y Yepiz-Plascencia, G. 2003. Differential expression of trypsin mRNA in the white shrimp (*Penaeus vannamei*) midgut gland under starvation conditions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 292: 1-17.
- Sandberg, E.; Tallqvist, M. y Bonsdorff, E. 1996. The effects of reduced oxygen content on predation and siphon cropping by the brown shrimp, *Crangon crangon*. *Marine Ecology* 17: 411-423.
- Sandifer, P. A; Hopkins, J. S.; Stokes, A. D. y Browdy, C. L. 1993. Preliminary comparisons of the native *Penaeus setiferus* and Pacific *P. vannamei* white shrimp for pond culture in South Carolina, USA. *Journal of the World Aquaculture Society* 24: 295-303.
- Sarac, Z.; Thaggard, H.; Saunders, J.; Gravel, M.; Neill, A. y Cowan, R.T. 1993. Observations on the chemical composition of some commercial prawn feeds and associated growth responses in *Penaeus monodon*. *Aquaculture* 115: 97-110.
- Sastrakusumah, S. 1971. A study of the food of juvenile migrating pink shrimp, *Penaeus duorarum* Burkenroad. *University of Miami Sea Grant Technical Bulletin* 9: 1-36.
- Schmitt, B.C. y Ache, B.W. 1979. Olfaction: responses of a decapod crustacean are enhanced by flicking. *Science* 205: 204-206.
- Schult-Ruiz, L.E y Chávez, E.A. Contribución al conocimiento de la Biología pesquera del camarón blanco (*Penaeus setiferus* (L.)) del Golfo de Campeche, México. *Memorias del Simposio sobre Biología y Dinámica Poblacional de camarones*. 57-98. 1976. México, Instituto Nacional de Pesca. 8-8-1976.
- Scura, E.D. 1995. Dry season production problems on shrimp farms in Central America and the Caribbean basin. In: C.L. Browdy and J.S. Hopkins (editors), *Swimming Through Troubled Water*. Proceedings of the Special Session on Shrimp farming. *Aquaculture* 1995, Baton Rouge, L.A., World Aquaculture Society, pp. 200-213.
- Sedgwick, R.W. 1979a. Effect of Ration Size and Feeding Frequency on the Growth and Food conversion of juvenile *Penaeus merguensis* de Man. *Aquaculture* 16: 279-298.

- Sedgwick, R.W. 1979b. Influence of protein and energy on growth, food consumption and food conversion efficiency in *Penaeus marginis* de Man. *Aquaculture* 16: 7-30.
- Sheridan, P.F.; Browder, J.A. y Powers, J.E. 1984. Ecological interactions between penaeid shrimp and bottomfish assemblages, En: Gulland, J.A. y Rothschild, B.J. *Penaeid Shrimps-Their Biology and Management* Fishing News. Books Ltd England. 235-254.
- Sick, L.V. y Baptist, G.J. 1973. Effect of selected physical and nutritional factors on rates of pelleted diet ingestion by postlarval penaeid shrimp. *Journal of Elisha Mitchell Science Society* 89: 161-165.
- Sick, L.V.; White, D.B y Baptist, G.J. 1973. The effect of duration of feeding, amount of food, light intensity and animal size on rate ingestion of pelleted food by juvenile penaeid shrimp. *Progressive Fish Culture* 35: 22-26.
- Silva-Santos, M. H.; Troca da Cunha y Bianchini, A. 2000. Effects of copper and zinc on growth, feeding and oxygen consumption of *Farfantepenaeus paulensis* postlarvae (Decapoda: Penaeidae). *Journal of Experimental Marine Biology* 247, 233-242.
- Soto, L. R. 1969. Mecanismo Hidrológico del Sistema de Lagunas Litorales Huizache Caimanero y su Influencia sobre la Producción Camaronera. Universidad Autónoma de Baja California, México, 75pp.
- Spanopoulos-Hernández, M.; Martínez-Palacios, C.; Vanegas-Pérez, C.; Rosas, C. y Ross, L.G. 2006. The combined effects of salinity and temperature on the oxygen consumption of juvenile shrimps *Litopenaeus stylirostris* (Stimpson 1874). *Aquaculture* 244: 341-348.
- Taechanuruk, S. y Stickney, R. R. 1982. Effects of feeding rate and feeding frequency on protein digestibility in the freshwater shrimp (*Macrobrachium rosenbergii*). *Journal of the World Mariculture Society* 13, 63-72.
- Tsai, I.H., Chuang, K.L., Chuang, J.L., 1986. Chymotrypsins in digestive tracts of crustaceans decapods (shrimps). *Comparative Biochemical Physiology* 85: 235-240.
- Van Dam, A.A., Penning de Vries, F.W.T., 1995. Parameterization and calibration of a model to simulate effects of feeding level and feed composition on growth of *Oreochromis niloticus* (L.) and *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum). *Aquaculture Research* 26: 415-425.
- Van Wormhoudt, A. y Ceccaldi, H.J. 1974. Quelques données nouvelles concernant l'influence de la lumière sur la biologie de *Palaemon serratus*. *Actes des Colloques du Centre national pour l'Exploitation des Océans* 1 : 101-109.
- Van Wormhoudt, A. y Malacoste, R. 1976. Influence d'éclaircements brefs à différentes longueurs d'onde sur les variations circadiennes des activités enzymatiques digestives chez *Palaemon serratus* (Crustacea, Nantia). *Journal of International Cycle Research* 7 : 101-112.
- Viosca, P., 1920. Louisiana greatest in the production of shrimp, *Penaeus setiferus*., *Bienn. Rep. La Dep. Conserv.* 4: 106-130.
- Voight, R. y Atema, J. 1992. Tuning of chemoreceptor cells of the second antenna of the American Lobster (*Homarus americanus*) with a comparison of four of its chemoreceptor organs. *Journal of Comparative Physiology* 171, 673-683.
- Wakida-Kusonoki, A. Instituto nacional de Pesca, CRIP-Ciudad del Carmen, México, 1998.
- Wallace, J.C. 1973. Feeding, starvation and metabolic rate in the shore crab (*Carcinus maenas*). *Marine Biology* 20: 277-281.

- Wasseberg, T.J., Hill, B.J. 1984. Moulting behaviour of the tiger prawn *Penaeus esculentus* (Haswell). Australian Journal of Marine and Freshwater Research 35: 561-571.
- Wasseberg, T.J. y Hill, B.J. 1987. Natural diet of the tiger prawn *Penaeus esculentus* and *Penaeus semisulcatus*. Australian Journal of Marine and Freshwater Research 38: 169-182.
- Weymouth, F.W., Lindner, M.J., Anderson, W.W., 1933. Preliminary report on the life history of the common shrimp *Penaeus setiferus* (Linn.), Bull. Bur. Fish. Wash. 48: 1-26.
- Whitaker, J.D. 1983. Effects of severe winters on white shrimp stocks in the Atlantic ocean of the sotherneast United States. Presented at Natl. Shellfish Assoc. Hiltonhead. S.C. 6 pp.
- Williams, A.B. 1955a. A contribution to the life histories of commercial shrimps (penaeidae) in North Carolina. Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb. 5: 117-146.
- Williams, A.B., 1955b. A survey of North Carolina shrimp nursery grounds, J. Elisha Mitchell Scient. Soc. 71: 200-207.
- Williams, A.B. 1965. Marine decapod crustaceans of the Carolinas. Fish. Bull. 65 (1): 298pp.
- Williams, A.B. 1984. Shrimps, lobsters, and crabs of the Atlantic Coast of the Eastern United States, Maine to Florida. Smithsonian Institution Press, Washington , D.C. 550pp.
- Wong, C.K., Chu, K.H., Tang, K.W., Tam, T.W. y Wong, L.J. 1993. Effects of Chromium, Copper and Nickel on Survival and Feeding Behaviour of *Metapenaeus ensis* Larvae y Postlarvae (Decapoda: Penaeidae). Marine Enviromental Research 36: 63-78.
- Wyban, J.A. y Sweeney, J.N. 1991. Intensive shrimp production technology. High Health Aquaculture Inc. Hawaii. 158pp.
- Wyban, J., Walsh, W.A. y Godin, D.M. 1995. Temperature effects on growth, feeding rate and feed conversion of the Pacific white shrimp (*Penaeus vannamei*). Aquaculture 138: 267-279.
- Young, J.H. 1959. Morphology of the white shrimp *Penaeus setiferus* (Linnaeus 1758). Fish. Bull. U.S. 59: 1-168.
- Zimmer-Faust, R.K. 1991. Chemical signal-to-noise detection by spiny lobsters. Biological Bulletin 181: 419-426.
- Zimmer-Faust, R.K., Cook, D.P. y Case, J.F. 1979. Chemosensory induced bradycardia in the kelp crab, *Pugettia producta* (Randall). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 38: 135-150.
- Zimmer-Faust, R.K., Tyre, J.E., Michel, W.C. y Case, J.F. 1984. Chemical mediation of appetitive feeding in a marine decapod crustacean: the importance of suppression and synergism. Biology Bulletin 167: 339-353.