

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

FACULTAD DE CIENCIAS

**ESTUDIOS ECOFISIOLÓGICOS SOBRE EL CAMARÓN
CAFÉ *Penaeus aztecus* (Ives) DE LA LAGUNA DE
TAMIAHUA, VERACRUZ.**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE DOCTOR
EN CIENCIAS (BIOLOGIA).**

P R E S E N T A

M. en C. JOSÉ ROMÁN LATOURNERIÉ CERVERA.

DIRECTOR DE TESIS: Dr. SAMUEL GÓMEZ AGUIRRE[†]

**MÉXICO, D. F.
2007.**

Agosto de



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS Y DEDICATORIAS.

Mucha de la inspiración y reciedumbre que me permitió concluir este proyecto emanó de mi querido maestro el Dr. Samuel Gómez Aguirre[†], director de la tesis y al cual agradezco sus consejos, amistad y gran generosidad que siempre perdurarán en mi memoria.

Al Dr. Fernando Alvarez Noguera que amablemente aceptó sustituir al Dr. Gómez en el jurado después de su fallecimiento, por sus comentarios.

Al Dr. José Luis Arredondo Figueroa, estimado colega, gran amigo y destacado especialista en el área acuícola, por sus excelentes opiniones y desinteresado apoyo.

Al Dr. Luis Arturo Soto González, por sus atinados y doctos comentarios, por su estímulo a los hallazgos de la presente investigación.

Al Dr. Ignacio Méndez Ramírez, maestro de muchas generaciones de estudiantes en el campo de la estadística en el cual me incluyo, investigador que nos ha inspirado con sus conocimientos y nos ha abierto sendas hacia el porque de los fenómenos de la naturaleza.

A mi amigo de toda la carrera, colega y gran ser humano, el Dr. René Cárdenas Vázquez, por sus opiniones sobre el manuscrito.

A mi queridísima maestra, Dra. María Antonieta Aladro Lubel, la cual siempre ha tenido palabras de estímulo y apoyo para mi labor.

A la Dra. María Luisa Fanjul Peña, por sus conceptos vertidos sobre esta investigación.

A mis estudiantes, colegas y amigos, Biólogos Ignacio Daniel González Mora y Sergio Cisneros Terrones, quienes fueron pilares fundamentales de los hallazgos de este trabajo, donde quiera que se encuentren.

Al Sr. Tino Torres y familia por los apoyos durante los muestreos, su cordialidad y amistad.

A mis queridos abuelos que aunque no están, perduran en mi memoria.

A mis padres, Sr. José del Carmen Latournerié Abreu[†] y mi madre Sra. Virginia Cervera Valencia, por su cariño, su apoyo y enseñanzas que me han conducido por la vida.

A mis hermanos Rosa Elena y Roger Emilio con cariño.

A mis hijos, César Román y Ricardo, que me enorgullecen a cada momento por sus logros, por ser hombres de bien y con un futuro incomparable, los amo.

A mi esposa, compañera, amiga, amante y el ser más excepcional de mi existencia, por su espíritu indómito que se abre caminos, por su apoyo sin igual y estímulo permanente, “mi chiquita”, te amo hoy y por siempre, gracias por compartir tú existencia con “el gruñón”.

ESTUDIOS ECOFISIOLÓGICOS SOBRE EL CAMARÓN CAFÉ *Penaeus aztecus (Ives) DE LA LAGUNA DE TAMIAHUA, VERACRUZ.**

INDICE.

1. Índice.
2. Prefacio.
3. Agradecimientos y Dedicatorias.
4. Índice de Tablas.
5. Índice de Figuras.
6. Resumen. Abstract.
7. Introducción General.
8. Área de estudio.
9. Metodología General.
10. Límite letal superior, tolerancia y resistencia térmica a alta temperatura.
 - 10.1 Introducción.
 - 10.2 Materiales y Métodos.
 - 10.3 Resultados.
 - 10.4 Discusión.
11. Regulación del medio interno y supervivencia: Interacción de factores.
 - 11.1 Introducción.
 - 11.2 Materiales y Métodos.
 - 11.3 Resultados.
 - 11.4 Discusión.
12. Balance de energía y eficiencias bioenergéticas.
 - 12.1 Introducción.
 - 12.2 Materiales y Métodos.
 - 12.3 Resultados.
 - 12.4 Discusión.
13. Temperatura y Razas Fisiológicas en el camarón café.
14. Conclusiones y Recomendaciones.
15. Literatura citada.
16. Anexos.

**Penaeus aztecus* (también llamado *Farfantepenaeus aztecus*): Pérez-Farfante y Kensley (1997), pero que ha sido rediscutido por Flegel (2007), argumentando que la comunidad científica aún no se ha puesto de acuerdo en aceptar esta revisión y “que la información genética generada en los últimos años sobre camarones peneidos, señala que no hay razones obligatorias para aceptarla”; los editores del Journal of Aquaculture vol. 246(1-4):2 (2007), también avalan este punto de vista.

RESUMEN.

El camarón café *P. aztecus*, es la principal especie que sostiene la pesquería de camarón en el Golfo de México y fue seleccionada para realizar un análisis ecofisiológico, con la finalidad de dilucidar el papel que desempeñan los factores controladores, enmascaradores y letales del hábitat de la especie, sobre las respuestas compensatorias de resistencia y capacidad; y contrastar éstas, con el desempeño de otras poblaciones de camarón café a través de su amplio rango de distribución geográfica, con el propósito de establecer posibles tendencias microevolutivas y generar el conocimiento básico para optimizar el manejo de la especie en condiciones naturales y sentar las bases para la adecuación de la tecnología de su cultivo.

El estudio ecofisiológico tomó en cuenta la siguiente estrategia metodológica:

A. Análisis de la Tolerancia y resistencia térmica.- Los objetivos de esta fase de la investigación se centraron en: 1) medir el efecto de las altas temperaturas sobre la sobrevivencia y tiempo de resistencia en juveniles de camarón café, 2) comparar las posibles diferencias en tolerancia y resistencia en especímenes de las épocas cálida y fría, 3) determinar si existen diferencias estacionales en las temperaturas letales medias (TL_{50}) en camarones de épocas climáticas diferentes. **B. Efecto de los cambios abruptos de salinidad y temperatura sobre la regulación del medio interno y la sobrevivencia.** En esta etapa se planteó medir la influencia que tienen los cambios abruptos de estos factores, en la sobrevivencia y los niveles del medio interno (solutos totales y los iones Na y K), delimitar los tiempos para realizar estos ajustes y evaluar las diferencias que pudieran existir en camarones de la especie de distintas épocas del año. **C. El análisis del flujo de energía y eficiencias bioenergéticas.** El propósito se centró en determinar el balance energético en camarones juveniles en relación a las épocas climáticas contrastantes del ciclo anual en la laguna de Tamiahua, Veracruz, empleando como modelo la ecuación general del flujo de energía. ($C = P + R + F + U$).

Los resultados obtenidos indicaron: que existen patrones de respuesta distintos a la temperatura en camarones de ambas épocas, que el análisis del comportamiento osmótico es relevante para definir las condiciones de isosmoticidad de las especies y delimitar rangos del hábitat natural propicios para encierros en áreas lagunares para camarones de ésta especie, que permitan el óptimo funcionamiento y crecimiento de los organismos. Se encontró un patrón de compensación estacional en la tasa metabólica de los camarones de ambas épocas, lo que denota estrategias energéticas diferentes de acuerdo a la estacionalidad. El análisis integrado de la información señala que la población de camarón café de Tamiahua, Ver. se comporta de manera distinta de otras poblaciones de la misma especie en la zona norte del Golfo de México y la costa este del Atlántico, por lo que existen evidencias de “clines” fisiológicos en las poblaciones de esta especie a través del amplio rango latitudinal de su área de distribución geográfica. Los resultados se discuten en cuanto a su relevancia para la pesquería de camarón en esta área del Golfo de México para nuestro país y sus implicaciones en las prácticas de cultivo de la especie.

ABSTRACT.

The brown shrimp *P. aztecus* is the most valuable shrimp species in the Gulf of México. By that, an ecophysiological approach was used to know the role that masking, lethal and controlling factors have on performance responses of resistance and capacity. Comparisons were made with other brown shrimp populations, through the geographic range of this species with the purpose of define if adaptational patterns of microevolution among clines have evolved. The ecophysiological assessment involved: **A.** Analysis of tolerance and resistance to high temperature.- Measurement of TL₅₀ in shrimps of winter and summer seasons and tolerance time to 38° and 38.5°C in shrimps of both seasons respectively. **B.** Influence of sudden changes of salinity - temperature combinations on survival, osmotic and ionic concentrations (Na and K) ions of the hemolymph, in shrimps of the cold and warm seasons. **C.** Measurement of energy fluxes and bioenergetic efficiencies in juvenile shrimps, using general energy flux equation ($C = P + R + F + U$).

Results indicated that temperature responses are different between cold and hot specimens, higher resistance and tolerance to high temperature were found in warm acclimated shrimps. Isosmotic point is near 25 ups at 20°C in summer shrimps. Optimal survival was obtained at 14 – 34 ups. Combinations of high salinity – high temperature at both seasons and low salinity – low temperature in winter season, all of them in combination with substrate were detrimental to brown shrimp. Metabolic rate was higher in cold acclimated shrimps. Temperature insensitivity, measured as metabolic coefficient (Q_{10}) was obtained in summer specimens, involving different energetic strategies in shrimps of different seasons. Energy efficiencies were higher in summer shrimp specimens.

The brown shrimp of this locality (Tamiahua, Ver., lagoon), shows physiological responses that are different of other *P. aztecus* populations, through the Gulf of Mexico and east Atlantic coast. So we think physiological clines have evolved in these shrimp populations. Results obtained have discussed in connection with the management of the shrimp fishery in this Gulf area and with aquacultural practices for this species.

INTRODUCCIÓN.

EL CONTEXTO MUNDIAL.

La producción de alimentos a nivel mundial, es una de las principales preocupaciones de los gobiernos de los diversos países, debido a las crecientes demandas de la población humana. Las pesquerías contribuyen en este rubro con 95.0 millones de toneladas (FAO, 2006), con un valor de 84,900 millones de dólares. China, Perú y los EUA, son los países con mayor producción. Las capturas mundiales han sido relativamente estables en la última década, con la excepción de la captura de anchoveta Peruana, una especie que es muy sensible a condiciones oceanográficas determinadas por la corriente del Niño.

Las evidencias que se tienen en la actualidad señalan que se ha alcanzado el máximo nivel de explotación de las pesquerías naturales a nivel mundial; esto refuerza la llamada de atención para un uso y un manejo racional de las pesquerías, rehabilitar los stocks afectados y prevenir la declinación de aquellos que son explotados o están cerca de su máximo nivel de explotación. En el caso de las pesquerías de aguas interiores, existe sobrepesca debido a la sobreexplotación de organismos de tallas mayores, conduciendo a afectaciones de los stocks reproductivos. (FAO, 2006).

La Acuicultura continúa creciendo más rápidamente que todos los otros sectores de la producción de alimentos animales, con una tasa de crecimiento anual mundial de 8.8% desde 1970, comparado con sólo 1.2% para pesquerías de captura y 2.8% para sistemas de producción de carne en granjas terrestres.

En razón de lo anterior, la Acuicultura surge como una alternativa ecológicamente viable para incrementar la producción de proteína para consumo humano, dado que de manera sostenida ha aportado un incremento constante en la producción global de peces, crustáceos y moluscos, incrementándose de 3.9% de la producción total por peso en 1970 a 29.9% en 2002. El camarón sigue siendo el grupo más importante en términos de valor, alcanzando el 16.5% del valor total de los productos pesqueros a nivel internacional en 2004 (11,800 millones de dólares).

El aumento sustancial en la producción de camarón ha coincidido con la fuerte expansión de su producción en granjas, la cual ha crecido rápidamente desde 1997, con un incremento de 165% durante el período 1997 – 2004 (crecimiento anual de 15%). En 2004 más del 41% de la producción total de camarón (2.5 millones de toneladas), tuvo su origen en granja. El valor de la unidad de exportación de camarón se incrementó en los noventa, alcanzando 6.9 dólares /kg en 1995. A partir de aquí ha declinado, probablemente como resultado de fuerte elevación en su producción, alcanzando en 2004, 4.1 dólares/kg (FAO, 2006).

La panorámica de desarrollo acuícola en nuestro país se ha desarrollado básicamente en el manejo de especies introducidas cuya tecnología del cultivo es ya conocida, lo que ha originado que las especies nativas sean relegadas a un segundo plano y las investigaciones tendientes a generar los principios básicos de su cultivo sea escaso o muy incipiente (Latournerié, 1997). Es así que a pesar del potencial de las especies nativas que deberían estudiarse para ser explotadas comercialmente, éstas no lo sean. En este tenor cabe enfatizar la riqueza de especies de crustáceos de importancia económica, en los litorales de nuestro país.

EL GOLFO DE MÉXICO.

El Golfo de México, sub-región 2, es una de las 66 sub-regiones del Programa de Ambientes de las Naciones Unidas, éste es un ecosistema compartido con un sistema de drenaje de aguas dulces de $5.18 \times 10^6 \text{ km}^2$, es un cuerpo de agua de 1507639 km^2 , profundidad promedio de 1615 m y un volumen de $2.43 \times 10^6 \text{ km}^3$. El Golfo es el cuerpo de agua internacional protegida más grande en el Océano Atlántico. Debido a la importancia social, política, económica y

científica de ésta región y a la explotación de sus recursos, la protección y conservación de las aguas internacionales y hábitats costeros críticos, debería ser una prioridad internacional, dado que la integridad ecológica del Golfo está en peligro y su desarrollo sustentable es incierto (Yañez – Arancibia y Day, 2004).

En los pasados treinta años, la intervención humana ha producido cambios sin precedentes en este ecosistema. Los recursos naturales de ésta área son importantes para la economía de los estados costeros de EUA y México. De importancia particular para estos centros poblacionales son los recursos de las pesquerías, actividades recreativas, producción de hidrocarburos, cambios en el uso de la tierra y la gran diversidad de peces, aves y especies de mamíferos. Entre los problemas del área pueden citarse la creciente incidencia y peligrosidad de los florecimientos algales, áreas con hipoxia y contaminantes, pérdidas de humedales y pérdidas de la productividad y rendimientos de las pesquerías, debido a su sobreexplotación.

A nivel macro-escala existen tres grandes regiones: La zona templada – cálida del Golfo, la zona tropical y la costa del mar Caribe. En la zona templada – cálida pueden encontrarse 6 sub – regiones ambientales. En el golfo tropical de México existen 13 sub-regiones ambientales, en las costas mexicanas se ubican: la región nerítica veracruzana, nerítica tabasqueña, nerítica interna de Campeche y Yucatán, nerítica externa de Campeche y Yucatán entre otras.

Cada área puede ser visualizada como un sistema discreto que resulta de la interacción de factores geológicos, geomorfológicos, oceanográficos, climáticos, drenaje de agua dulce, factores físico-químicos, vegetación costera, vida salvaje, interacciones estuario – plataforma y factores humanos, los cuales interactúan para moldear dentro de cada localidad un fuerte componente biogeográfico.

El norte del Golfo de México, está caracterizado fisiográficamente por una amplia plataforma continental, que se extiende más de 250 km de la línea de costa, una abrupta pendiente continental y un gran plano central abisal. La región entera está sujeta a un régimen de mareas semi-diurnas de baja amplitud, generalmente entre 30-50 cm. Las aguas están marcadas por varias corrientes persistentes que incluyen la corriente del Lazo, la contracorriente costera y la corriente de la Florida, esta región es también el origen de la corriente el Golfo.

Climatológicamente la región es semi-tropical a tropical y en consecuencia las comunidades costeras van desde dulceacuícolas y marismas a pastos marinos y sistemas de manglar en la plataforma nerítica. Un rasgo climatológico importante es la ocurrencia de huracanes, que ocasionan perturbaciones a los sistemas físicos, biológicos y humanos de la región.

El Golfo de México tropical, incluye la porción tropical sur, una cuenca marina semi-encerrada con corrientes tropicales y alta carga de nutrientes. En esta región se incluyen las aguas de los estados de Veracruz, Tabasco, Campeche y Yucatán, también el suroeste de la Florida.

La estructura funcional de los ecosistemas lagunares-estuarinos a lo largo del gradiente latitudinal desde el delta del río Bravo hasta la costa Caribe de México, sugiere tres regiones: a) Una región distintiva desde la laguna Madre de Texas-Tamaulipas hasta la laguna de Tamiahua, Veracruz, pudiendo prolongarse hasta el centro-norte del estado de Veracruz, b) otra región desde la laguna de Alvarado y delta del Papaloapan en Veracruz hasta la laguna de Términos y los pantanos de Centla delta Usumacinta-Grijalva en Tabasco y Campeche y c) la costa norte y oriental de la península de Yucatán. Los niveles de productividad primaria acuática, presupuesto climático de agua, gradientes físico químicos y estructura trófica, se correlacionan con estas regiones (Yañez – Arancibia y Day, 2004).

ASPECTOS FISICOS.

Las aguas entran al Golfo de México a través del canal de Yucatán y salen por los canales de la Florida. El aporte de agua dulce es significativo, incluyendo 2/3 partes de los EUA y el 62% de México. Un rasgo prominente es la corriente del Lazo, la cual entra a través del canal de Yucatán y sale por los estrechos de la Florida para constituirse como la corriente de la Florida y posteriormente la corriente del Golfo. En la corriente del Lazo se ubican grandes anillos inestables de agua, los cuales desplazan grandes cantidades de calor, sal y agua a través de todo el Golfo.

Esta corriente desempeña un papel importante en el balance costero de nutrientes, al menos en las zonas este y norte del Golfo. La productividad en el área, va de condiciones eutróficas en localidades costeras a oligotróficas en el océano profundo. Estacionalmente se presentan frentes meteorológicos que tienen un impacto significativo sobre las tasas de producción primaria, se presentan afloramientos de nutrientes en el banco de Campeche, plataforma norte del Golfo y en la costa de Florida, las pesquerías demersales más importantes se ubican en la zona sur del Golfo.

El Golfo de México muestra indicios de stress en sus ecosistemas, sobretodo en bahías, estuarios y regiones costeras, que pueden estar relacionadas directamente con agentes químicos tóxicos, reestructuración física de la costa, captura local de especies y carga de nutrientes de los ríos. El stress y sus efectos incluyen: alteración de la línea de costa, descarga de contaminantes, desarrollo de actividades petroleras, prevalencia de enfermedades, especies exóticas y carga de nutrientes.

Las pesquerías del Golfo de México han alcanzado su límite de explotación, las especies de importancia social y económica en la zona mexicana, incluyen al camarón café (*P. aztecus*), camarón blanco (*Litopenaeus setiferus* = *Penaeus setiferus*) camarón rosado *Farfantepenaeus duorarum* = *Penaeus duorarum*), pulpo maya (*Octopus maya*) endémico a las aguas costeras continentales de Yucatán, las especies de peces (*Epinephelus morio* y *Centropomus spp*), así como las almejas de agua salobre (*Rangia cuneata* y *Polymesoda carolineana*).

LA PESQUERIA DE CAMARÓN.

Los camarones en general tienen un ciclo biológico que se caracteriza por presentar dos etapas: una marina donde se lleva a cabo la maduración y reproducción en altamar; así como el desarrollo de las etapas larvales hasta postlarvas y una segunda donde las postlarvas, penetran a las lagunas y/o se acercan a la zona costera para su crecimiento y etapa juvenil, para iniciar su proceso de migración de la laguna hacia el mar. Estos procesos de migración tienen como consecuencia el aumento de la abundancia en la zona marina.

La explotación de los camarones peneidos es una de las actividades pesqueras más importantes en México, debido a que representa una importante fuente de empleos para los mexicanos e ingreso de divisas. De la producción pesquera total del país en 2003, equivalente a 1,564,966 toneladas, la producción de camarón por pesquería y sistemas controlados fue de 123,905 toneladas, representando \$ 5,280,928,000 pesos, el equivalente al 37.9% del costo total de la producción pesquera nacional. (Anuario Estadístico de Pesca, 2003).

La pesquería de camarón en el Golfo de México, es realizada sobre varias especies. Entre ellas las de importancia comercial son: el camarón café (*P. aztecus*), camarón rosado (*P. duorarum*), camarón blanco (*P. setiferus*) y el camarón rosado moteado (*P. brasiliensis*). Existen otras especies de menor importancia debido a su tamaño pequeño o volumen de captura a menor escala como: el camarón de roca (*Sicyonia brevirostris*) y el (*Xiphopenaeus kroyeri*). Las tres primeras especies están distribuidas a lo largo del Golfo de México. No obstante, son encontradas en concentraciones diferentes relacionadas a sus preferencias de hábitat.

El camarón café *P.aztecus*, se distribuye desde Massachussets, EUA hasta Yucatán, México. Esta especie ha sido encontrada en su límite de distribución más al norte, en la localidad de Martha's Vineyard, 43° N, en la costa este del Atlántico de los EUA. En el Golfo de México predomina desde la desembocadura del río Mississippi hasta la laguna de Términos. Esta especie es oceánica, con un mayor grado de dependencia de las lagunas litorales que *P.duorarum*, pues en ellas se desarrolla una buena porción de sus crías.

Se le encuentra especialmente en fondos lodosos-arenosos, hasta profundidades de 25 a 30 brazas, a distancias de la costa generalmente menores que el camarón rosado (Fuentes, *et.al*, 1976; Atlas Camaronero del Golfo de México, 1976). El camarón café es una especie que domina, por su abundancia, los sistemas estuarinos de la parte norte del Golfo de México; se le puede encontrar durante todo el año en lagunas costeras como la de Tamiahua, Ver. (Cárdenas-Flores, 1989).

Basado sobre esta distribución, existen dos áreas de pesca principales en las aguas mexicanas: Tamaulipas – Veracruz y el Banco de Campeche. El camarón café predomina en la zona norte del Golfo, en tanto que el camarón rosado es la principal especie en el Banco de Campeche. El camarón blanco ocupa un lugar secundario en ambas áreas de pesca.

Históricamente los desembarcos de camarón en esta área, han representado alrededor de un tercio del total de producción de camarón en México, el cual promedia 70,000 toneladas métricas/año. Durante su desarrollo, la pesquería ha experimentado diferentes estados con distintos actores participando en su explotación.

La pesquería de camarón es crucial para México y requiere atención especial para recobrar su productividad y alcanzar sustentabilidad en su uso. Ajustes en la regulación y el cumplimiento forzoso de las medidas dictadas basadas en las características de la pesquería son instrumentos fundamentales para este propósito.

Historia de la Pesquería.

Las estimaciones de rendimiento en las capturas de camarón efectuados antes de 1984, sugirieron un rendimiento máximo sostenible de 10,000 toneladas para el área de pesca de Tamaulipas-Veracruz, 30,000 toneladas para el banco de Campeche y 2,000 toneladas para el Caribe Mexicano (Arreguín-Sánchez y Chávez, 1985).

El desarrollo de la pesquería para las tres especies de mayor importancia en el Golfo de México, ha presentado características distintas, que han resultado en diferentes niveles de explotación. Factores ecológicos y relacionados con actividades humanas, como el caso de la explotación del petróleo y actividades que afectan las áreas de crianza, han afectado el desarrollo de la pesquería.

Camarón café.

El camarón café *P. aztecus* es la especie más importante en las aguas mexicanas del norte del Golfo de México. Aquí representa alrededor del 90% de la captura de camarón. Las otras especies, rosado y blanco son encontradas representando el 10% restante. La pesquería de camarón en esta zona se encuentra en mejores condiciones que las otras pesquerías en la región (Gracia y Vázquez-Bader, 1999).

La explotación en esta área inició en la década de los cincuentas, hacia 1960 mostró un rápido desarrollo y alcanzó su máxima explotación en los setentas. Desde estas fechas el rendimiento ha exhibido un incremento algo cíclico. Durante su historia de explotación la pesquería, ha soportado una pesquería costera y otra lagunar. La pesquería artesanal está bien desarrollada y contribuye con casi la mitad del total de las capturas. En la última década la captura total ha fluctuado alrededor de 10,000 toneladas/año.

Debido a su productividad y estado de salud, la pesquería de camarón café es la que realmente soporta a toda la flota de camarón en el Golfo de México. Sin embargo, también podría presentar algunos problemas relacionados con la presión de pesca en ambas áreas de explotación. La pesquería artesanal se efectúa principalmente sobre las costas de Tamaulipas y Veracruz, sobre todo en las lagunas Madre y Tamiahua y su objetivo son los camarones juveniles de 2-3 meses de edad.

El principal reclutamiento hacia el mar se realiza durante mayo y junio, cuando se registra alrededor del 50% del número anual de reclutas, con edad de tres o cuatro meses. Las principales épocas de reproducción, con proporción elevada de hembras maduras, son en octubre-noviembre y febrero-marzo.

En Tamaulipas durante 2004 se capturaron 11,001 toneladas de camarón entero, la captura total decreció en un 11% con respecto a 2003. En 2004 se capturaron 5,994 toneladas en altamar y 5,007 toneladas en lagunas, se registraron decrementos de 9% y 13% en altamar y laguna respectivamente de 2003 a 2004. La captura total de camarón café registrada en 2004 fue de 9,192 t de las cuales 4,792 t se capturaron en altamar y 4,400 t en laguna, comparado con 2003. Así, se observó un decremento del 11.5% y 18% respectivamente. Por especie el camarón café decreció en un 9% de 2003 a 2004. (Kusunoki, *et al.* 2005).

En Veracruz las capturas alcanzaron las 1,499 toneladas, de las cuales el 60% pertenecieron al camarón de laguna y 40% a camarón de altamar. La zona norte del estado es la que aportó el 94% de las capturas de laguna con 723 toneladas siendo las principales lagunas productoras Tamiahua y Pueblo Viejo. El camarón café se mantiene como la especie predominante (más del 80%) y soporte, tanto de la producción en lagunas costeras como en altamar. Después de una recuperación en la producción que coincide con la aplicación de períodos de veda, a partir de 1997 las capturas presentan una tendencia de estabilización que se ha mantenido en los años siguientes.

ECOFISIOLOGÍA, CONCEPTOS Y SUS ALCANCES.

Ecofisiología, es la rama de la Fisiología que trata de los procesos fisiológicos de los organismos en relación a su ambiente. La Ecofisiología involucra tanto el estudio descriptivo de las respuestas de los organismos a las condiciones ambientales, como el análisis causal de los mecanismos fisiológicos y su correlación con la ecología del organismo en cada nivel de organización (Feder, *et al.*, 2000).

El enfoque ecofisiológico debe tomar en cuenta el polimorfismo en las respuestas individuales, las cuales son en gran medida responsables de la capacidad adaptativa de cualquier población. En este aspecto, los estudios ecofisiológicos brindan información que es fundamental para una comprensión de los mecanismos involucrados en esas estrategias adaptativas, (Garland y Carter, 1994).

Los estudios de comportamiento, poblacionales y evolutivos, con pocas excepciones, no toman en cuenta las fronteras fisiológicas dentro de las cuales opera el organismo. Es en conjunto con estas disciplinas que la Ecofisiología integra las respuestas de comportamiento y fisiológicas y encuentra su razón de ser. Debido a las innumerables interacciones entre los organismos vivos y su ambiente, los esfuerzos de los ecofisiólogos deben ser combinados con aquellos de todos los biólogos que estudian animales, poblaciones y ecosistemas. Esta Biología integrativa interactúa con el enfoque integrador de aquellos que estudian los genes y genomas, dando origen a la “ecología molecular” y finalmente revelando las respuestas funcionales de los organismos a señales ambientales particulares.

Dentro del análisis ecofisiológico, el estudio de cómo los animales distribuyen sus entradas y gastos de energía (Bioenergética), involucra el uso de herramientas como isótopos estables y técnicas como la medición de las tasas respiratoria y cardiaca. Estos métodos permiten entender como los animales silvestres, desempeñan sus estrategias de comportamiento y su desempeño fisiológico y se combinan para moldear sus ciclos de vida y los capacita para enfrentarse a su entorno. Asimismo indica como ellos optimizan sus sinergias y como se anticipan a situaciones críticas.

El considerar la gran variedad de condiciones que los animales encaran en nuestro planeta, sus adaptaciones fisiológicas, representan una fuente de información que es un campo aún inexplorado. Las respuestas a las preguntas que sus adaptaciones poseen, pueden ser de enorme beneficio en los intentos para conservar la biodiversidad.

Cualquiera que sea el enfoque para el análisis holístico del desempeño del animal, debe integrar variación morfológica, fisiológica o bioquímica con comportamiento, idoneidad o ecología, como un principio fundamental para el fisiólogo ecológico y evolutivo (Garland y Carter, 1994).

JUSTIFICACIÓN.

Considerando que el camarón es un recurso de gran importancia económica para México, que las poblaciones silvestres de las diversas especies de este crustáceo en los litorales de nuestro país, han alcanzado su máximo nivel de explotación o están sobre-explotadas, que la población de *P. aztecus* del noroeste del Golfo de México es la que soporta en la actualidad la principal pesquería de este crustáceo en la zona, que el camarón café presenta un amplio rango de distribución geográfica y que a través de este rango ambiental, está sometido a condiciones medioambientales particulares que pueden haber dado origen a procesos de selección diferencial entre estos clines y que el análisis ecofisiológico es fundamental para analizar el porque del éxito o fracaso de las especies en su hábitat natural y delimitar su potencialidad para maximizar su desempeño en condiciones de cultivo, es que se ha planteado esta investigación con la siguiente hipótesis.

OBJETIVO GENERAL.

Realizar un análisis ecofisiológico de la población de camarón café *P. aztecus* de la laguna de Tamiahua, Veracruz, con la finalidad de dilucidar el papel que desempeñan los factores controladores, enmascaradores y letales del hábitat de la especie, sobre las respuestas compensatorias de resistencia y capacidad; y contrastar éstas, con el desempeño de otras poblaciones de camarón café a través de su amplio rango de distribución geográfica, con el propósito de establecer posibles tendencias microevolutivas y generar el conocimiento básico para optimizar el manejo de la especie en condiciones naturales y sentar las bases para la adecuación de la tecnología de su cultivo.

PREFACIO.

La presente investigación aborda un recurso clave, en el área pesquera y acuícola para nuestro país. El estudio del desempeño en condiciones naturales del camarón *P. aztecus* de la zona NW del litoral del Golfo de México.

El enfoque de este trabajo se centró en examinar las respuestas fisiológicas de la población de camarón café de la laguna de Tamiahua, Ver. en estrecha vinculación con el marco ambiental donde se ubica. El estudio consideró un análisis ecofisiológico de la especie en estado juvenil, teniendo como eje central el efecto de los factores salinidad y temperatura sobre las respuestas termales, comportamiento osmótico, sobrevivencia y flujo de energía en camarones de épocas climáticas distintas, así como su comparación con otras poblaciones de la misma especie, de localidades geográficas diferentes en su amplio rango de distribución.

La obra se ha subdividido en capítulos, para su mejor presentación, el capítulo 7 presenta las tendencias mundiales del sector pesquero y acuícola, así como la situación de la pesquería del camarón en nuestro país y los aspectos más importantes del área donde se ubica el recurso.

Los capítulos 10, 11 y 12 son protocolos de investigación autónomos que refieren el efecto del factor temperatura, sobre la tolerancia y resistencia térmica de los camarones (adaptaciones de resistencia), la evaluación de las respuestas de ajuste del medio interno y la sobrevivencia ante la interacción de los factores salinidad y temperatura y como el organismo canaliza y hace uso de la energía para ser exitoso en el ambiente lagunar estuarino (adaptaciones de capacidad).

El capítulo 13, integra el conocimiento previo y lo compara con los resultados de otras investigaciones en poblaciones de la misma especie; y fundamenta el porque de la existencia de “clines” de desempeño fisiológico distinto, en las poblaciones de camarón café y sus implicaciones para el manejo de la pesquería y el cultivo de la especie.

El autor espera que los resultados de esta investigación, sienten las bases para el desarrollo de estudios integrales que definan el status de esta especie y que este recurso pueda transitar hacia un manejo sostenible y sustentable.

AREA DE ESTUDIO.

La Laguna de Tamiahua se localiza en el litoral del Golfo de México, al norte del estado de Veracruz entre las coordenadas geográficas: 21°06' y 22°06' de latitud Norte y los 97°23' a 97°46' de longitud Oeste, ubicándose entre los ríos Pánuco en su parte norte y Tuxpan en su parte sur, con los cuales mantiene comunicación a través de los canales la Rivera y Tampamachoco. Esta laguna tiene una longitud aproximada de 93 km, anchura máxima de 21.5 km y una profundidad media de 2-3 m, con una superficie aproximada de 5488 km².

Es una laguna cuspada separada del Golfo de México por una barrera arenosa de forma triangular llamada Cabo Rojo de 130 km de longitud y 6 km de anchura (Ayala-Castañares, *et. al.*, 1969; Lankford, 1977). En la actualidad existen dos bocas de conexión con el mar, al sur la Boca de Corazones, ésta es de origen natural y al norte la Boca de Tampachichi, de origen artificial (Fig.8.1.).

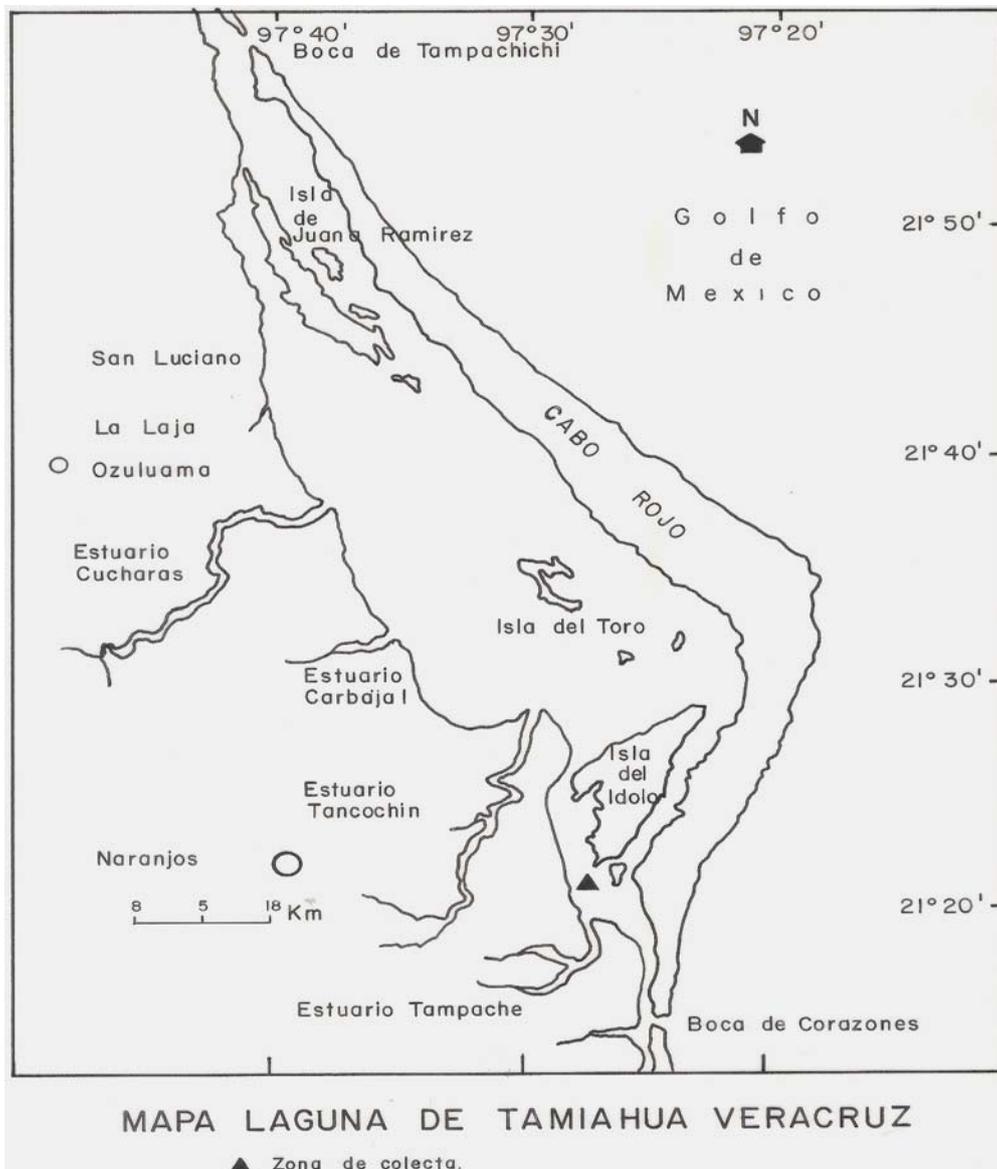


Figura 8.1. Área de estudio, laguna de Tamiahua, Veracruz.

En la laguna desembocan varios ríos de flujo estacional encontrándose entre los más importantes, La Laja, Tancochin, Cucharas y Tampache. El aporte fluvial determina el carácter general polihalino de la laguna. En el interior de ésta se encuentran varias islas; la más grande

de ellas, situada en la parte Norte es la de Juana Ramírez, la del Idolo situada en el Sur y la del Toro en el centro (Ayala-Castañares, *et. al.*, 1969).

La forma y batimetría de la laguna, están moduladas principalmente por corrientes litorales, en efecto sinérgico con vientos y mareas. Su déficit diario de agua y rango de precipitación pluvial la acerca más a las condiciones de la Laguna Madre de Tamaulipas, lo cual se refleja en el perfil de hábitats y modelo trófico. La trampa de sedimentos es de moderada a baja y el tiempo de residencia de las aguas es largo, por lo cual su interacción ecológica con el océano es limitada (Yáñez – Arancibia y Day, 2004).

Por su situación geográfica y condiciones topográficas el clima de la región es de tipo Aw (tropical de sabana) según Köpen, modificado por García (1973) y revisado por Vidal – Zepeda (2005). En la zona el clima es subhúmedo, lluvioso en el verano y seco en el invierno con fuertes vientos denominados “Nortes” que ocasionan alteraciones climáticas.

En Verano los vientos predominantes son del SE provenientes del Caribe y en Invierno, como su nombre lo indica, son del N y NE.

La precipitación media anual se ha calculado entre 1330 a 1500 mm. En la época de lluvias el drenaje continental se presenta principalmente en la porción centro-occidental de la laguna, donde los escurrimientos de agua dulce depositan grandes cúmulos de sedimentos que contribuyen a la formación de bajos. Cruz (1968) ha clasificado los sedimentos de ésta laguna en cinco grupos:

- El primer grupo está compuesto por arena mediana que se presenta en las playas del lado occidental de Cabo Rojo, barra de Corazones, porción Occidental de la Isla Juana Ramírez y proximidades de la Isla del Toro.
- Las arenas muy finas de transición se distribuyen en las porciones Norte y Sur de la laguna.
- El limo, distribuido en la parte Sur occidental y Sur de la laguna, que corresponde a áreas muy someras y cercanas a los esteros (Tancochín, Tampache y Milpas).
- Las arcillas o arcillas-limosas se encuentran en la región sur oriental de la laguna.
- Y el quinto grupo, representado por arcillas se presenta en la región central del sistema lagunar, donde las condiciones son más estables y la profundidad es mayor.

Las poblaciones vegetales establecidas en los contornos de la laguna están constituidas principalmente por mangle rojo (*Rhizophora mangle*), mangle blanco (*Laguncularia racemosa*) y mangle botoncillo (*Conocarpus erectus*), (Barba y Sánchez, 1981).

La vegetación sumergida está constituida principalmente por pastos (representados por *Halodule* sp) y algas feofitas, rodófitas y clorofilas (Sánchez-Martínez, 1965; Humm y Hildebrand, 1962).

La producción a nivel comercial en la laguna está basada en la captura de camarón, que comprende principalmente las especies *P. aztecus* y *P. setiferus*, aunque en particular la primera es más abundante; entre las especies de escama se encuentran la lisa (*Mugil cephalus*), lebrancha (*M. curema*), gurrubata (*Micropogon undecimalis*), tontón (*Pogonias chromis*) y sargo (*Archosargus protocephalus*), los cuales se comercializan en fresco. Es importante mencionar que el camarón es capturado en las llamadas “corridas” que están relacionadas con las fases lunares y por lo tanto con los movimientos cíclicos de mareas.

METODOLOGIA GENERAL.

9.1. Marco general del muestreo.

Tomando en cuenta que el sistema lagunar – estuarino es altamente dinámico en relación a su hidrología, la cual varía en base diaria en función del régimen de mareas, a condiciones hidrometeorológicas que fluctúan en base estacional y que este marco ambiental, modula la productividad natural e incide en la dinámica de las poblaciones de las diversas especies que habitan estos ambientes, entre las cuales destaca el camarón como un recurso de gran importancia económica para el país. Se decidió considerar como elementos centrales en el análisis ecofisiológico de *P. aztecus* de la laguna de Tamiahua, Veracruz., los intervalos de variación de los principales factores ambientales en el sistema: salinidad y temperatura, el primero como factor enmascarador y la temperatura como factor ecológico maestro (limitante, controlador o letal), (Fry, 1971), también se incluyó como factor de contraste a la presencia o ausencia de sustrato. Estos factores actúan en concierto en el hábitat natural, modulando el desempeño de las poblaciones de esta especie, por lo que en ésta investigación se analizó su posible influencia en los camarones en las épocas climáticas más contrastantes de un ciclo anual en esta laguna costera.

A. FASE DE CAMPO.

9.2. Muestras.

Se realizaron varias visitas al área de estudio, para cubrir diferentes meses dentro de cada época del año. En total se visitó la laguna en 11 ocasiones. Se efectuaron muestreos los meses de Enero (dos ocasiones), Marzo (dos ocasiones), Abril y Diciembre, para la época fría y Mayo, Julio (dos ocasiones), Septiembre y Octubre, para la época cálida. Se definió como época o temporada fría aquella que abarca los meses de Noviembre a Abril, y de Mayo a Octubre se consideró como temporada cálida.

9.3. Monitoreo del hábitat.

Con la finalidad de estimar la variabilidad espacial y temporal de los principales factores físico – químicos del hábitat de los camarones, se midieron durante las diversas colectas los parámetros: salinidad (refractómetro ATAGO ± 0.05 ups), temperatura y oxígeno disuelto (oxímetro polarográfico YSI 51B $\pm 0.5^\circ\text{C}$, ± 0.1 mg O₂/l respectivamente) y pH (analizador de calidad del agua Cole Parmer ± 0.05 unidades de pH). Estos factores se mantuvieron como referentes en los diversos experimentos que se efectuaron.

9.4. Capturas y traslado de organismos.

Los camarones en estado juvenil empleados en el presente estudio, fueron capturados en el área sur de la laguna de Tamiahua, que corresponde a la Boca de Corazones (ver Fig.8.1.). La captura “in situ”, se realizó por medio de una red de cuchara de forma circular, con apertura de malla de aproximadamente 1cm y 100cm de diámetro, en sistemas fijos de pesca artesanal llamados “charangas”, cabe señalar que debido a la actividad nocturna de la especie, las capturas se efectuaron entre las 18 y 24 horas.

En los casos que se requirió trasladar a los camarones al laboratorio de Acuicultura de la Facultad de Ciencias, UNAM., éstos se transportaron en bolsas de polietileno con agua del medio y con una atmósfera saturada de oxígeno.

B. FASE DE LABORATORIO.

9.5. Aclimatación.

En el laboratorio, los especímenes se mantuvieron al menos una semana en un acuario de 800 l con un sistema de recirculación de agua proveniente del sitio de captura, con filtro biológico y sustrato arenoso para simular las condiciones del hábitat, manteniendo constantes la salinidad y

temperatura de colecta. Los organismos fueron alimentados durante el período de aclimatación con trozos de músculo de camarón y/o con pellets elaborados con músculo de pescado (lisa) y alimento balanceado Albamex, en una proporción 3:1, una vez por día y a un nivel de ración equivalente al 3% del peso corporal /ejemplar/día.

9.6. Contenedores experimentales y calidad del agua.

Estos consistieron en jivas de plástico de 40, 60 y 80 litros de capacidad, el área promedio del fondo de los acuarios/ejemplar fue de 120 cm². Las salinidades experimentales se prepararon empleando sales sintéticas de agua de mar (Instant Ocean, Aquarium Systems, Inc.) y agua de la llave, a la cual previamente se le eliminó el cloro por aireación durante 24 horas. La oxigenación se mantuvo con bombas de aire portátiles. La calidad del agua en cuanto a eliminación de desechos metabólicos, se controló empleando filtros exteriores con carbón activado, cuando fue necesario se realizaron recambios parciales de agua de los acuarios de mantenimiento para cuidar su calidad y minimizar el estrés en los camarones.

9.7. Fotoperíodo.

El fotoperíodo al que estuvieron expuestos los animales, varió de acuerdo a la época del año en que se efectuaron los ensayos, la iluminación se ajustó con focos de 25 watts (Venkataramiah, *et al.* 1974).

9.8. Organismos experimentales y tamaños de muestra.

Todos los organismos empleados se encontraban en fase de intermuda y no fueron alimentados durante la etapa experimental. Las tallas de los camarones empleados en los diferentes experimentos estuvieron comprendidas en los intervalos de 1.75 a 11.6 g de peso húmedo (P.H) y de 1.75 a 8.5 cm de longitud total. (L_t). El tamaño de las muestras empleadas en los diversos ensayos, se determinó en base a la disponibilidad de organismos, infraestructura del laboratorio y por el diseño mismo de la investigación.

9.9. Identificación y sexado.

La identificación de los ejemplares y la determinación del sexo se realizaron mediante las claves y esquemas de Pérez-Farfante (1970).

LIMITE LETAL SUPERIOR, TOLERANCIA Y RESISTENCIA TERMICA DEL CAMARÓN CAFÉ *P. aztecus* (Ives) DE LA LAGUNA DE TAMIAHUA, VERACRUZ.

10.1. INTRODUCCIÓN.

La temperatura puede ser definida como una medida del movimiento molecular. Existe un límite por encima del cual los procesos bioquímicos y tejidos de un organismo son afectados profundamente y aún dañados. Las enzimas también son dependientes de los cambios de temperatura, así que su actividad puede ser alterada por éstos, a la vez que las actividades de sus sustratos y el compartimento intracelular donde se encuentran. Si el cambio de temperatura persiste, puede ocurrir la alteración de la síntesis de proteínas y su degradación, en ocasiones esto conduce a una expresión diferencial de los genes, con la finalidad de crear diferentes isozimas (que son sintetizadas de acuerdo a la temperatura del ambiente), (Prosser, 1991).

La temperatura es uno de los factores abióticos más importantes que influyen todas las reacciones biológicas y tiene por lo tanto, un gran impacto sobre la fisiología y bioquímica de los organismos. Este factor altera la velocidad de las reacciones químicas y enzimáticas, tasas de difusión, fluidez de membrana y estructura de las proteínas (Somero, 1997).

Los ajustes metabólicos en respuesta a cambios de temperatura, son especialmente cruciales para los ectotermos acuáticos, cuya temperatura corporal fluctúa sobre el rango completo de las temperaturas de su hábitat.

Estudios recientes han revelado que la temperatura ambiente no solo influye en la tasa metabólica total de los ectotermos acuáticos, sino que también afectan significativamente su regulación metabólica, realizando transiciones a la anaerobiosis, aún en aguas muy oxigenadas (Pörtner, 2001; Pörtner *et al.*, 2001). Más allá del óptimo térmico, el campo aeróbico del animal intacto cae y se desvanece en temperaturas críticas (T_c), bajas y altas, cuando ocurre la transición al metabolismo anaeróbico mitocondrial (Sommer *et al.*, 1997; van Dijk *et al.*, 1999; Frederich y Pörtner, 2000).

Se presume que la transición inducida por la temperatura a la anaerobiosis parcial, es causada por una progresiva incapacidad de circulación y ventilación y provee supervivencia de corto lapso a los animales, al alcanzar la temperatura crítica, o por arriba de ésta.

Las temperaturas críticas en los ectotermos de ambientes fríos son menores que aquellos de la zona templada. Estos cambios en la (T_c), son realizados por incrementos en la densidad de las mitocondrias y mayor sensibilidad térmica de las demandas de oxígeno de la mitocondria, lo cual puede reducir el desempeño del organismo a altas temperaturas, debido a los altos costos de mantenimiento mitocondrial.

Es muy importante estimar el grado de plasticidad fenotípica de las (T_c) y la magnitud del campo aeróbico, en respuesta a la aclimatación y/o aclimatización a la temperatura, procesos que son cruciales para los organismos euritérmicos que tienen que enfrentarse con considerable variación estacional o circadiana a la temperatura.

La relativa independencia térmica de la tasa metabólica a las altas temperaturas, puede ser adaptativa para los animales intermareales, permitiéndoles minimizar el gasto energético durante fluctuaciones rápidas y frecuentes en marea baja. La insensibilidad térmica puede reflejar también una progresiva depresión metabólica en altas temperaturas.

TEMPERATURAS EXTREMAS: LIMITES PARA LA VIDA.

Los organismos difieren en el rango de temperaturas que pueden tolerar. Algunos tienen rangos estrechos de tolerancia y otros valores amplios. Además la tolerancia a la temperatura, puede

cambiar con el tiempo y es posible un cierto grado de compensación, de manera que una exposición continua cercana al límite de tolerancia, extiende el límite térmico.

No es posible determinar la temperatura exacta que es letal para un organismo dado, debido a que la duración de la exposición es de gran importancia. Una temperatura alta, puede ser tolerada por varios minutos, pero puede ser letal si se continúa por varias horas. Los estados "en latencia" de los organismos, pueden ser extremadamente tolerantes a las altas temperaturas.

DETERMINACION DE LA TEMPERATURA LETAL

Cuando un grupo de organismos es expuesto a temperaturas cercanas al límite de su tolerancia, algunos pueden morir y otros sobreviven. La temperatura letal es definida comúnmente como aquella temperatura a la cual el 50% de los animales mueren y el 50% sobrevive y es denominada **TL₅₀**.

ADAPTACION FISIOLOGICA A LA TEMPERATURA.

La exposición a una temperatura cercana al límite letal, conduce a menudo a cierto grado de compensación, en forma tal que temperaturas cercanas a la letal llegan a ser tolerables. El rango de tolerancia térmico es distinto para la misma especie en Verano y en Invierno. Estos cambios en la tolerancia térmica acorde con cambios climáticos son denominados aclimatización.

Para distinguir las compensaciones o ajustes que se realizan en el laboratorio de la aclimatización natural, la respuesta a condiciones experimentales se describe con el término de aclimatación. Ambos procesos pueden tomar lugar, en respuesta a múltiples factores ambientales tales como: temperatura, tensión de oxígeno, naturaleza del alimento, humedad, etc. (Prosser, 1991).

RANGO MAXIMO DE TOLERANCIA.

Dado que los límites de tolerancia a la temperatura son modificados por la historia térmica previa de un animal, cabría preguntarse ¿ qué tan lejos pueden ser desplazados los límites térmicos por aclimatación gradual ?, ¿ existe un límite que no pueda excederse ?.

Para esto se emplean grupos de animales que se mantienen a temperaturas constantes por períodos suficientemente largos, para asegurar que estén totalmente aclimatados a estas temperaturas. Luego estos grupos son examinados para establecer los límites inferior y superior de tolerancia térmica. Los resultados se grafican para conocer el polígono de tolerancia térmica, para cuantificar el área bajo la curva, se toma como unidad de medida un pequeño cuadrado que corresponde a la división de 1°C sobre cada coordenada.

En la actualidad son pocas las especies de las cuales se conoce su tolerancia térmica completa, de estos hallazgos parece que las especies dulceacuícolas tienen tolerancias térmicas superiores que las especies marinas. Estos polígonos de tolerancia térmica son de gran importancia en relación con problemas de contaminación térmica por actividad industrial, en especial de las plantas hidroeléctricas y las de energía nuclear, cambio climático global, así como para definir el posible manejo de las especies de importancia económica.

TASA DE ACLIMATACION.

El tiempo necesario para que el organismo incremente su habilidad de tolerar las altas temperaturas es relativamente corto. Este ajuste depende de la adecuada provisión de oxígeno, la aclimatación se acelera a temperaturas altas. Aún no existe un entendimiento cabal de los mecanismos responsables para la modificación de los límites letales, aunque estos cambios están vinculados con modificaciones en los sistemas enzimáticos.

La temperatura preferida también depende de la historia térmica previa. En general la tolerancia térmica depende de las temperaturas previas de exposición, la disponibilidad de oxígeno, la edad y tamaño del organismo, la calidad del agua y el fotoperíodo (largos fotoperíodos incrementan la tolerancia al calor y cortos fotoperíodos al frío).

ACLIMATACION TERMICA Y TASA METABOLICA.

La compensación térmica no está restringida sólo a cambios en los límites letales de este factor, también existen otros mecanismos compensatorios que tienden a contrarrestar los efectos agudos del cambio de temperatura, uno de ellos es que la sensibilidad del Q_{10} (coeficiente metabólico que denota el efecto que tiene un cambio de temperatura sobre el metabolismo del organismo), es menor dentro del rango de la zona de tolerancia térmica y que los procesos de variación estacional también disminuyen los efectos de cambio de temperatura. De aquí surge el esquema de ajuste a la temperatura de Precht, (Prosser, 1991).

Cambios rápidos y extremos en temperatura ambiente conducen a la clásica respuesta de estrés por calor, la que se caracteriza por incrementos en los niveles de un grupo de chaperones moleculares, denominadas proteínas de “shock” térmico (hsp’s: Somero, 1997). Las modificaciones a largo plazo en la temperatura, conducen a los organismos ectotérmicos a desplegar respuestas de aclimatación, las cuales pueden incluir cambios enzimáticos, que se piensa mitigan los efectos de la temperatura sobre el metabolismo (Hazel y Prosser, 1974).

Los estudios de “shock” térmico se han enfocado en caracterizar el impacto de estrés térmico de corta duración (subletal). Esta respuesta de “shock” está tipificada por una inducción rápida y profunda de un conjunto de “hsps”, las cuales son responsables de identificar las proteínas dañadas, restablecer su configuración original y enfocar para la degradación, aquellas proteínas que están dañadas irreversiblemente.

Los tratamientos de “shock” térmico están acompañados también por estrés metabólico, aunque esto no desencadena directamente la respuesta de “hsps” (Krueger, *et al.*, 1999). Los efectos metabólicos durante el “shock” probablemente se acrecientan como resultado de cambios en demandas energéticas y desnaturalización térmica de enzimas del metabolismo.

En contraste a los estudios de “shock” térmico, los estudios de efectos térmicos crónicos involucran comparaciones de individuos aclimatados al frío y al calor a diferentes temperaturas (Guderley, 1988; Battersby y Moyes, 1998) o aclimatizados a diferentes épocas del año (Seddon y Prosser, 1997). Muy pocos estudios señalan los primeros estados de la aclimatación térmica, etapa en la cual el cambio de temperatura induce el proceso de aclimatación.

Los cambios de temperatura corporal pueden conducir a desbalances energéticos y ajustes en los niveles de las enzimas glicolíticas y mitocondriales. Sin embargo, aún no se conocen los mecanismos regulatorios por medio del cual las células detectan y responden a los retos bioenergéticos inducidos por la temperatura (Couture y Guderley, 1990).

Es atractivo especular que ocurren cambios en los niveles de enzimas para compensar las perturbaciones bioenergéticas. Sin embargo, hay pocos vínculos entre bioenergética y el control bioenergético de la expresión de los genes (Leary y Moyes, 2000). Acontecen variaciones en los niveles de enzimas, como resultado de cambios en el balance entre degradación y síntesis. La degradación de las proteínas dañadas o desnaturalizadas, se encuentran en gran medida bajo el control de las rutas de las “hsps”. El control de la síntesis puede ser transcripcional, transduccional y post-transduccional, dependiendo de la proteína.

Aunque la desnaturalización térmica masiva de las proteínas ocurre usualmente en temperaturas bastante mayores que la temperatura letal superior, leves alteraciones de la geometría de las enzimas debido a efectos térmicos, pueden alterar la capacidad catalítica de la enzima,

incrementar la tasa de desdoblamiento de la proteína y la incidencia del daño oxidativo (Somero, 1997).

Las “hsps” realizan su acción protectora al incremento en temperatura, al catalizar el repliegamiento de las proteínas desdobladas (Somero, 1995). La respuesta de “shock” térmico es un proceso rápido, dado que los niveles de proteína y el mensaje de la hsp70, se incrementan después de pocas horas de exposición a temperaturas elevadas (Dietz, 1994). Se ha observado que tratamientos moderados de incremento en temperatura (en comparación a tratamientos agudos de 10° a 15° C), inducen una respuesta moderada que puede acompañar y soportar el proceso de aclimatación.

Aunque no se conoce la naturaleza exacta que desencadena la inducción de “hsps”, se piensa que la acumulación de la proteína desnaturalizada desplaza el factor de “shock” térmico (HSF), el cual bajo condiciones de no estrés, unen a la hsp70 existente. Esto permite que la HSF se trimerice, se transduzca al núcleo y active la transcripción de la síntesis de “hsp” (Baler *et al.*, 1996).

Aparte de los efectos térmicos directos sobre las proteínas, el papel potencial del “shock” térmico también influye en el incremento de los radicales libres. Este efecto de localización intracelular puede contribuir al patrón distinto de cambios entre las enzimas citosólicas (glicolíticas) y mitocondriales (oxidativas), que se observa durante la aclimatación a altas temperaturas en peces (Guderley, 1998).

La carencia de cambios en el metabolismo (lactato, niveles de succinato), acoplado con variaciones relativamente menores en los niveles de RNAm, favorecen un modelo donde las primeras fases de la aclimatación a fuertes incrementos de temperatura, están dominadas por cambios en la degradación de proteínas, en tanto que las modificaciones a largo término (aclimatación), reflejan el nuevo balance entre síntesis y degradación.

La temperatura no solo varía geográficamente, sino también a nivel regional, las temperaturas pueden cambiar drásticamente entre épocas del año o en el curso de un día.

En los sistemas lagunares – estuarinos, este factor fluctúa en base diaria y estacionalmente, modulando las respuestas de los organismos. La adaptación a la temperatura es reconocida como una de las principales rutas evolutivas y se piensa que depende en gran medida de la habilidad del organismo para realizar ajustes metabólicos en lapsos cortos y en escalas de tiempo evolutivas, por eso fue seleccionada en esta investigación como un factor ambiental fundamental para analizar las respuestas de tolerancia y resistencia en el camarón café.

OBJETIVO GENERAL.

- Analizar el efecto de la temperatura sobre la tolerancia, resistencia y límite letal superior a este factor en *P. aztecus* en estado juvenil.

Objetivos particulares.

- Medir el efecto de las altas temperaturas sobre la sobrevivencia y tiempo de resistencia.
- Determinar si existen diferencias estacionales en las temperaturas letales medias (TL₅₀) en camarones de épocas climáticas diferentes.
- Comparar las posibles diferencias en tolerancia y resistencia en especímenes de la época cálida y fría del año.

10.2. MATERIALES Y METODOS.

El diseño de esta fase de la investigación consideró la evaluación de las adaptaciones de resistencia (Prosser, 1991), de camarones juveniles de la especie *P. aztecus*, es decir evaluar el funcionamiento del organismo en o cerca de los límites de estrés ambiental al factor temperatura en camarones de la época fría y cálida del año.

Se empleó un total de 72 organismos para los distintos ensayos, (n = 37, Verano; n = 35, Invierno). El rango de longitud total (L_t) de los camarones fue de 4 – 8 cm, el peso corporal (P_c): Media \pm E.E. = 6.6 ± 0.5 g. Los organismos después de ser capturados fueron aclimatados en cada caso durante 15 días a 26 ups y $21 \pm 1^\circ\text{C}$. Se realizaron dos tipos de experimentos:

- Límites letales superiores de temperatura.- El objetivo consistió en obtener las temperaturas letales medias (TL_{50}) de ambas muestras. A partir de la salinidad y temperatura de aclimatación, se realizó un incremento gradual de temperatura a una tasa de 1.5°C/h , empleando un termorregulador (POLYSCIENCE $\pm 0.5^\circ\text{C}$) que actuaba como baño maría de un acuario provisto de aereadores que contenía a los camarones (n = 20:Verano ; n = 20:Invierno). Se midieron las alteraciones en el comportamiento y la sobrevivencia de los organismos cada 15 minutos, hasta la muerte de todos los ejemplares.
- Tiempos de resistencia térmica.- Una vez conocida las curvas de sobrevivencia en especímenes de ambas épocas, se seleccionó en cada caso una temperatura inferior a la TL_{50} , que quedara comprendida entre la temperatura incipiente de muerte y el valor de TL_{50} encontrado en cada época, para medir el tiempo de resistencia de los camarones a estas temperaturas. Los niveles seleccionados para este factor fueron: Verano (38.5°C) n=17; Invierno (38°C) n = 15. En estos experimentos la temperatura se elevó gradualmente (1.5°C/h), a partir de la temperatura de aclimatación, hasta alcanzar las temperaturas seleccionadas, en este punto se mantuvieron constantes por alrededor de 24 horas y se midió la sobrevivencia de los organismos como un indicador de su resistencia a este nivel del factor.

Las curvas de sobrevivencia se ajustaron por medio del análisis Probit (Finney, 1978).

10.3. RESULTADOS.

Los resultados obtenidos de las curvas de sobrevivencia para *P. aztecus* durante las épocas fría y cálida del año se presentan en las Tablas 10.3.1., 10.3.2. y la Figura 10.3.1., los valores de temperatura fueron transformados a log base 10 (\log_{10}) y los de mortalidad a unidades probit para caracterizar la probabilidad de muerte de los camarones.

Tabla 10.3.1. Límite letal a alta temperatura de *P. aztecus* de Tamiahua, Ver. Época fría.

Temp. °C	Log Temp.	N	Mort. %	Mort. Probit
37.0	1.56820	20	0	
38.0	1.57978	17	15	3.96
38.1	1.58092	15	25	4.33
38.2	1.58206	11	45	4.87
38.3	1.58319	7	65	5.39
38.4	1.58433	4	80	5.84
38.5	1.58546	1	95	6.65
39.0	1.59106	0	100	

Mort. = Mortalidad.

Tabla 10.3.2. Límite letal a alta temperatura. Época cálida.

Temp. °C	Log Temp.	N	Mort. %	Mort. Probit
35.0	1.54406	20	0	
35.3	1.54777	19	5	3.35
36.9	1.56702	18	10	3.72
38.3	1.58319	17	15	3.96
38.7	1.58771	16	20	4.16
38.8	1.58883	11	45	4.87
39.4	1.59954	9	55	5.13
39.8	1.59988	7	65	5.38
39.9	1.60097	4	80	5.84
40.3	1.60530	1	95	6.65
41.3	1.61595	0	100	

Es importante destacar que la amplitud de la zona de resistencia a la alta temperatura es muy estrecha en los camarones durante la época fría: 38° - 39°C y tiene una amplitud mayor ($\Delta T = 6^\circ\text{C}$): 35.3°-41.3°C para aquellos de la temporada cálida. Las curvas de sobrevivencia para ambas épocas, Fig. 10.3.1. denotan que la tasa de cambio de la respuesta es más abrupta durante la época fría, indicando un efecto más agudo del factor, en contraste a lo obtenido para los organismos de la época cálida.

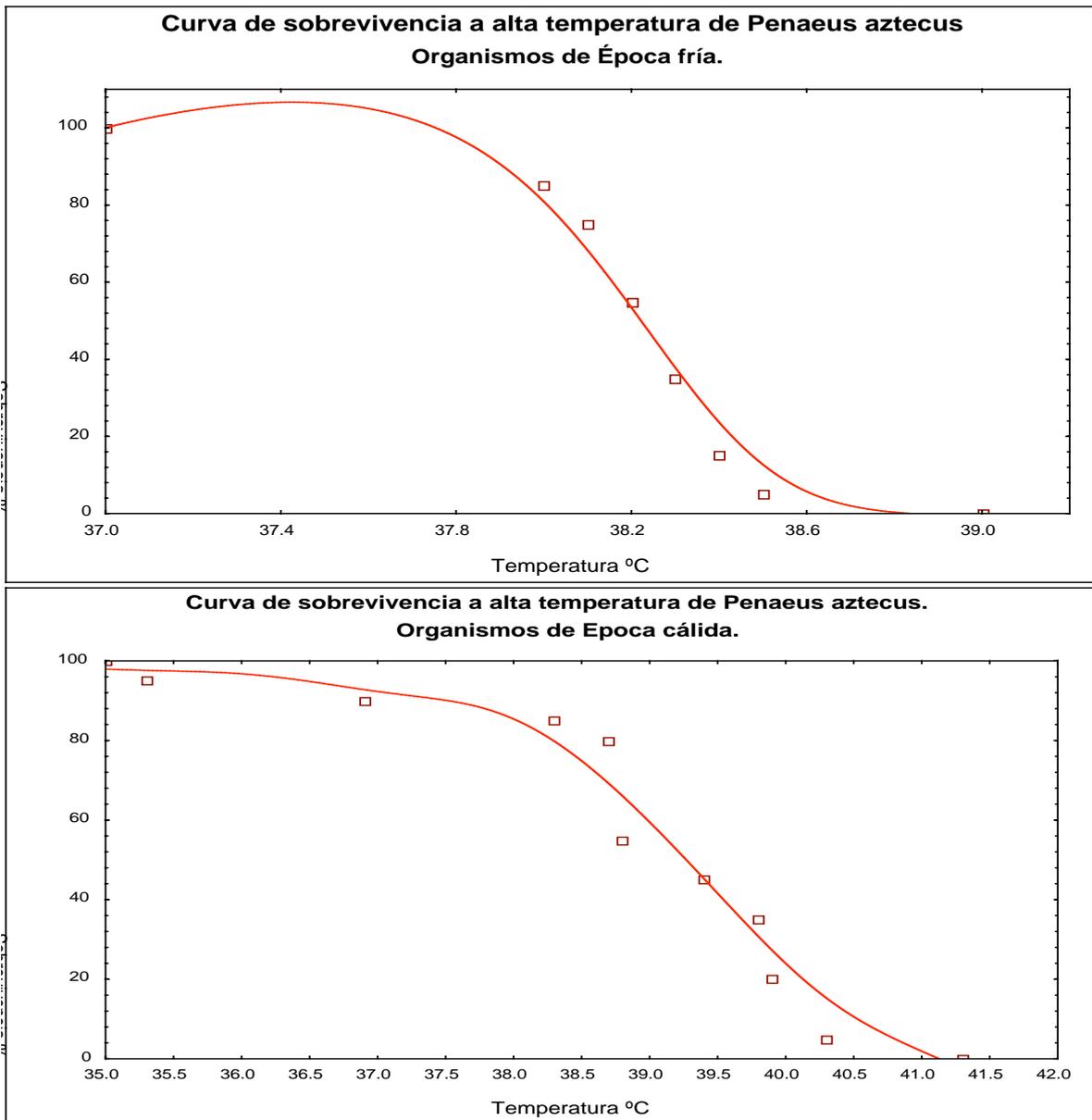


Figura 10.3.1. Efecto de la época del año sobre la temperatura letal superior de *P.aztecus* de Tamiahua, Ver.

En la Fig. 10.3.2. se observa que las mayores frecuencias de muerte de los camarones coinciden con los valores de las temperaturas letales medias (TL_{50}), obtenidos por medio del modelo probit.

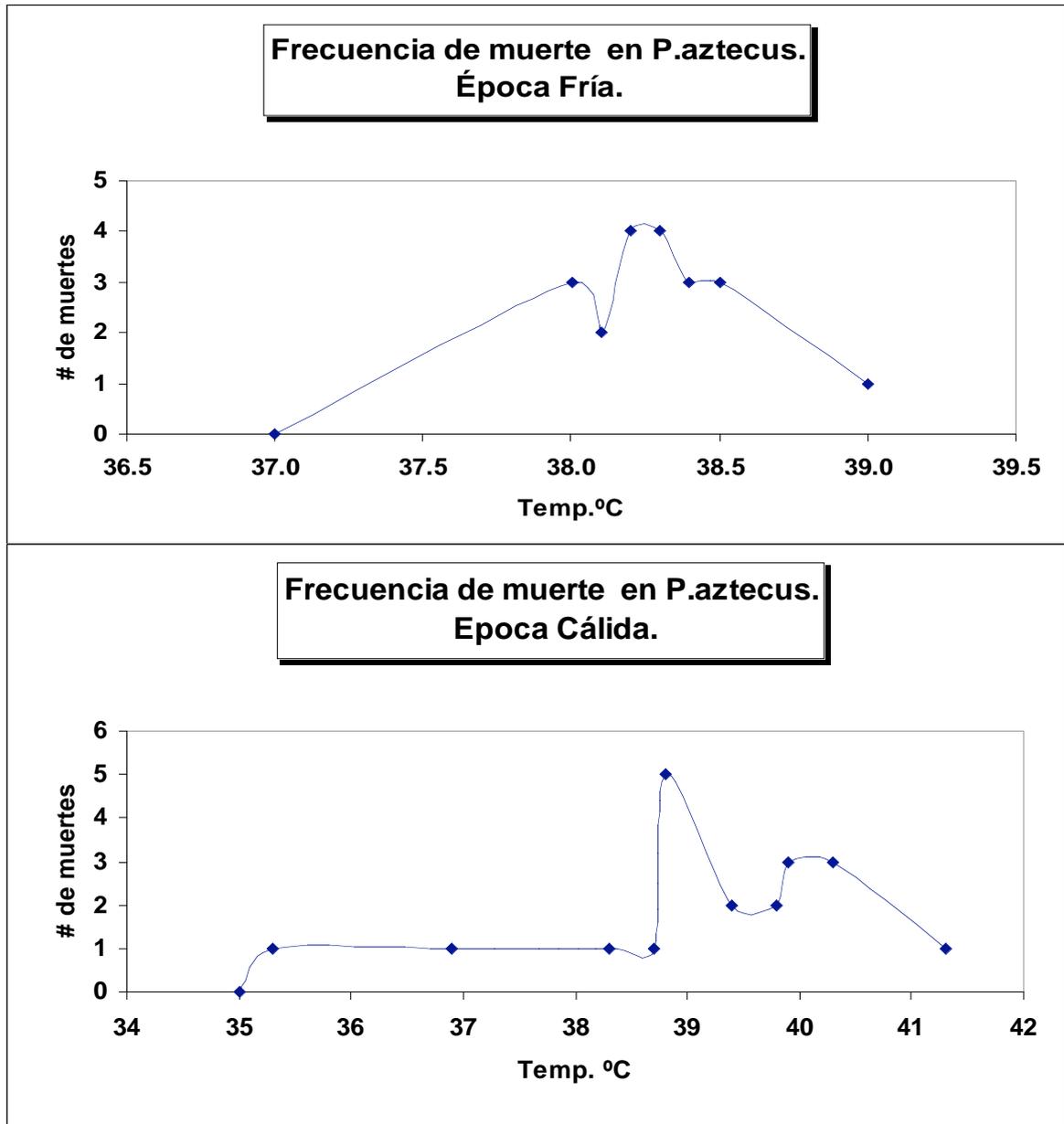


Figura. 10.3.2. Frecuencia de muerte de *P. aztecus*. Comparación de épocas.

Las ecuaciones obtenidas por el modelo probit (Probabilidad de muerte vs Temperatura) son del tipo: $Y = (\text{Mortalidad}) = \beta_0 \pm \text{E.S.} + \beta_1 \pm \text{E.S.} (\log_{10} X = (\text{Temperatura}) \text{ } ^\circ\text{C})$ y para el caso de las dos épocas son:

INVIERNO: $Y = -731.11 \pm 40.56 + 465.23 \pm 25.63 (\log_{10} \text{ Temperatura})$, n=6, (r²=0.98)

VERANO: $Y = -75.02 \pm 16.89 + 50.29 \pm 10.65 (\log_{10} \text{ Temperatura})$, n=8, (r²=0.76)

Los modelos presentan ordenadas y pendientes claramente distintas, a partir de éstas ecuaciones se calcularon las $TL_{50} \pm IC\ 95\%$ para cada época, obteniéndose para los camarones de época fría: $TL_{50} = 38.2 \pm 0.01^{\circ}C$ y para aquellos de la cálida: $TL_{50} = 39.0 \pm 0.1^{\circ}C$, las cuáles también son distintas entre si.

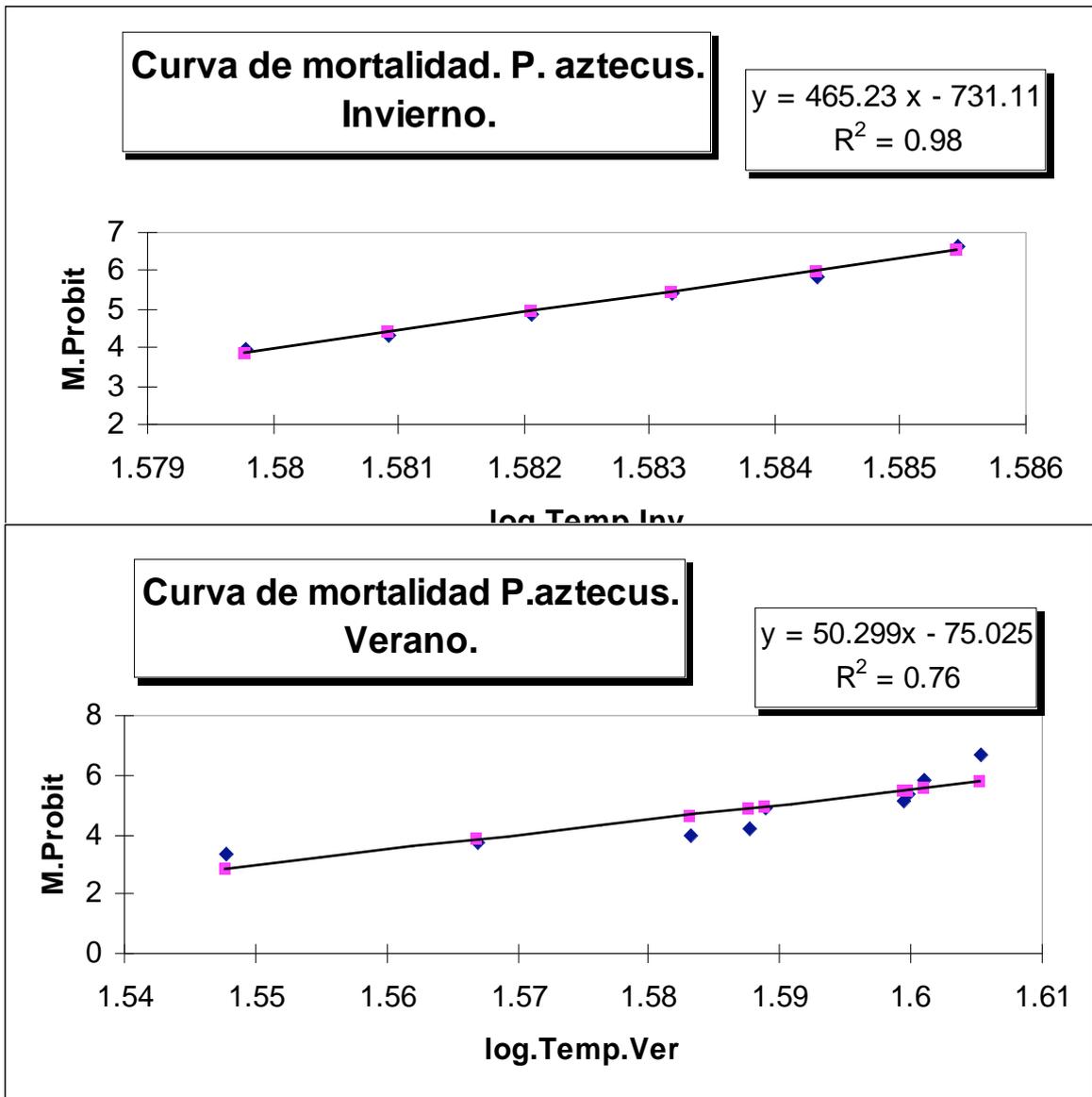


Figura 10.3.3. Efecto de la época del año sobre la temperatura letal superior de *P.aztecus* de Tamiahua, Ver. (Modelo Probit).

En relación a los resultados del experimento de resistencia térmica de los camarones para ambas épocas, estos se indican en la Tabla 10.3.3. y Figura 10.3.4., de nueva cuenta resalta la notable diferencia en resistencia de los camarones de época cálida, los cuales toleran el doble de tiempo que aquellos de temporada fría, a un nivel del factor incluso superior ($38.5^{\circ}C$), que aquel al que fueron expuestos estos últimos.

Tabla10.3.3. Efecto de la aclimatización sobre el tiempo de resistencia a alta temperatura.

Sobrevivencia %	Tiempo de resistencia (minutos)	
	Época fría (38° C)	Época cálida (38.5° C)
100	0	0
95	60	75
90	180	105
80	210	225
60	240	300
50	270	345
30	300	420
24	312	710
20	330	
13	360	

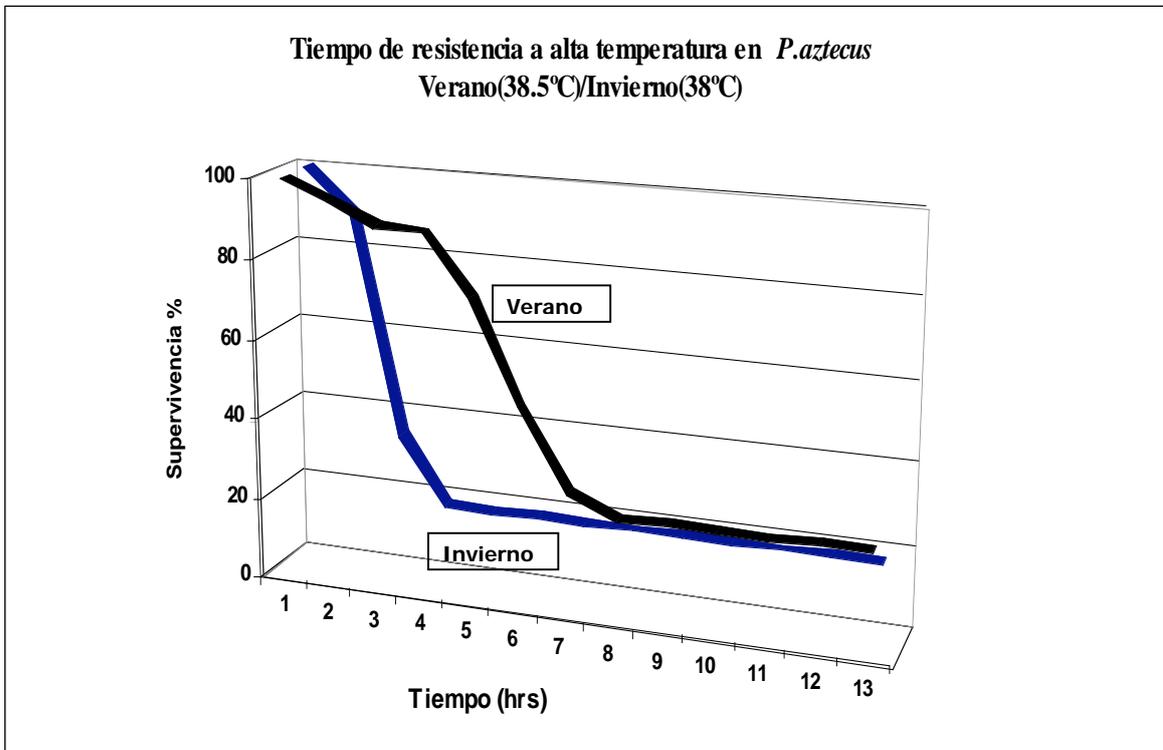


Figura 10.3.4. Tiempo de resistencia a alta temperatura en el camarón café. Comparación de épocas.

10.4. DISCUSIÓN.

Las determinaciones de temperaturas letales en distintos estudios, rara vez son hechas con una metodología común. Diversas variables pueden afectar los valores de las temperaturas letales superiores que son obtenidas en estudios de laboratorio. Estas variables incluyen la tasa de calentamiento, duración de la exposición a la alta temperatura y la historia de aclimatación y aclimatización de los organismos.

Para determinar los límites de tolerancia a la temperatura en organismos ectotérmicos, existen básicamente dos métodos: el de Temperatura Letal 50 (TL₅₀) y el de Temperatura Crítica Máxima (TCM).

El método de TL₅₀ fue descrito originalmente por Fry (1947) y rediscutido por Kinne (1970), estos autores refieren que los límites letales superior e inferior, son determinados “mediante un incremento o decremento de la temperatura, hasta un nivel donde ocurre la muerte de los organismos”. Este procedimiento provee información más detallada sobre la tolerancia térmica de un organismo, dado que la tasa de incremento en temperatura es de 1° a 1.5°C/h., y por ende refleja de forma fehaciente el incremento que este factor tiene durante su fluctuación diaria en el hábitat del organismo, además de que se mide a nivel poblacional y dadas estas características, fue el empleado por nosotros en la presente investigación.

Por otra parte, el método de la TCM fue desarrollado por Cowles y Bogert (1944) y modificado posteriormente por Lowe y Vance (1955), Cox (1974) y finalmente por Criales y Cheng (1980), estableciéndolo como la “media aritmética de los puntos térmicos a los cuales la actividad locomotora comienza a desorganizarse y el organismo pierde su habilidad de escapar de condiciones que rápidamente lo llevarían a la muerte, bajo una tasa de calentamiento aproximadamente constante, desde una temperatura previa de aclimatación”.

Este procedimiento es más práctico que el de TL₅₀ porque es individual; los resultados se obtienen con rapidez y es considerado por diversos autores como un indicador ecológico letal, puesto que muchos animales en lagunas o lagos interiores pueden encontrarse en un intervalo de temperatura por encima de sus límites de tolerancia.

Kilgour y McCauley (1986) y Maldonado *et al.*, (1990), señalan que ambos métodos brindan respuestas de temperaturas letales distintas, por lo que no son comparables. El procedimiento de la TCM indica la situación de stress del organismo, en niveles de temperaturas en que el organismo al estar expuesto a éstas, ya no puede escapar debido a que su condición fisiológica es muy deficiente y esto lo conduce inexorablemente a la muerte, en tanto que el método de TL₅₀, indica el punto en que se presenta el 50% de mortalidad en la población experimental y una fracción de la población es capaz de evitar ese nivel del factor a través de comportamiento.

Por otra parte en el caso de la TCM, la tasa de calentamiento tan abrupta (1°C/min), origina un desfase entre la temperatura de exposición y aquella que el interior del organismo alcanza, por lo que los valores de temperatura de muerte están sobre-estimados. Maldonado *et al.*, (1990), reportan valores de TCM para *Cambarillus montezumae* que se ubican 5°C por arriba de los obtenidos con el método de la TL₅₀ (44° y 39°C respectivamente).

Existen pocos estudios sobre el efecto de las altas temperaturas en la supervivencia de camarones del género *Penaeus*, uno de ellos es el de Vanegas- Pérez (1988) que estudió el preferendum final y tolerancia térmica de *P. aztecus* de la laguna de Tamiahua, Ver.

En este trabajo se reporta la tolerancia térmica del camarón café empleando el método de la temperatura crítica máxima (TCM), se emplearon camarones de la época cálida del año (mayo – julio), los cuales fueron colectados en salinidades de 28 – 32 ups y temperaturas de 29 - 32°C y

fueron aclimatados en el laboratorio por tres días a 30 ups y 20°C y posteriormente se emplearon tres tratamientos de aclimatación: 20°, 25° y 30°C manteniendo constante la salinidad y empleando dos tiempos de ajuste (8 y 13 días).

La tasa de calentamiento para obtener la temperatura crítica máxima y la temperatura letal fue de 1°C/min. Los indicadores de estrés térmico fueron: desequilibrio inicial (DI), desequilibrio completo (DC), curvatura inicial de la cola (CI), curvatura completa de la cola (CC) y pérdida total del movimiento (PM), la TCM se asoció con DC y la temperatura letal con la PM. Los resultados señalaron que al aumentar la temperatura de aclimatación, se incrementó a su vez la temperatura a la cual los camarones respondían a la influencia del factor.

La respuesta de estrés térmico presentó una relación inversa con la temperatura de aclimatación es decir, a medida que aumentó la temperatura de aclimatación la muerte de los camarones aconteció en tiempos más breves.

Las TCM obtenidas fueron: 37.0, 41.0 y 41.6°C, en tanto que las TL alcanzaron: 41.8, y 43.5°C para las temperaturas de aclimatación de 20°, 25° y 30°C respectivamente, estos valores se ubican por arriba de los encontrados por nosotros en la presente investigación.

Zein Eldin y Griffith (1968) han reportado que las postlarvas de *P. aztecus* presentan una mayor tolerancia térmica en salinidades altas que en medios diluidos.

Wiesepape, *et al.*, (1972) aclimataron postlarvas de camarón café a tres temperaturas (24°, 29° y 34°C) y posteriormente las expusieron a nueve temperaturas letales para cada temperatura de aclimatación (36 – 37.6°C, 38 – 39.6°C y 38.6 – 40.2°C respectivamente), ellos encontraron una relación directa entre temperatura de aclimatación y tiempo de supervivencia. También examinaron el tiempo de resistencia térmica de las postlarvas a distintas salinidades y temperaturas de aclimatación, encontrando que el tiempo de resistencia se incrementó con la temperatura de aclimatación y decreció con el incremento en la temperatura letal. Cuando la salinidad de aclimatación disminuyó las postlarvas resistieron mejor las altas temperaturas, esta respuesta es considerada una adaptación para permitir a las postlarvas resistir altas temperaturas cuando se encuentran en bahías de baja salinidad.

En relación a las causas de muerte en crustáceos en altas temperaturas, es probable que ésta sea debida a la pérdida de la coordinación nerviosa, el desbalance en la concentración del sodio y del potasio en la hemolinfa y al efecto directo de la temperatura sobre el sistema muscular, como ha sido reportado para *Astacus pallipes* (Bowler, 1963b).

En otras investigaciones se ha encontrado que entre los sistemas fisiológicos o funciones que pueden fallar en o cerca de las temperaturas letales se encuentran las tasas metabólicas, tasa cardíaca, síntesis de proteínas, así como la energía canalizada para reparar el daño térmico (Stillman y Somero, 1996; Stillman y Somero, 2000; Hofmann y Somero, 1996b).

Por otra parte, en relación a los mecanismos y procesos involucrados en la respuesta termal de los organismos, cabe señalar los siguientes aspectos que brindan un panorama del estado actual del conocimiento en el tema.

Uno de los principales descubrimientos en Bioquímica y Biología Celular durante la última parte del siglo pasado, fue el hallazgo de un grupo diverso de proteínas conocidas como chaperones moleculares, las cuales desempeñan papeles esenciales en el plegamiento y compartimentalización de las proteínas en todos los tipos de células (Ellis, 1996^{a,b}; Ellis y van der Vies, 1991; Parsell y Lindquist, 1993).

Los chaperones moleculares permiten que las reglas termodinámicas del plegamiento de las proteínas que fueron descubiertas bajo condiciones “in vitro” sean seguidas en el ambiente

complejo de los fluidos celulares. Los chaperones fueron descubiertos por tratamientos a altas temperaturas y por esta razón fueron llamados proteínas de shock térmico (hsp's), estas proteínas desempeñan un papel crítico, dado que ayudan a guiar el plegamiento de las proteínas y su compartimentalización a través de la vida de la célula y cuando ésta es sujeta a estres que desnaturalizan las proteínas, los chaperones desempeñan misiones vitales de rescate que restauran las proteínas desdobladas a sus estados nativos funcionales.

Algunos chaperones como en el caso de la familia de los 70KDa, se unen a proteínas desdobladas en sus sitios hidrofóbicos, por lo que recubren estos sitios de interacciones con otras proteínas desdobladas y previenen la agregación de éstas. El rompimiento del ATP enlazado a la hsp 70, libera el polipéptido enlazado, al menos transitoriamente lo que le proporciona una oportunidad de plegamiento. La unión y liberación puede repetirse por muchos ciclos, en c/u de los cuales hay ruptura de ATP, a medida que el polipéptido busca una nueva configuración de plegamiento. La energía debe ser provista por la hidrólisis del ATP, para asegurar que el plegamiento ocurra, el proceso es denominado Rutas de plegamiento productivo.

La operación de la maquinaria de los chaperones, incrementa de manera significativa el costo de producción de proteínas y estos costos bajo condiciones de estres térmico desempeñan un papel importante en las relaciones térmicas de los organismos.

Durante el estres térmico, los costos de asegurar que las proteínas adquieran y retengan sus estados nativos se incrementan aún más, a medida que la respuesta de "shock por calor está en desarrollo y los chaperones inducidos por estres son sintetizados, a menudo a expensas de la exclusión de la síntesis de otras clases de proteínas.

A diferencia de los chaperones empleados para la síntesis de proteínas, los chaperones inducidos por estres térmico parecen no ser esenciales para la vida. Sin embargo, cuando los organismos carecen de éstas, sus rangos de tolerancia térmica pueden ser muy atenuados y la modificación de temperatura resulta un factor en extremo peligroso.

Varias de las respuestas a "shock" por calor exhiben variación que refleja tanto la historia evolutiva de las especies, como los procesos de aclimatación y aclimatización que han encarado de forma reciente. Las clases de "hsp's" pueden variar considerablemente en diferentes especies, por razones que aún se desconocen, las hsp 70 son las más fuertemente inducidas en la mayoría de los animales (Parsell *et al.*, 1993).

Se ha reportado variación entre diferentes especies adaptadas a regímenes térmicos distintos, en relación a varios aspectos del proceso de inducción a la respuesta termal en los siguientes aspectos:

- La temperatura a la cual es inducida la síntesis de hsp's: temperatura umbral de inducción (T_{on}).
- La temperatura a la cual ocurre la máxima síntesis de hsp's (T_{peak}).
- Los límites térmicos superiores para la síntesis de hsp's (T_{off}).

Este tipo de variación adaptativa a la temperatura, es encontrada aún entre especies de géneros estrechamente relacionados, que han evolucionado bajo diferentes rangos de temperatura del hábitat. Además, la respuesta de "shock" exhibe un considerable grado de plasticidad fenotípica en distintos organismos de la misma especie aclimatados y aclimatizados, al menos en términos de la temperatura umbral de inducción y la temperatura de síntesis máxima.

Existe por ende, variación adaptativa sustancial en la respuesta de "shock" térmico, parte de la cual parece vinculada genéticamente y otra que es modificable en respuesta a la historia termal reciente. En conjunto esta variación puede desempeñar papeles críticos en realizar ajustes finos en el organismo para responder a las condiciones térmicas que encuentra y a determinar los patrones de distribución biogeográfica de las especies.

La intensidad del “shock” térmico es en esencia el producto de la temperatura de estrés multiplicada por la tasa a la cual ocurre la elevación en temperatura y la duración del tiempo de exposición al estrés de temperatura.

En estudios realizados con caracoles del género *Tegula* que presentan una distribución distinta entre la zona sub-mareal e intermareal, se ha reportado que los valores de T_{on} y T_{peak} , pueden variar debido al proceso de aclimatación y aclimatización, estos valores son distintos entre los especímenes que habitan los distintos estratos, de acuerdo al nivel de influencia de la marea, pero el límite térmico superior para la síntesis de proteína no cambia con el proceso de aclimatización, por lo que esta última respuesta al stress termal puede estar fijada genéticamente (Tomanek y Somero, 1999).

El tiempo requerido para iniciar la respuesta de “shock” térmico y completar la síntesis de “hsp’s”, varía entre organismos por diversas razones relacionadas con su filogenia y la severidad del estrés térmico al cual se exponen. En contraste con las bacterias, los organismos multicelulares presentan respuestas cinéticas más lentas en la regulación de genes y su traducción, lo que retrasa el tiempo para desplegar la respuesta al “shock” térmico.

Para enfrentarse con el estrés térmico los organismos necesitan:

- Restaurar las estructuras de las proteínas dañadas, por medio de las “hsp’s”.
- Ubicar y degradar las proteínas dañadas irreversiblemente que no pueden ser rescatadas.
- Reemplazar estas proteínas degradadas a través de la nueva síntesis de proteínas.

Estos tres requerimientos para la homeostasis de las proteínas tienen implicaciones para las demandas de energía que encaran los organismos sujetos a estrés térmico. La mayoría de las clases de “hsp’s” en común con los chaperones moleculares requieren ATP para su funcionamiento. El proceso de asistencia de un solo polipéptido puede requerir docenas a cientos de moléculas de ATP, lo mismo ocurre con la proteólisis de las proteínas que no pueden repararse (Hersko y Ciechanover, 1992).

Por ende, los eventos relacionados con el daño termal a las proteínas puede ser un importante componente del balance de energía global de un organismo y las ramificaciones ecológicas del daño térmico puede ser considerable.

Los efectos de la temperatura sobre las proteínas, pueden desempeñar un papel importante en establecer los límites superiores de distribución de especies intermareales. Asimismo, los límites de distribución de los organismos ectotérmicos se ven limitados por las interacciones proteína – temperatura que conducen a:

- i) Perturbación de las propiedades cinéticas como el caso de la K_m y K_{cat} y por lo tanto el funcionamiento metabólico sub-óptimo.
- ii) Daño a la estructura de las proteínas que conduce a altos costos energéticos y perturbación de la homeostasis de éstas.
- iii) La cesación de la síntesis de proteínas, cuyos límites de tolerancia térmica no pueden ser modificados por aclimatación.

Una de las posibles causas de la muerte térmica, podría ser una acumulación descontrolada de “hsp’s” como resultado del daño térmico a los controles de regulación de la respuesta de “shock” térmico. Dado que las proteínas de “shock” térmico son sintetizadas de manera preferencial, una síntesis masiva de “hsp’s” podría estar enlazada con una severa disminución de otros tipos de proteínas, conduciendo a una pérdida en la homeostasis.

En principio el estrés por calor pudiera ser disminuido en parte por la acumulación de solutos de bajo peso molecular, que favorecen la formación del estado plegado compacto de las proteínas. Este chaperonamiento químico pudiera complementar las actividades de las proteínas chaperonas. La trehalosa es un poderoso estabilizador de las proteínas y membranas bajo condiciones de estrés, incluyendo aquellos generados por calor y desecación extrema y es utilizado por un conjunto diverso de organismos para enfrentarse con tales eventos.

Entre las propiedades de las membranas que parecen más sensitivas al cambio de temperatura, está la transmisión sináptica. El estudio de Cossins *et al.*, (1977), mostró cambios en aclimatación en las propiedades físicas de los sinaptosomas que estuvieron estrechamente relacionados con un gran número de cambios en el comportamiento que podrían afectar la supervivencia.

Baldwin y Hochachka (1970), encontraron que cuando se comparan especímenes de trucha arco iris aclimatadas al frío y al calor, la enzima encontrada en truchas aclimatadas a 18°C difiere de aquellas en truchas aclimatadas a 2°C, en que las primeras rápidamente pierden la habilidad de unir la ACh, a medida que la temperatura decreció por debajo de los 15°C. No se conoce si las diferencias encontradas en las cinéticas de estos grupos reflejan diferentes isoformas de la enzima o diferencias en los lípidos que rodean a la proteína.

En un estudio sobre cangrejos porcelánidos del género *Petrolisthes* de diversos hábitat: templado, subtropical y tropical y que a su vez difieren en sus posiciones verticales a lo largo del gradiente sub-mareal a alto intermareal (Stillman y Somero, 2000), cuando se comparan sus temperaturas letales medias con el rango de variación de temperatura de su hábitat, se encontró que la diferencia entre la temperatura máxima del hábitat y la TL₅₀ decrece con la elevación de la temperatura de adaptación.

Esto significa que las especies adaptadas a altas temperaturas, son las especies que viven más cercanas a sus máximos térmicos. Varias de estas especies pueden encontrar temperaturas potencialmente letales en su hábitat. En tanto las especies de hábitats fríos pueden encontrar temperaturas máximas del hábitat que son alrededor de 10 – 12°C inferiores a su TL₅₀.

Los resultados obtenidos en *P. aztecus* reafirman lo encontrado por los autores señalados, dado que el límite térmico superior del camarón café se ubica entre 38° – 39.0°C, dependiendo de la época del año y en condiciones de época cálida, es posible encontrar temperaturas de 34° a 35°C en el hábitat de la especie, las que estarían en el umbral de la zona sub-letal para estos camarones.

Las altas temperaturas que no son letales en corto plazo, pueden no obstante limitar la distribución de los organismos, debido a que el incremento en la cantidad de energía requerida para reparar el daño térmico a las proteínas, influye en el balance energético del organismo disminuyendo su capacidad de respuesta, por lo que puede ser demasiado costoso persistir en un ambiente de alta temperatura, aún si el incremento en el nivel del factor no es inmediatamente letal.

EFEECTO DE LA SALINIDAD, TEMPERATURA Y SUSTRATO EN LA SOBREVIVENCIA Y REGULACIÓN DEL MEDIO INTERNO DEL CAMARÓN CAFÉ *P. aztecus* (Ives) DE LA LAGUNA DE TAMIAHUA, VERACRUZ.

11.1. INTRODUCCION.

En contraste con la relativa estabilidad del mar, las aguas de estuarios y en particular los cuerpos de aguas salobres, se caracterizan por registrar amplias y periódicas fluctuaciones de salinidad y temperatura, entre otros parámetros abióticos. La magnitud y tasa de cambio en los factores mencionados está determinada en gran medida por las condiciones geográficas, meteorológicas e hidrológicas de la localidad (Lockwood, 1976).

Estas entidades ambientales afectan directamente el crecimiento y la supervivencia de los organismos acuáticos que viven en los sistemas de aguas salobres (Williams, 1960; Zein Eldin y Griffith, 1966; Hughes, 1969).

Es por tanto, un prerequisite básico para los organismos que habitan estos ambientes tan fluctuantes, tener la capacidad de responder de forma adecuada y ajustarse a tales cambios mediante procesos fisiológicos, bioquímicos y de comportamiento, manteniendo sus fluidos corporales (volumen de agua y contenido de iones) a un nivel adecuado para el funcionamiento óptimo de los procesos metabólicos que mantienen la vida (Gilles, 1975).

Dentro de los crustáceos, los camarones peneidos exhiben un ciclo de vida complejo, que incluyen migraciones entre aguas oceánicas y estuarinas. Este ciclo se inicia cuando los ejemplares adultos, llevan a cabo la reproducción en aguas marinas, donde posteriormente toma lugar el desarrollo larvario; las postlarvas se mueven introduciéndose en aguas estuarinas en las que permanecerán hasta el estado de subadulto (Pearson, 1939; Williams, 1955). Durante el desarrollo de la fase postlarval a la fase subadulto se ven expuestos a amplias fluctuaciones, principalmente de los factores salinidad, temperatura y oxígeno disuelto, que repercuten en su distribución y supervivencia (Zein-Eldin y Griffith, 1966).

Considerando la gran importancia socioeconómica que tiene el recurso camaronero en México y en vista de que su explotación en su ambiente natural ha alcanzado sus niveles de máxima captura, se ha despertado el interés en realizar diversas investigaciones que aporten conocimientos cada vez más precisos sobre la biología y ecología de estas especies y que a la vez permita desarrollar la información útil y necesaria para generar o modificar las técnicas de semicultivo y cultivo de estos crustáceos.

Uno de los temas que ha sido abordado con mayor interés por éstas investigaciones son los estudios de osmorregulación en camarones, ya que resulta razonable suponer que al delimitar las condiciones de isosmoticidad requeridas por las diferentes fases del desarrollo de la especie, el trabajo osmótico sería mínimo y se canalizaría mayor energía hacia el crecimiento, disminuyendo al mismo tiempo la mortalidad natural (Pannikar, 1968).

De esta manera muchos estudios se han realizado a la fecha en varias especies de peneidos (Williams, 1960; Mc Farland y Lee, 1963; Zein-Eldin y Griffith, 1968; Venkataramiah, *et. al.*, 1975; Sánchez, 1979; Bishop, *et. al.*, 1980; Díaz y Latournerié, 1980; Ozuna, 2000; Cano y Latournerié, 2003) y en particular sobre la especie *P. aztecus*, de interés en el presente trabajo; tales investigaciones han dilucidado las capacidades y mecanismos osmorregulatorios, así como la supervivencia de la especie en diferentes condiciones de salinidad y temperatura, en distintas fases de su desarrollo. Asimismo, se ha llegado a conocer que las principales estructuras relacionadas con el control de agua e iones en estos crustáceos son las glándulas antenales, las branquias y el intestino (Krogh, 1965; Kamemoto y Tullis 1972; Dall *et al.*, 1990), siendo aquí donde actúan los mecanismos osmorregulatorios.

Sin embargo, entre las preguntas que resultan de especial interés y se carece de información, se encuentra el tiempo mínimo que necesita un determinado estado de desarrollo de la especie para ajustar su medio interno a cambios de salinidad y temperatura; así como la secuencia de estos cambios y los niveles que alcanzan las concentraciones de los iones inorgánicos en este proceso de ajuste.

Es preciso considerar que estos iones tienen propiedades osmóticas por los que son influenciados por los cambios en las concentraciones externas. Cuando en particular ocurre una dilución del medio, la reducción en la salinidad ocasiona que los organismos pierdan iones a través de la superficie corporal, branquias y la orina, el contenido celular de iones es perturbado y penetra agua a la célula por ósmosis, proveniente del fluido extracelular. Si este efecto llega a ser prolongado o si se sobrepasan los límites de tolerancia de la especie, los organismos perecerán.

Dentro de la gran diversidad de crustáceos representada en los sistemas lagunares costeros, se pueden distinguir en forma general dos tipos de regulación del medio interno en relación al ambiente:

- a) Osmorreguladores.- Son aquellos organismos capaces de tolerar un rango más o menos amplio de salinidad, manteniendo sus fluidos internos hipertónicos al medio externo cuando éste se ha diluido e hipotónicos o isotónicos cuando la concentración externa se incrementa.
- b) Osmoconformadores.- Son aquellos que mantienen sus concentraciones isotónicas con las del medio exterior ante cualquier cambio que éste último manifieste.

La especie *P.aztecus* se ubica entre los osmorreguladores con un patrón general de hiperhiporegulación. No obstante, se debe tomar en cuenta que el intervalo de salinidad tolerada y los grados de hiper e hipotonicidad son mantenidos de manera distinta de acuerdo al estado de desarrollo del que se trate. Sin embargo, también debe considerarse que no hay un patrón ontogenético establecido en este sentido, por lo que las capacidades osmorregulatorias de cada especie y estado del ciclo de vida parecen ser un rasgo adaptativo que puede cambiar marcadamente durante el desarrollo, acorde a las demandas del ambiente (Dall, 1981; Dall, *et al.*, 1990).

La distribución de la especie en el ambiente natural en relación a la salinidad, ha sido encontrada desde 0.22 ups hasta 69 ups como lo citan Gunter y Hall (1963). Por otra parte Wengert (1972) capturó un gran número de postlarvas (11-15 mm) de las costas de Louisiana dentro del rango de 0.8 – 5.99 ups. En la desembocadura del Mississippi, Perry *et al.*, (1974) colectaron postlarvas de 9 a 22 mm en un rango de 2 a 25 ups. Sin embargo, la mayoría de los ejemplares fueron capturados en el intervalo de 2-5 ups. Venkataramiah, *et al.*, (1974), Biesiot (1975) encontraron que la amplitud del rango de tolerancia a la salinidad en *P.aztecus* es dependiente de la talla, habiendo registrado una relación inversa en este tenor a partir del estado de postlarva (aprox. 16-25 mm) hasta la fase adulta.

Los procesos responsables de llevar a cabo la osmorregulación del medio interno en estos animales son: la reducción en la permeabilidad de la superficie corporal, la tolerancia a nivel celular de las variaciones en la concentración de la hemolinfa, la reabsorción de agua e iones por las glándulas antenales y la capacidad para transportar iones inorgánicos en contra de gradientes de concentración a través de la superficie branquial. Asociado con este último mecanismo, se ha desarrollado un sistema de captación activa con gran afinidad por estos iones inorgánicos (Lockwood, 1960, Prosser, 1991).

Este proceso de incorporación activa de iones tiene un gran significado fisiológico, puesto que entre los solutos encontrados en los seres vivos, los iones inorgánicos son muy importantes ya que participan como cofactores en muchas reacciones enzimáticas y en la formación de gradientes químicos que funcionan como reservas de energía potencial e influyen a la vez la permeabilidad de las membranas biológicas para otros solutos de gran importancia (Gilles, 1975).

Dado que la osmorregulación es un proceso en el que repercuten las condiciones físico-químicas del medio, el mantenimiento de la homeostasis en la concentración de la hemolinfa y las relaciones iónicas en estos organismos, requiere no sólo el funcionamiento de los mecanismos básicos de transporte de iones, sino también algún método para regular las tasas de transporte.

Diversos autores (Shaw, 1959 a; 1959 b; Lockwood, 1960; Prosser, 1991; Ozuna, 2000), han señalado que los principales factores que influyen la tasa de captación activa de iones son: la concentración de la hemolinfa, la concentración del medio circundante y la temperatura. Este último factor se consideró en el presente estudio, como una variable que influye directamente sobre la aclimatación del medio interno de los camarones en respuesta a cambios bruscos de salinidad, además de que en el ambiente natural de referencia, la temperatura se manifiesta de manera distinta, acorde a la estación del año.

Con respecto a los niveles de concentración de la hemolinfa, se ha reportado que en el acocil *Astacus pallipes*, al ocurrir un decremento en su nivel “normal” de sodio en un 5 a 6%, la tasa de captación activa de este ión se incrementa (Shaw, 1959 b). Una activación similar del mismo mecanismo, ha sido encontrado en otros crustáceos como el cangrejo *Potamon niloticus* después de una disminución en la concentración de sus fluidos corporales (Lockwood, 1960).

En referencia a la concentración del medio externo, se ha observado que cuando éste se diluye, la tasa de transporte activo de iones hacia el medio interno de los animales se incrementa, esto se evidencia por el hecho de que los crustáceos que habitan medios diluidos, han desarrollado sistemas de transporte activo con una mayor afinidad que aquellas especies que viven en ambientes más salinos (Shaw, 1961).

Es interesante señalar en relación a la regulación de la tasa de transporte activo, que los dos factores citados anteriormente están íntimamente vinculados. Sin embargo, la influencia de la temperatura por su parte puede considerarse como el principal factor modulador de la tasa de captación activa de iones, puesto que afecta directamente la velocidad de las reacciones enzimáticas y como es conocido, este mecanismo de osmorregulación es desempeñado por las enzimas ATP-asas (Quin y Lane, 1966). Por lo tanto un incremento o decremento en la temperatura ocasiona un desequilibrio entre la pérdida y captación de iones, favoreciendo o menoscabando una rápida estabilización del equilibrio dinámico mantenido entre el medio interno de los organismos y su entorno.

En este sentido, es fundamental conocer y comprender dentro del contexto del ambiente natural, las respuestas fisiológicas de estos camarones en diferentes niveles del factor temperatura.

Dado que en el hábitat natural, los organismos son afectados por una serie de interacciones de los factores abióticos del medio, se han estudiado también los efectos de las combinaciones de salinidad y temperatura con respecto a la sobrevivencia de la especie, puesto que se ha demostrado que la temperatura influye sobre el rango de salinidad en el que se distribuyen los organismos (Kinne, 1970; Venkataramiah, *et al.*, 1974).

Los peneidos pasan la mayor parte de su vida en contacto con el fondo. La estructura del fondo como los pastos marinos desempeñan un papel importante en defensa de la depredación y en la selección de hábitat. Juveniles de algunas especies son encontrados en asociación con pastos y algas.

El sustrato tiene diversas propiedades que pueden influir en el enterramiento y en la alimentación: la distribución del tamaño de partícula, espacio de los poros y la porosidad, contenido de agua, tixotropía, contenido de materia orgánica y presencia de otros organismos.

Los peneidos generalmente prefieren sedimentos finos y la mayoría de las especies prefieren sustratos con alto contenido de lodo, probablemente porque es más fácil enterrarse en estos. Los juveniles de *P. aztecus* y *P. duorarum* prefieren sedimentos que contienen > de 50% de lodo, los juveniles de *P. setiferus* se ubican frecuentemente sobre sedimentos con un contenido menor. En la fase adulta, *P. aztecus* y *P. setiferus* extienden su rango para incluir sustratos con un contenido de lodo de 10%.

La profundidad, la distribución del tamaño de partículas y el contenido de carbono orgánico en los sedimentos, generalmente están interrelacionados. Los sedimentos más finos que se ubican en áreas

protegidas de acción de las olas, tienen un alto contenido de carbono orgánico, debido a que está compuesto de una fracción importante de limos. En el Golfo de México la distribución de los peneidos está correlacionado con los niveles de carbono orgánico, el contenido varía entre 0.3 – 0.7%.

Williams (1958) encontró que *P. duorarum* seleccionaba principalmente sustratos gruesos (arena de conchas), en tanto que *P. setiferus* y *P. aztecus* preferían sustratos más suaves con lodo. Las postlarvas de estas dos especies también prefieren sustratos finos (Aldrich *et al.*, 1968).

Rulifson (1981) examinó si el tamaño, la densidad poblacional, la salinidad y temperatura afectaban la selección de sustrato en tres especies de camarones juveniles: *P. aztecus*, *P. setiferus* y *P. duorarum*. Todos los tamaños (73 – 156 mm de Lt) prefirieron un sustrato conteniendo entre 21 y 49% de arena (63 – 250 μm). A medida que los juveniles de *P. aztecus* crecieron y se movieron a salinidades mayores, sus preferencias cambiaron hacia sustratos con un contenido mayor de arena.

Aunque existen diferencias entre las especies, la mayoría de los peneidos prefieren sedimentos con un tamaño de partícula debajo de 1 mm y por arriba de 62 μm . Las posibles razones de esto incluyen la disponibilidad de alimento, los problemas asociados con la respiración cuando están enterrados y la facilidad o dificultad de enterrarse en diferentes grados, la selección de hábitat también puede ser importante.

En sedimentos muy finos los camarones presentan problemas para respirar y por eso los evitan. Cuando están enterrados, estos organismos irrigan sus branquias captando agua a través de un tubo de respiración formado por los apéndices anteriores, periódicamente se revierte el flujo de agua en la cámara branquial, para limpiarla, durante este proceso en sustratos finos la cámara branquial puede colmatarse, proceso que no ocurre en sedimentos más gruesos.

Las relaciones de los peneidos con los sedimentos también puede explicarse por la selección de hábitats, el sustrato puede ser un factor por medio del cual los camarones reconocen las áreas de crianza y desove. La selección de un sustrato particular puede conducir a mayores densidades poblacionales en áreas particulares e incrementar la probabilidad de un apareamiento exitoso. También el enterramiento es un importante medio de defensa de los depredadores, por lo que es una considerable ventaja selectiva tener la capacidad de enterrarse en cualquier sustrato.

Hill (1985), mostró que la duración de la emergencia nocturna está relacionada directamente con la temperatura y se ubica en 350 min/noche a 24-26°C a menos de 50 min/noche a 16°C. Fuss y Ogren (1966) encontraron una correlación positiva entre la duración de la emergencia nocturna de *P. duorarum* y temperaturas por debajo de 26°C. También reportaron que la temperatura tiene un efecto diferencial con el tamaño, los camarones pequeños emergen más frecuentemente que los grandes a bajas temperaturas y en temperaturas altas (> 33°C) *P. duorarum* emergió aún durante el día.

Por ende, considerando los resultados obtenidos en las diversas investigaciones realizadas sobre estos aspectos, una de las principales motivaciones del presente trabajo, se origina a partir de que los mencionados estudios se han realizado en camarones de la especie *P. aztecus*, pero en organismos provenientes de poblaciones de distinta latitud como lo representan una zona templada (Costas de Carolina del Norte y de Texas, USA) y una tropical (Laguna de Mandinga, Ver).

Con este criterio, se eligió llevar a cabo la presente investigación en la laguna de Tamiahua, Ver., que puede considerarse como una zona de transición entre ambas áreas. Se partió además de la hipótesis: **“de que los procesos de aclimatación en las diferentes zonas geográficas, pueden dar origen a razas fisiológicas entre poblaciones de una misma especie”** (Vernberg, 1962; Muus, 1967; Segal, 1967; Latournerié *et al.*, 1980). En consideración de lo anterior, surge la validez de aplicación de los resultados para el sitio en donde son generados, si es que se pretende implementar actividades de cultivo.

En virtud de los conceptos referidos, se planteó evaluar el efecto que tienen los cambios abruptos de salinidad y temperatura sobre los ajustes en el medio interno y la supervivencia de camarones juveniles de la especie *P.aztecus* Ives de la laguna de Tamiahua, Ver. Asimismo, considerando que se trata de una zona donde las condiciones climáticas son distintas en las épocas contrastantes del año (Invierno y Verano), se plantearon los siguientes objetivos particulares:

- Comparar las diferencias que pudieran existir en cuanto a la regulación del medio interno y la supervivencia, en camarones juveniles de la especie *P.aztecus* provenientes de la laguna de Tamiahua, Ver., debidas a los factores: salinidad, temperatura, sustrato y época del año.
- Encontrar las condiciones de salinidad y temperatura óptimas para la supervivencia de estos camarones.
- Delimitar el punto isosmótico de la especie en estado juvenil.
- Sugerir condiciones que sean consideradas en actividades acuaculturales para la especie en esta importante zona camaronera del Golfo de México.

11.2 MATERIALES Y MÉTODOS.

11.2.1. Diseño de Tratamientos.

A) Regulación del medio interno.

Se realizaron tres tipos de experimentos para evaluar el efecto de la salinidad y la temperatura, sobre el tiempo mínimo de ajuste que requiere el camarón café *P. aztecus* en estado juvenil para estabilizar su medio interno (las concentraciones de los iones Na^+ y K^+ y la Presión Osmótica Total (P.O.T.) de la hemolinfa), considerando la estacionalidad del año:

- I. Cambio de salinidad a temperatura constante.
- II. Cambio de temperatura a salinidad constante.
- III. Efecto combinado de ambos factores.

La modificación en los niveles de los factores se efectuó de acuerdo a aquellos medidos en el ambiente natural, bajo las consideraciones teóricas del investigador. (Ver Tabla 11.2.1).

TABLA 11.2.1 DISEÑO DE TRATAMIENTOS.
Regulación del medio interno de *P. aztecus*.

MES	CONDICIONES DE COLECTA (ups/T°C)	INDICES MORFOMETRICOS ($\mu \pm \sigma / \sqrt{n}$)	TIPO DE EXPERIMENTO	INDICES EVALUADO
ENERO	35 / 22	P.H.(g): 5.7 ± 0.2 Lt(cm): 6.8 ± 0.1 (M:H): 1:1 n=64	I. 35ups → 17ups a 18°C II. 18°C → 25°C a 35‰ III. 35ups → 17ups y 18°C → 25°C	[Na ⁺] [K ⁺] P.O.T.
ABRIL	34 / 24	P.H.(g): 4.6 ± 2.3 Lt(cm): 6.2 ± 1.2 (M:H): 1:3 n=113	I. 34ups → 17ups a 24°C II. 24°C → 30°C a 34ups III. 34ups → 17ups y 28°C → 22°C	[Na ⁺] [K ⁺]
MAYO	34 / 28	P.H.(g): 3.0 ± 0.9 Lt(cm): 5.6 ± 0.4 (M:H): 1:1 n=94	I. 34ups → 17ups a 28°C II. 28°C → 25°C a 34ups III. 34ups → 17ups y 31°C → 28°C	[Na ⁺] [K ⁺]
JUNIO	27 / 31	P.H.(g): 3.3 ± 0.8 Lt(cm): 5.6 ± 0.5 (M:H): 1:1 n=64	I. 27ups → 17ups a 30°C III. 27ups → 17ups y 31°C → 28°C	[Na ⁺] [K ⁺] P.O.T.

Para este tipo de experimentos se tomaron al azar muestras de n=30 de los camarones recolectados en cada muestreo, los cuales se depositaron en un acuario y fueron sometidos a las condiciones de variación de los factores referidos (Tabla 11.2.1.) para cada uno de los tratamientos. En este caso se midieron como índices fisiológicos de respuesta, la presión osmótica total y las concentraciones de iones sodio (Na^+) y potasio (K^+) del suero de los camarones a los siguientes tiempos: t_0 , t_3 , t_6 , t_{12} , t_{24} , t_{48} , t_{72} y t_{96} horas.

La hemolinfa se extrajo por punción de la membrana tóraco-abdominal con una pipeta Pasteur enjuagada previamente con anticoagulante (Oxalato de amonio al 5%). En ocasiones en que se extrajo muy poco volumen de hemolinfa de un solo ejemplar, fue necesario agrupar a dos o tres camarones en un solo vial de almacenamiento por cada tiempo de medición. La mayoría de las veces las muestras fueron etiquetadas y congeladas para su análisis posterior.

En el laboratorio las muestras fueron descongeladas y desfibrinadas con una aguja de disección, posterior a este proceso se centrifugaron a 10,000 revoluciones por minuto (RPM) durante 15 minutos para extraer el sobrenadante (suero); una muestra del suero se diluyó (1:200) y se procedió a leer directamente en un fotómetro de flama modelo Corning 400. Las concentraciones de los iones Na^+ y K^+ se determinaron indirectamente por medio de una curva patrón realizada por triplicado.

La medición de la presión osmótica total se realizó por medio de un osmómetro semi –automático Osmette (Precision System) ± 1 mOsm, el cual fue previamente estandarizado con soluciones patrón de 100 – 1000 mOsm, los volúmenes de muestra empleados fueron de al menos 0.1 ml, cuando la cantidad de muestra disponible fue menor, éstas se incorporaron en estándares de concentración conocida y fueron medidos por diferencia. Los datos en miliosmololes fueron transformados a valores en g/l, considerando que $1000 \text{ mOsm} = 34.0 \text{ g/l}$ ($\text{g/l} = \text{ups} = \% \text{ S}$), (Prosser, 1991).

No se realizó una separación de machos y hembras, ya que se ha reportado que no existen diferencias intersexuales en el comportamiento osmorregulatorio de la especie (Espina, *et. al.*, 1976).

B) Supervivencia.

En la preparación de los medios experimentales se empleó agua de mar (34 ups), Instant Ocean, la cual fue diluida con agua de la llave desclorada, en los casos necesarios para ajustarla a la salinidad deseada. De igual manera la temperatura, cuando fue necesario se mantuvo constante con termostatos fijos y regulables.

La supervivencia se midió registrando el número de organismos que permanecieron vivos a los tiempos: t_0 , t_3 , t_6 , t_{12} , t_{24} , t_{48} , t_{72} y t_{96} horas. Los organismos que sobrevivieron 96 h fueron considerados sobrevivientes indefinidos. Asimismo, se registraron características como natación desorientada, grado de actividad y necrosis del tejido. Cabe mencionar que al igual que en los experimentos de aclimatación del medio interno, los camarones fueron cambiados bruscamente de las condiciones de aclimatación a las experimentales.

El sustrato fue introducido como una variable categórica, para evaluar el efecto que tiene sobre la supervivencia de la especie, ya que de acuerdo al comportamiento de enterramiento de la misma, podría ser considerado como un mecanismo que amortigüe el efecto de la modificación de la salinidad y la temperatura (Venkataramiah, *et. al.*, 1974).

Considerando lo antes mencionado se planteó el diseño de tratamientos que se muestra en la Tabla 11.2.2. El tamaño de la muestra ($n = 10 - 15$), se determinó con base en la disponibilidad de organismos, infraestructura del laboratorio y por el diseño mismo de la investigación.

Al inicio y final de estos experimentos, se tomaron muestras de hemolinfa para analizar los niveles alcanzados por los índices fisiológicos evaluados, en relación a las variables de estudio.

C) Análisis Estadístico.

Para el análisis de los experimentos de medio interno se empleó estadística paramétrica y no paramétrica (ANOVA por ranks de dos factores sin réplica: prueba de Friedman), y a continuación el procedimiento de comparaciones múltiples: prueba de Newman - Keuls (Zar, 1974).

Los resultados de supervivencia fueron analizados empleando dos estrategias de acuerdo al tipo de variables explicativas consideradas en el diseño de tratamientos (Tabla 11.2.2.), en primera instancia se empleó el modelo de regresión a través del análisis de regresión polinomial del tipo:

$$Z = \beta_0 + \beta_1 X + \beta_2 Y + \beta_3 X^2 + \beta_4 XY + \beta_5 Y^2$$

El modelo contiene términos lineales (x , y), cuadráticos (x^2 , y^2) y de productos cruzados ($x \cdot y$), los coeficientes (β 's 1 – 5), indican las tasas de cambio de cada uno de los términos señalados, cuando uno varía y los demás se mantienen constantes, β_0 representa la media general de los datos en cada tratamiento.

El modelo permitió ajustar los datos de sobrevivencia ante la combinación de los factores salinidad, temperatura, sustrato y época del año, y a continuación se empleó el análisis gráfico de superficie de respuesta por medio de la técnica de isopletas (Box, *et al.*, 1978). El segundo enfoque consideró el modelo de diseño de experimentos por medio del análisis factorial.

Debido a que el diseño de tratamientos considera que cada combinación de los factores es una sola réplica, a pesar de que se tuvieron al menos 10 ejemplares en cada condición experimental, el cálculo del error del análisis de varianza se realizó ensayando diversas rutinas, donde la variación residual incorporó por separado a cada una de las variables explicativas y tomando en cuenta como el mejor modelo, aquel que minimizó los cuadrados medios del error experimental y cuyo valor del coeficiente de determinación del ajuste (r^2) fuera el mayor de todas las posibles combinaciones. Se emplearon los paquetes estadísticos STATISTICA versión 7.0 y SPSS 10.0 para los diversos análisis.

TABLA 11.2.2 DISEÑO DE TRATAMIENTOS PARA EVALUAR LA SOBREVIVENCIA DE *P. aztecus* ANTE LA INTERACCION DE LOS FACTORES SALINIDAD, TEMPERATURA, SUSTRATO Y EPOCA DEL AÑO.

EPOCA	Temperatura °C	Sustrato	4 ups	14 ups	24 ups	34 ups
FRIA Colectas: (34-35ups) (22° - 24°C)	24	CON				
		SIN				
	30	CON				
		SIN				
CALIDA Colectas: (27-34ups) (28° - 31°C)	20	CON				
		SIN				
	30	CON				
		SIN				

11.3. RESULTADOS.

A) Regulación del medio interno.

Durante la época fría del año (Enero), se tiene la respuesta de ajuste de los camarones ante los tres tipos de combinaciones ensayadas: cambio de salinidad a temperatura constante, cambio de temperatura a salinidad constante y el efecto combinado de ambos factores (Tabla 11.3.1; Figura 11.3.1), para el caso de la época cálida (Junio) sólo se presentan los ensayos uno y tres.

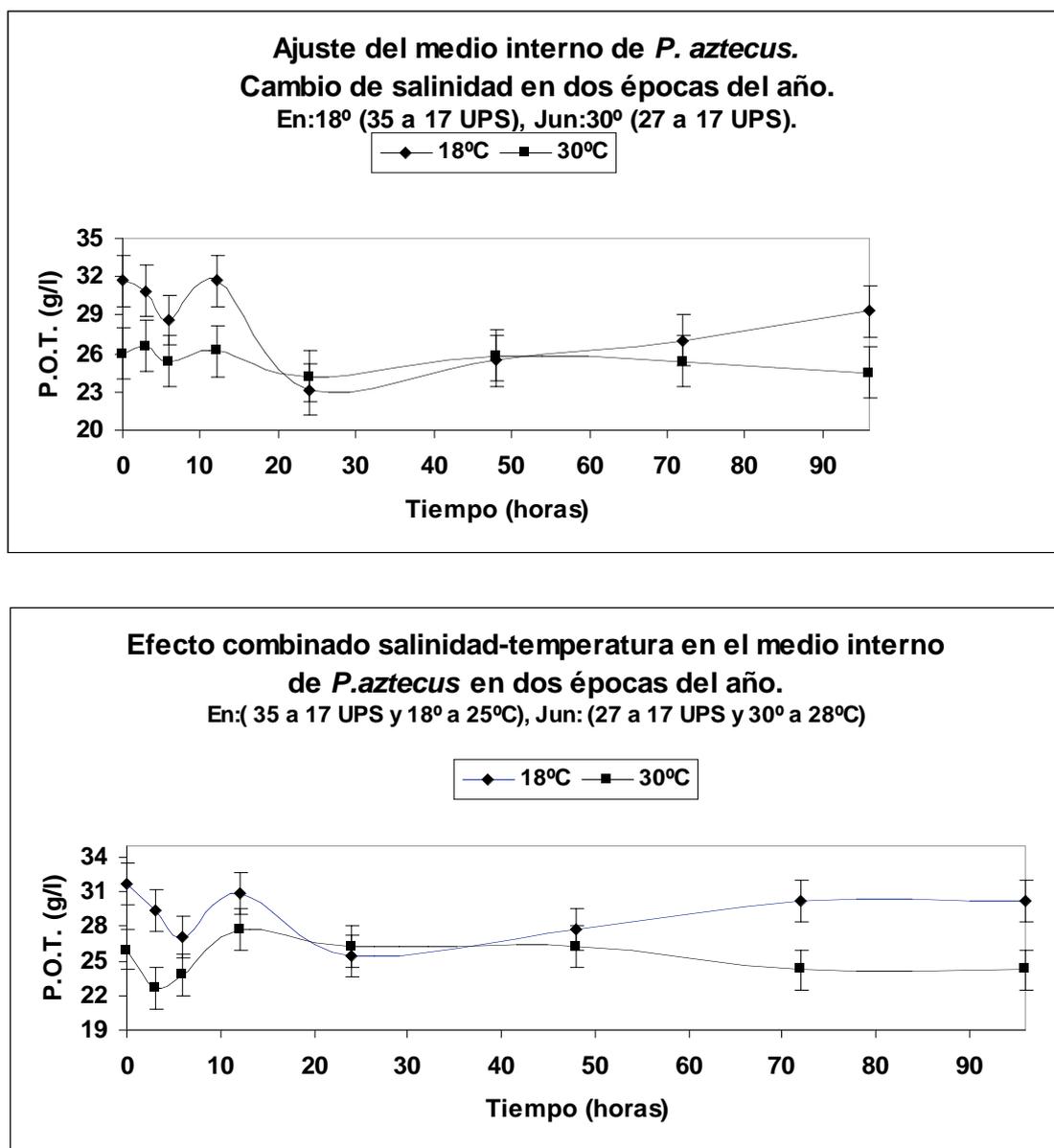


Figura 11.3.1. Efecto de la estacionalidad en la regulación osmótica del medio interno de *P. aztecus*, ante cambios de salinidad y salinidad – temperatura.

TABLA 11.3.1 Regulación del medio interno de *P.aztecus* (g/l). Modificaciones en la POT e iones de la hemolinfa en relación al tiempo, salinidad, temperatura y época del año.

MES	Tipo de Experimento	Indice Fisiológico	T ₀	T _{3h}	T _{6h}	T _{12h}	T _{24h}	T _{48h}	T _{72h}	T _{96h}
Enero	I. 35ups→17ups a 18°C	P.O.T. [Na ⁺] [K ⁺]	31.66	30.89	28.61	31.66	23.16	25.48	27.02	29.34
			15.23	15.56	14.34	13.12	11.89	13.85	13.85	14.1
			1.38	1.2	0.93	1.55	0.8	1.39	1.34	1.28
Enero	II. 18°C→25°C a 35ups	P.O.T. [Na ⁺] [K ⁺]	31.66	30.89	29.34	31.66	29.34	30.12	30.12	30.12
			15.23	16.78	15.31	15.8	16.05	16.29	15.8	16.29
			1.38	1.27	1.22	1.39	1.55	1.47	1.42	1.52
Enero	III.35ups→17u ps y 18°C→25°C	P.O.T. [Na ⁺] [K ⁺]	31.66	29.34	27.02	30.89	25.48	27.8	30.16	30.16
			15.23	15.31	14.58	15.56	13.85	13.6	13.85	13.85
			1.38	1.3	1.07	1.06	1.12	1.16	1.19	1.04
Abril	I.34ups→17ups a 24°C	[Na ⁺] [K ⁺]	8.72	7.02	7.26	7.51	8.13	7.6	7.75	7.62
			0.49	0.59	0.64	0.68	0.69	0.79	0.68	0.7
			8.72	8.48	7.26	8.24	8.76	7.6	8.24	7.75
Abril	II.24°C→30°C a 34ups	[Na ⁺] [K ⁺]	8.72	8.48	7.26	8.24	8.76	7.6	8.24	7.75
			0.49	0.64	0.54	0.68	0.64	0.56	0.76	0.78
			8.72	8.48	7.5	ND	ND	ND	ND	ND
Abril	III.34ups→17u ps y 24°C a 30°C	[Na ⁺] [K ⁺]	8.72	8.48	7.5	ND	ND	ND	ND	ND
			0.49	0.63	0.68	ND	ND	ND	ND	ND
			8.72	8.48	7.5	ND	ND	ND	ND	ND
Mayo	I. 34ups→17ups a 28°C	[Na ⁺] [K ⁺]	16.04	12.13	10.92	10.43	11.73	11.69	8.57	7.4
			0.7	0.63	1.03	0.46	0.69	0.6	0.66	0.52
			8.85	8.97	8.48	9.62	10.04	9.95	10.0	10.0
Mayo	II. 28°C→25°C a 34ups	[Na ⁺] [K ⁺]	8.85	8.97	8.48	9.62	10.04	9.95	10.0	10.0
			0.73	0.73	0.84	0.73	0.68	0.66	0.67	0.67
			16.04	13.8	12.22	12.49	9.45	10.59	9.43	7.32
Mayo	III.34ups→17u ps y 28°C→25°C	[Na ⁺] [K ⁺]	16.04	13.8	12.22	12.49	9.45	10.59	9.43	7.32
			0.7	1.1	0.75	0.46	0.81	0.51	0.53	0.57
			26.0	26.6	25.4	26.2	24.2	25.8	25.4	24.5
Junio	I.27ups→17ups a 30°C	P.O.T. [Na ⁺] [K ⁺]	26.0	26.6	25.4	26.2	24.2	25.8	25.4	24.5
			7.87	7.02	7.02	7.02	7.02	6.78	6.78	6.78
			0.56	0.58	0.61	0.61	0.69	0.64	0.61	0.61
Junio	III.27ups→17u ps y 30°C→28°C	P.O.T. [Na ⁺] [K ⁺]	26.0	22.6	23.8	27.8	26.2	26.2	24.2	24.2
			7.87	6.78	6.78	7.26	6.78	6.78	6.78	6.78
			0.56	0.54	0.66	0.64	0.64	0.64	0.61	0.69

N.D = No determinado por muerte de los organismos. ups= unidades prácticas de salinidad = ‰ S

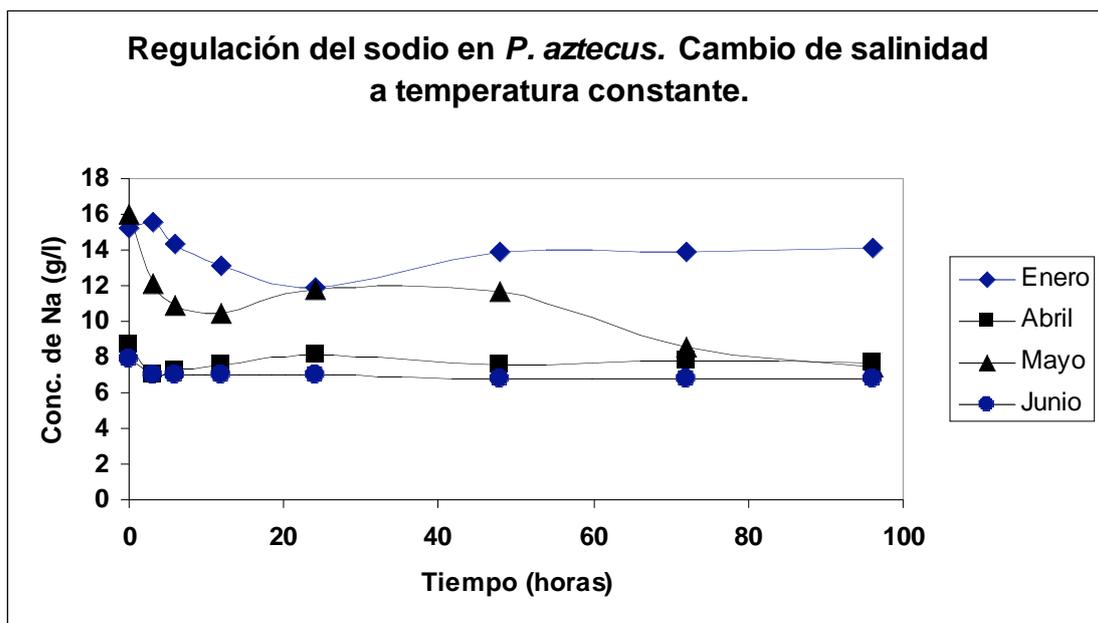
La tendencia de los cambios en las concentraciones de la hemolinfa de los camarones en los tres experimentos sigue un comportamiento similar. No obstante la magnitud de los cambios es diferente, siendo mayores en el experimento de cambio de salinidad (23.16 a 31.66 g/l), intermedio en el caso del efecto combinado de ambos factores (25.49 a 30.89 g/l) y mínimo en el relacionado con el cambio de temperatura (29.34 a 31.66 g/l). Un hecho relevante se reconoce en la magnitud del gradiente hemolinfa - medio interno que presentan los camarones, siendo este mayor en todos los casos para los organismos de la época fría.

El contraste entre épocas se realizó por medio de un ANOVA paramétrico y no paramétrico de dos factores sin réplica, en ambos casos el resultado indicó que el efecto de cambio de salinidad es significativo $F = 10.36$, $p < 0.01$. La interacción salinidad – temperatura tiene un efecto mayor $F = 18.33$, $p < 0.003$. Ante el cambio de salinidad, la compensación se alcanza a las 96 horas a 18°C (Enero) y a las 48 horas a 30°C (Junio). Ante el efecto combinado Salinidad - Temperatura la estabilización se alcanza en ambos casos a las 72 horas.

Iones.

En virtud de que los tamaños de muestra son reducidos y no se pueden garantizar los supuestos de homogeneidad de varianzas y de normalidad de las poblaciones, se optó por emplear estadística no paramétrica para todas las comparaciones de aquí en adelante. La comparación de la regulación de los iones Na^+ y K^+ se tiene completa para los cuatro meses dentro de las dos épocas (Enero, Abril, Mayo y Junio), (Tabla 11.3.1) y en los tres tipos de experimentos (excepto Junio).

En relación al primer tipo de ensayo. La regulación del sodio y potasio es diferente en los distintos meses del año cuando los camarones se sujetan a un cambio de salinidad a temperatura constante. $X^2 = 106.01$ $p < 0.001$ y $X^2 = 95.21$ $p < 0.001$ respectivamente. La concentración del medio interno de los camarones es aproximadamente el doble durante los meses fríos del año. El tiempo no influye significativamente en este proceso, aunque las mayores variaciones ocurren entre las 6 a 12 horas de realizado el cambio. La compensación se alcanza a las 48 horas para el sodio y 72 horas para el potasio.



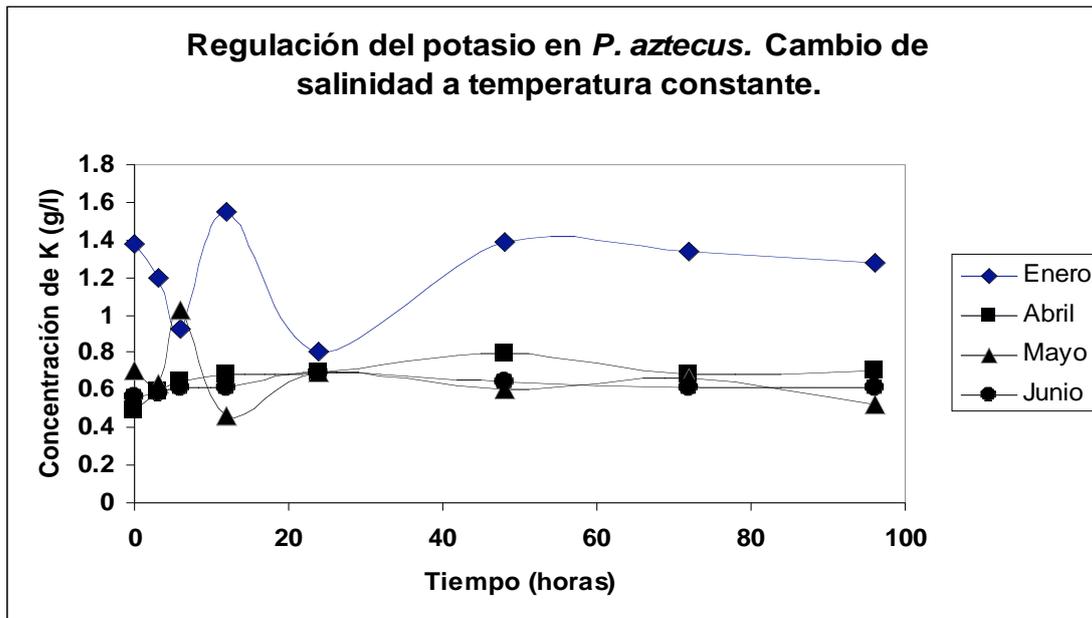
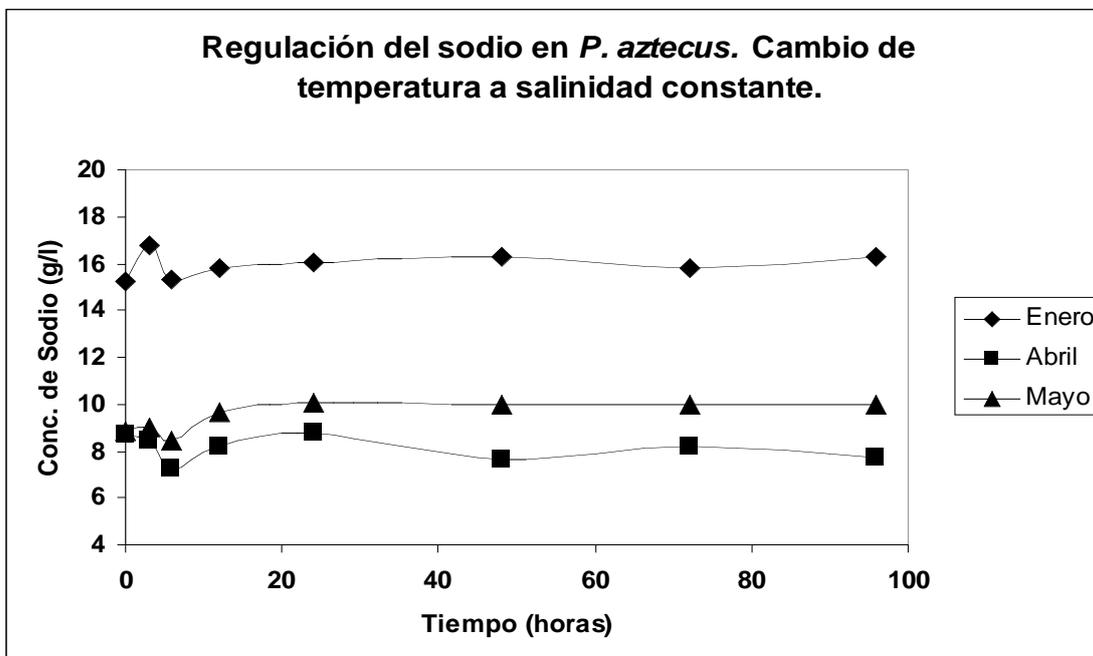


Figura 11.3.2. Regulación del sodio y potasio en el camarón café, ante un cambio de salinidad a temperatura constante. Enero: 35 a 17 UPS en 18°C, Abril: 34 a 17 UPS en 24°C, Mayo: 34 a 17 UPS en 28°C, Junio: 27 a 17 UPS en 30°C.

El cambio de temperatura a salinidad constante afecta significativamente la regulación del sodio y potasio en *P. aztecus*. $X^2 = 91.85$ $p < 0.001$ para el sodio y $X^2 = 80.2$ $p < 0.001$ para el potasio. Los cambios más marcados acontecen durante las primeras 12 horas de la transferencia, a partir de las 24 horas el medio interno tiende a estabilizarse, observándose una compensación completa a las 48 horas (Figura 11.3.3).



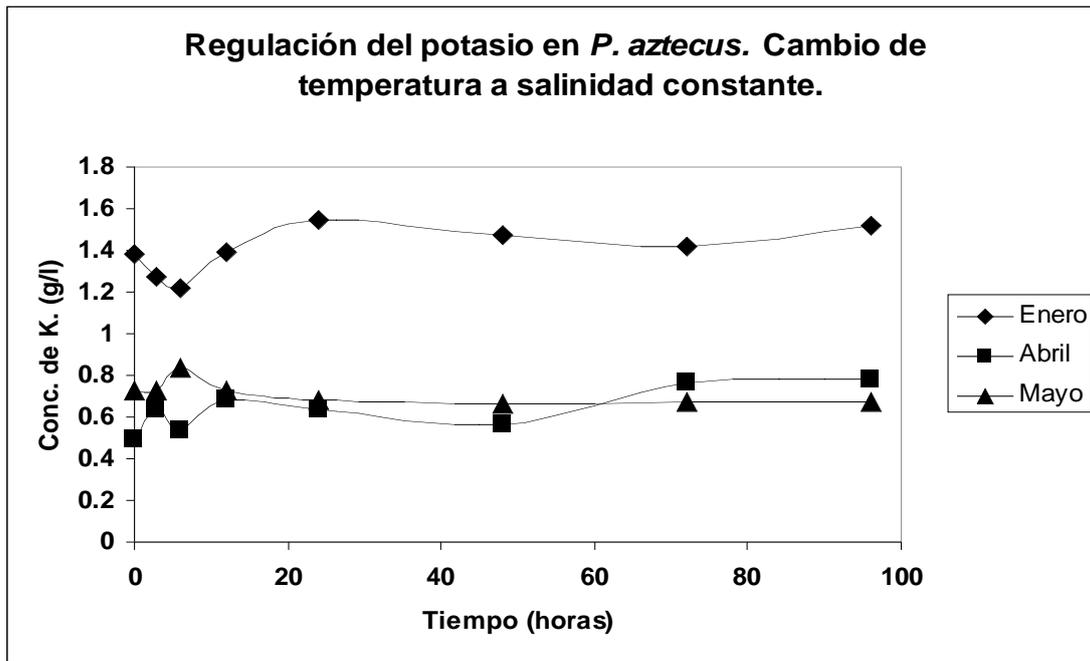
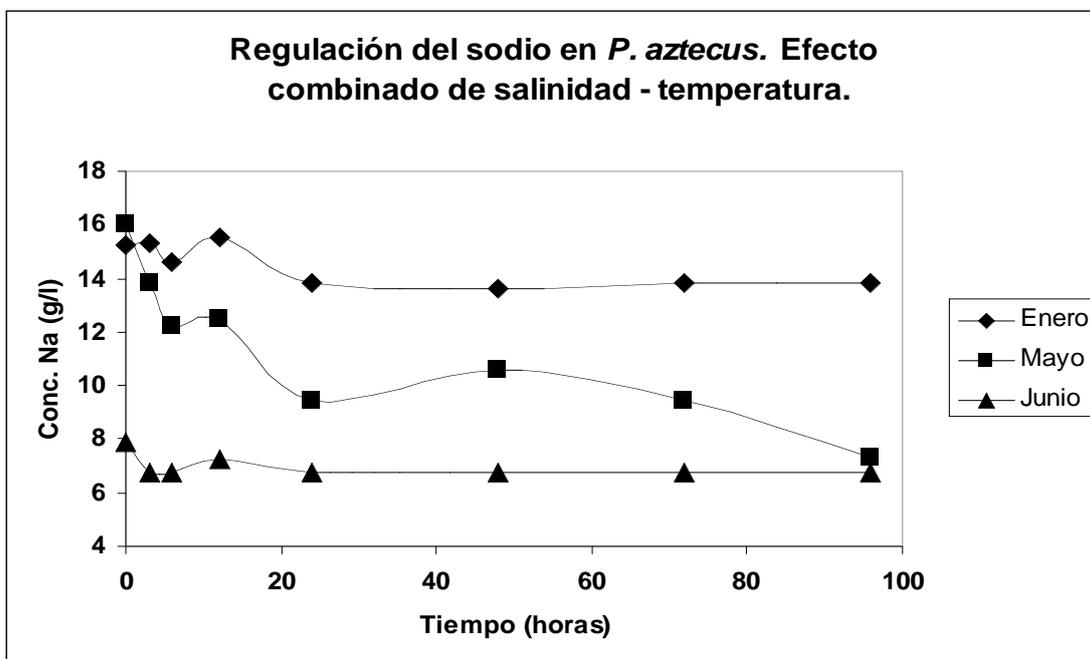


Figura 11.3.3. Regulación del sodio y potasio en el camarón café, ante un cambio de temperatura a salinidad constante. Enero: 18° a 25°C en 35 UPS, Abril: 24° a 30°C en 34 UPS, Mayo: 28° a 25°C en 34 UPS.

Los resultados del ANOVA **salinidad – temperatura**, denotaron que el efecto combinado de estos factores altera significativamente la regulación del sodio $X^2 = 98.45$ $p < 0.001$ y el potasio $X^2 = 79.4$ $p < 0.001$ en *P. aztecus* y el nuevo equilibrio se alcanza a las 24 horas para ambos iones (Figura 11.3.4).



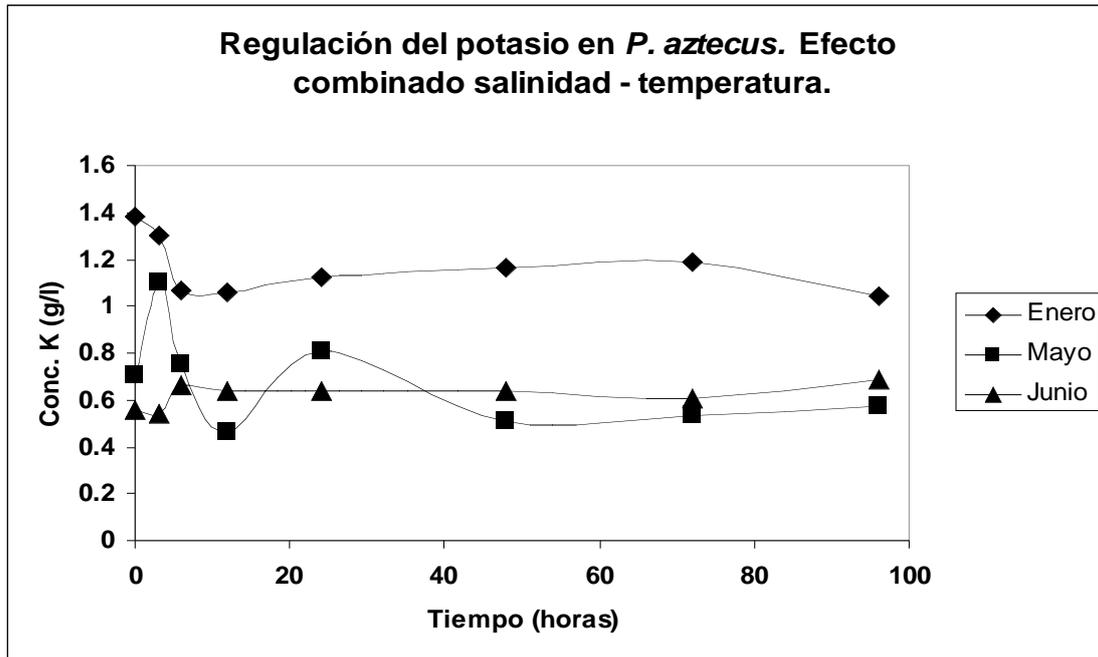


Figura 11.3.4. Regulación del sodio y potasio en el camarón café, ante el efecto combinado de salinidad – temperatura. Enero: 35 a 17 UPS y 18° a 25°C, Mayo: 34 a 17 UPS y 28° a 25°C, Junio: 27 a 17 UPS y 30° a 28°C.

En relación a los índices fisiológicos del medio interno evaluados después de 96 horas de sobrevivencia, no fue posible tener suficientes datos de acuerdo al diseño planeado (ver Tabla 11.2.2), además ocurrió la pérdida accidental de varias muestras que fueron desechadas por descompostura del sistema de refrigeración donde se almacenaban.

En salinidades de 4 ups la sobrevivencia fue casi nula. Sin embargo, es posible distinguir la tendencia que se manifiesta en los datos al modificarse los niveles de los factores probados.

De manera general para ambas épocas y distintos niveles del factor temperatura, se aprecia que el comportamiento de la POT y los iones sodio y potasio, tienden a elevarse conforme la salinidad del medio externo se incrementa. No obstante, los grados de independencia que son mantenidos en relación a éste son distintos.

Para la época fría se observa (Tabla 11.3.2), que la concentración del sodio a 30°C se mantiene a un nivel más independiente que a 24°C para los tratamientos de 14 UPS con y sin sustrato y a 24 ups sin sustrato, que son las únicas condiciones donde pueden realizarse comparaciones. Sin embargo, por tratarse de valores puntuales no puede aseverarse que existan diferencias significativas. En el caso del ión potasio se observan valores más altos para las mismas condiciones.

En la época cálida a 20°C, que fue la temperatura en donde más datos se obtuvieron, se distingue de manera general que a 4 y 14 ups para ambos iones, la condición con sustrato presenta valores mayores en contraste con la condición sin sustrato, para la POT no se encontraron diferencias significativas.

Tabla 11.3.2. Concentraciones del medio interno (g/l) de camarones juveniles después de 96 horas de exposición a distintas combinaciones de salinidad – temperatura – sustrato en dos épocas del año.

EPOCA	T °C	Sustrato	S A L I N I D A D (u p s).											
			4			14			24			34		
			P.O.T.	Na ⁺	K ⁺	P.O.T.	Na ⁺	K ⁺	P.O.T.	Na ⁺	K ⁺	P.O.T.	Na ⁺	K ⁺
FRIA	24	con	ND	ND	ND	ND	10.4	2.66	ND	ND	ND	ND	15.31	1.02
		sin	ND	ND	ND	ND	10.9	0.79	ND	12.9	0.83	ND	16.77	0.96
	30	con	ND	ND	ND	24.4	8.75	0.76	ND	ND	ND	ND	ND	ND
		sin	ND	ND	ND	24.4	9.31	0.86	26.8	12.2	1.16	ND	ND	ND
CALIDA	20	con	19.0	2.38	0.31	22.5	8.54	0.8	25.3	9.94	0.88	ND	ND	ND
		sin	19.0	1.4	0.31	20.3	5.33	0.51	23.4	10.1	1.07	31.17	11.2	0.99
	30	con	ND	ND	ND	23.1	6.76	0.65	ND	ND	ND	ND	ND	ND
		sin	ND	ND	ND	19.4	6.77	0.53	ND	ND	ND	ND	ND	ND

P.O.T.= Presión osmótica total de la hemolinfa. N.D.= No determinado. El sombreado leve indica pérdida accidental de muestras. Los valores representan el promedio de tres organismos para cada medición.

Por otra parte, es importante denotar que a 24 ups, la POT se encuentra en una condición isosmótica o muy cercana a ésta (Figura 11.3.5.).

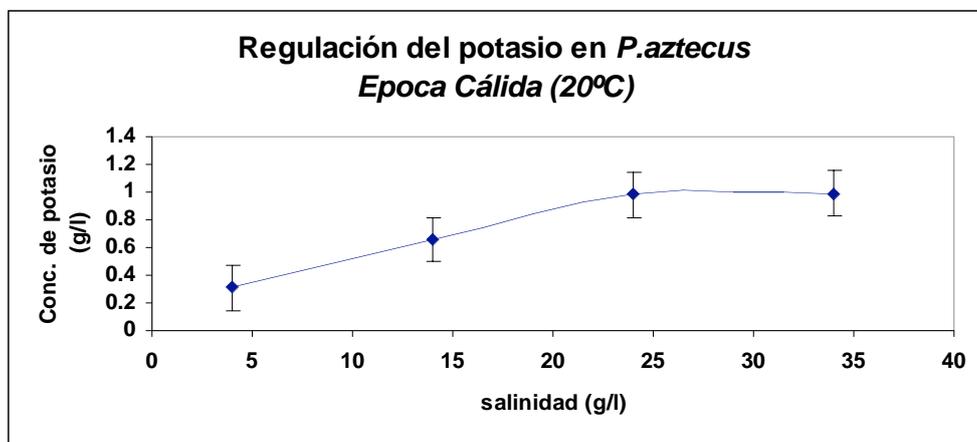
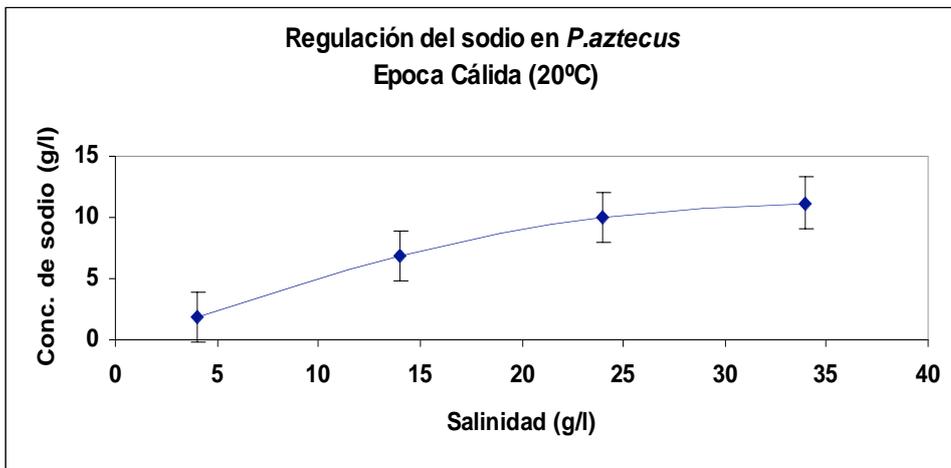
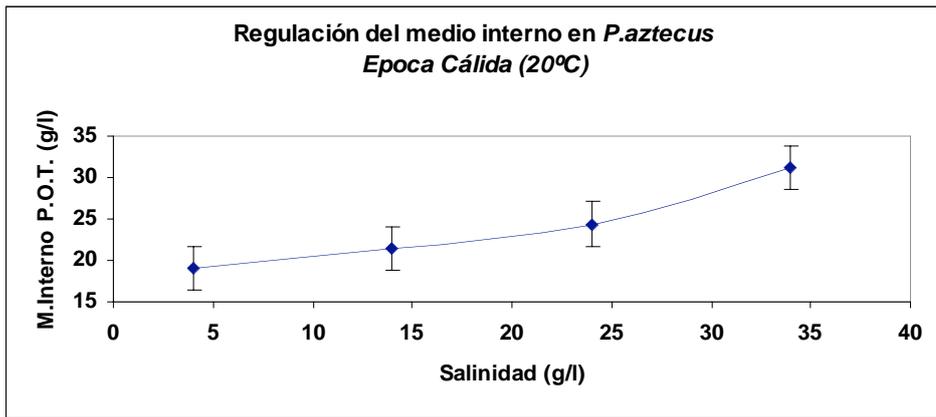
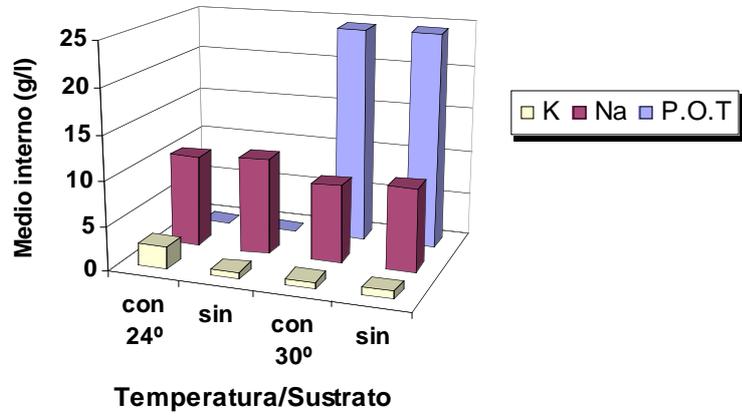


Fig.11.3.5. Regulación del medio interno e iones en *P.aztecus* juvenil después de 96 horas de exposición a distintas salinidades en ausencia de sustrato.

Estos resultados permiten observar que en el rango de salinidad de 4 – 24 ups, los camarones juveniles de la especie *P. aztecus* son hiperosmoreguladores, en tanto que en 34 ups presentan regulación hipoosmótica.

En la Figura 11.3.6. se presenta el contraste entre épocas para la regulación del medio interno y iones de *P. aztecus* a la salinidad de 14 ups, resulta evidente que en la época fría los niveles de solutos totales e iones presentan valores mayores que aquellos obtenidos en la temporada cálida, lo que parece indicar un patrón de aclimatización distinto entre épocas.

Efecto de la temperatura y sustrato sobre el medio interno de *P.aztecus* en la época fría.



Efecto de la temperatura y sustrato sobre el medio interno de *P.aztecus* en la época cálida.

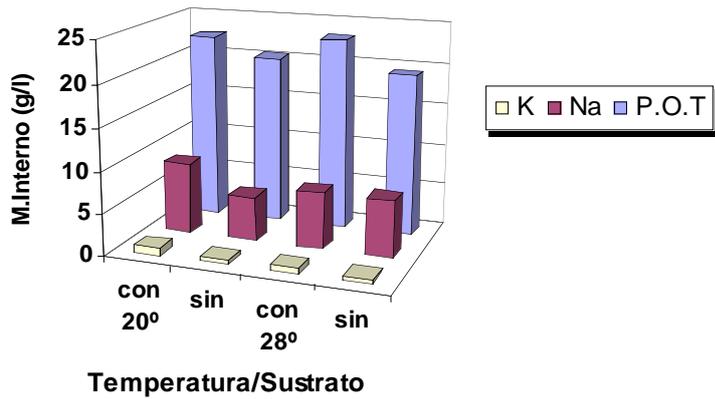


Figura 11.3.6. Niveles de la presión osmótica total e iones de la hemolinfa del camarón café, a la salinidad de 14 ups y en distintas combinaciones de temperatura – sustrato y época del año.

B) Supervivencia.

Las tablas 11.3.3. y 11.3.4. presentan los valores de la supervivencia de los camarones *P. aztecus* ante la combinaci3n de los factores ensayados en las dos 3pocas del a1o.

Tabla 11.3.3. Supervivencia del camar3n caf3 ante cambios bruscos de salinidad, temperatura y sustrato durante la 3poca fr3a del a1o.

Temp. °C	Sustrato	Tiempo (h)	SOBREVIVENCIA (%)			
			SALINIDADES (ups)			
			4	14	24	34
24 ± 1°C	CON	3	100	100	100	100
		6	54.5	100	100	100
		12	0	100	100	100
		24	0	100	100	100
		36	0	100	100	100
		48	0	100	100	100
		72	0	100	100	100
		96	0	100	100	100
	SIN	3	100	100	100	100
		6	90.9	100	100	100
		12	27.3	100	100	100
		24	9.1	100	100	100
		36	0	100	100	100
		48	0	100	100	100
		72	0	100	100	100
		96	0	100	100	100
30 ± 1°C	CON	3	100	80	0	0
		6	10	80	0	0
		12	0	50	0	0
		24	0	50	0	0
		36	0	50	0	0
		48	0	50	0	0
		72	0	40	0	0
		96	0	40	0	0
	SIN	3	60	100	100	100
		6	0	100	100	100
		12	0	100	100	100
		24	0	90	100	100
		36	0	90	100	100
		48	0	90	100	90
		72	0	80	100	90
		96	0	60	80	90

Tabla 11.3.4. Supervivencia del camarón café ante cambios bruscos de salinidad, temperatura y sustrato durante la época cálida del año.

Temp. °C	Sustrato	Tiempo (h)	S O B R E V I V E N C I A (%)				
			S A L I N I D A D E S (u p s)				
			4	14	24	34	
20 ± 1°C	CON	3	100	100	100	100	
		6	93	100	100	100	
		12	50	100	100	100	
		24	50	100	100	100	
		36	50	100	100	100	
		48	21	100	100	100	
		72	21	100	100	100	
		96	7	100	100	100	
		SIN	3	100	100	100	100
	6		86	100	100	100	
	12		50	100	100	100	
	24		43	100	100	100	
	36		43	100	100	100	
	48		28	100	100	100	
	72		14	100	100	100	
	96		14	100	100	100	
	30 ± 1°C		CON	3	100	100	100
		6		100	100	100	0
12		100		100	100	0	
24		90		100	100	0	
36		90		100	100	0	
48		80		90	100	0	
72		70		90	100	0	
96		70		90	100	0	
SIN		3		100	100	100	100
		6	100	100	100	100	
		12	100	100	100	100	
		24	60	100	100	100	
		36	60	100	100	100	
		48	50	100	100	100	
		72	20	100	100	100	
		96	20	100	100	100	

En general la supervivencia fue óptima en el intervalo de salinidad de 14 – 34 ups para ambas épocas, excepto las condiciones con sustrato en 24 y 34 ups de época fría y 34 ups de época cálida, donde la mortalidad fue total.

La baja salinidad (4 ups) tuvo un efecto negativo en la sobrevivencia en todas las combinaciones de temperatura – sustrato en los camarones de la época fría del año, los cuales no toleraron más de 24 h a la exposición de estos factores.

Con la finalidad de denotar las principales tendencias en la respuesta de los camarones ante los factores ensayados, se presentan los valores de sobrevivencia promedio de *P. aztecus* comparando ambas épocas ante las combinaciones salinidad – tiempo de exposición (Fig. 11.3.7.), así como el efecto de la presencia – ausencia de sustrato para cada época – temperatura y salinidades examinadas (Fig. 11.3.8.).

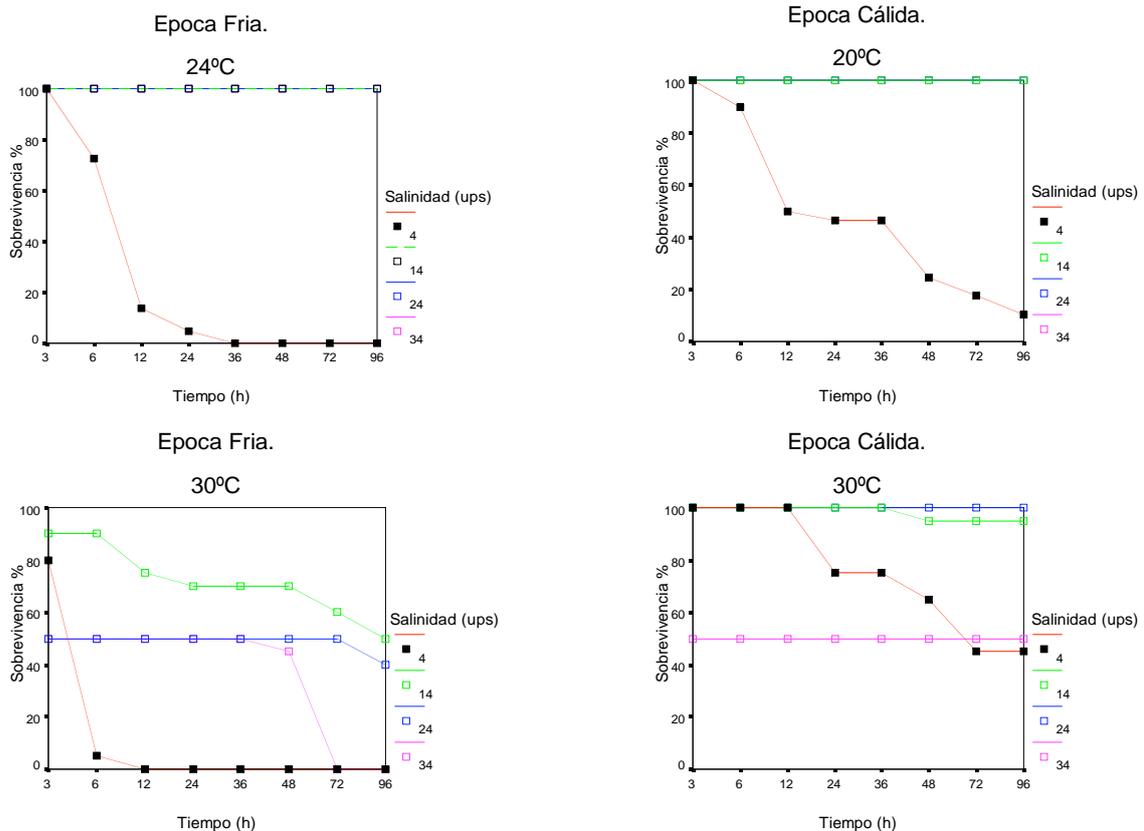


Figura 11.3.7. Sobrevivencia promedio de *P. aztecus* en distintas combinaciones de salinidad – tiempo: Comparación de épocas.

En 4 ups tolerancia fue mayor en camarones de Verano aunque con baja sobrevivencia (7- 20%) después de 96 h de exposición (Fig. 11.3.7.). La condición alta temperatura (30°C) con sustrato en ésta época tuvo una sobrevivencia del 70%.

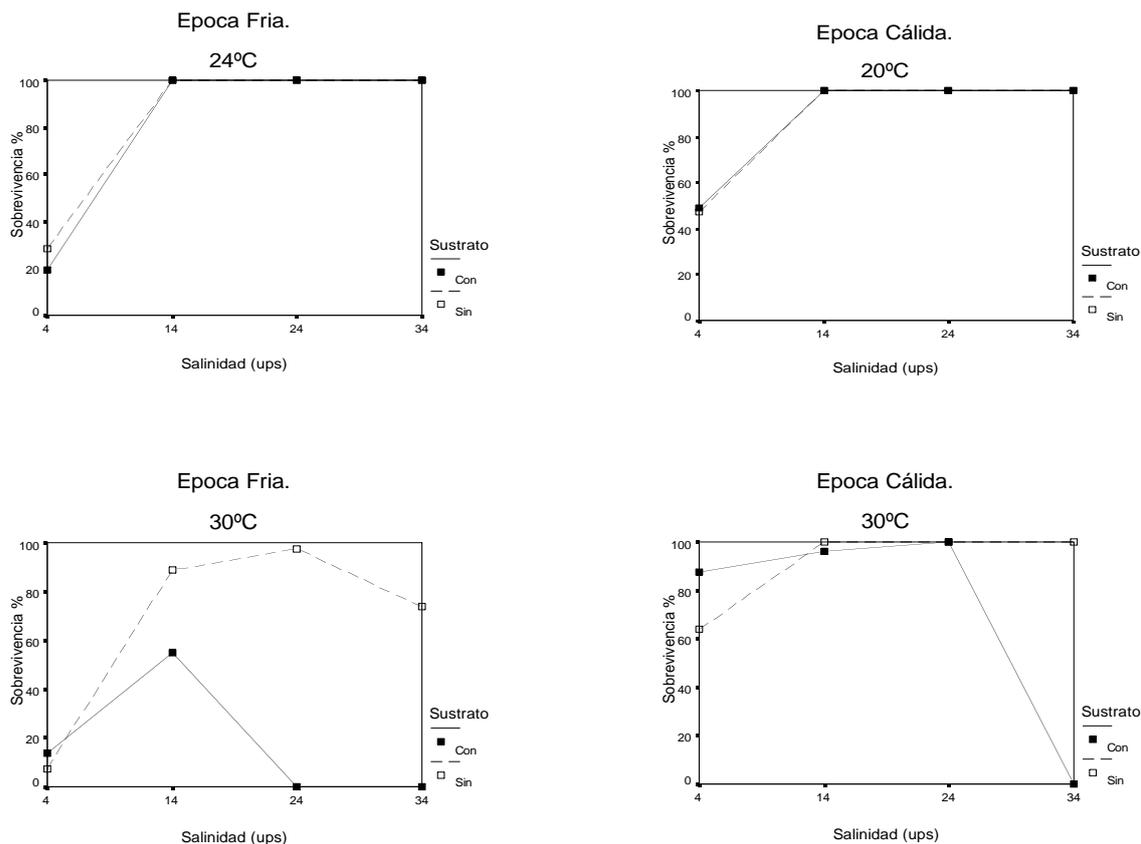


Figura 11.3.8. Sobrevivencia promedio del camarón café en distintas salinidades: Efecto de temperatura y sustrato en dos épocas del año.

Los camarones toleran el estrés abrupto de dilución del medio externo en cortos lapsos de exposición (3 – 6 h), con sobrevivencias del 80 – 100% en ambas épocas del año a temperaturas bajas e intermedias (20 – 24°C), (Fig. 11.3.7.). La condición alta temperatura – baja salinidad de época fría resulta letal.

En la época cálida a 30°C, la capacidad de respuesta se incrementa incluso en baja salinidad (4 ups = 70% de sobrevivencia) después de 96 h de exposición en la combinación con sustrato, donde este factor parece ejercer un efecto positivo en la sobrevivencia de *P. aztecus*.

No obstante, el sustrato en combinación con alta salinidad – alta temperatura resulta letal a los camarones de Verano.

Asimismo, en salinidades de 24 – 34 ups y alta temperatura inusual para organismos de época fría, la sobrevivencia es nula (Fig. 11.3.8.).

La Tabla 11.3.5 presenta los modelos ajustados de los polinomios que predicen la sobrevivencia de *P. aztecus*, ante la combinación de los factores salinidad y tiempo de exposición, manteniendo constantes los factores época del año, temperatura y sustrato en sus dos modalidades.

De los términos referidos en el polinomio, los efectos lineales de salinidad y tiempo y el efecto cuadrático de salinidad, son los que tienen una mayor influencia en el valor de la respuesta (sobrevivencia).

Las figuras 11.3.9 a 11.3.12. presentan los diagramas de curva de nivel (isopletas) de las superficies de respuesta ajustadas. En las condiciones de baja temperatura (24°C) de época fría y las dos modalidades de sustrato (Fig. 11.3.9.), el patrón de respuesta de la sobrevivencia de los camarones fue muy similar, alcanzándose óptima sobrevivencia durante las primeras 24 h de exposición al cambio de salinidad en el intervalo de 15 – 32 UPS. La sobrevivencia permaneció alta (70 – 90%) en el intervalo de 8 – 34 ups durante todo el ensayo, pero la tolerancia decreció con el tiempo de exposición, al stress de salinidad.

Tabla 11.3.5. Modelos polinomiales que predicen la sobrevivencia del camarón café en el intervalo de salinidad de 4 a 34 ups, tiempo de exposición, sustrato, temperatura y época del año.

EPOCA	T °C	SUST	$Z = \beta_0 + \beta_1 X + \beta_2 Y + \beta_3 X^2 + \beta_4 XY + \beta_5 Y^2$
Fria	24	Con	$Z = 15.944 + 9.004X - 0.999Y - 0.195X^2 + 0.02XY + 0.005Y^2$
		Sin	$Z = 34.83 + 7.934X - 1.395Y - 0.179X^2 + 0.027XY + 0.007Y^2$
	30	Con	$Z = 39.184 + 2.281X - 1.147Y - 0.103X^2 + 0.018XY + 0.006Y^2$
		Sin	$Z = -14.481 + 10.355X - 0.418Y - 0.206X^2 + 0.006XY + 6.67e^{-4} Y^2$
Cálida	20	Con	$Z = 66.821 + 5.0964X - 1.272Y - 0.125X^2 + 0.03XY + 0.005Y^2$
		Sin	$Z = 55.497 + 5.6 X - 1.033 Y - 0.13 X^2 + 0.025 XY + 0.004Y^2$
	31	Con	$Z = 70.319 + 7.276X - 0.474Y - 0.271X^2 + 0.013XY + 0.001Y^2$
		Sin	$Z = 81.661 + 3.383X - 1.018Y - 0.089X^2 + 0.029XY + 0.002Y^2$

Z = Sobrevivencia %, X = Salinidad (ups = ‰ S), Y = Tiempo (h). Sust. = Sustrato.

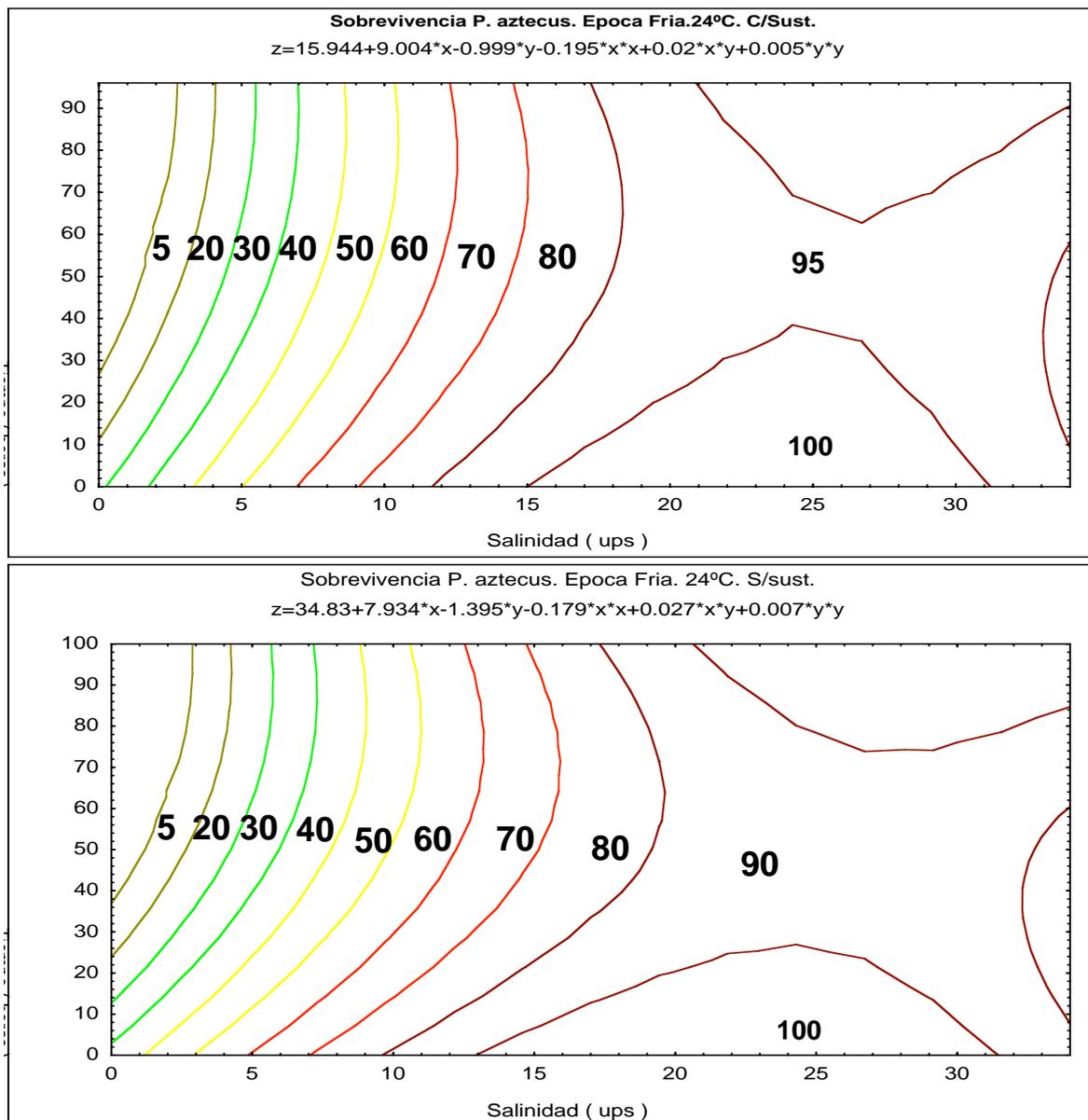


Fig.11.3.9. Isopletas de la sobrevivencia (%) de *P. aztecus* en distintos tiempos de exposición a diferentes condiciones de salinidad - sustrato durante la época fría del año a 24°C.

Cuando se compara la respuesta de los camarones en la condición de alta temperatura (30°C) en época fría (Fig. 11.3.10.), se observa un efecto agudo de este factor, en interacción con la presencia del sustrato, los que al interactuar influyen en la sobrevivencia de *P. aztecus* de forma negativa, obteniéndose 45% de sobrevivencia en el intervalo de 5 – 18 ups en las primeras 6 h de exposición y un alta mortalidad (85%) en condiciones de 7 – 26 ups a las 96 horas.

La condición de 30°C sin sustrato presentó sobrevivencias mayores (90 – 100% a las 96 h en el intervalo de 18 – 34 ups) y osciló entre 40 – 80 % a las 96 h entre 8 – 17 ups, lo que enfatiza que el sustrato a esta temperatura en época fría ejerce un efecto negativo en la sobrevivencia.

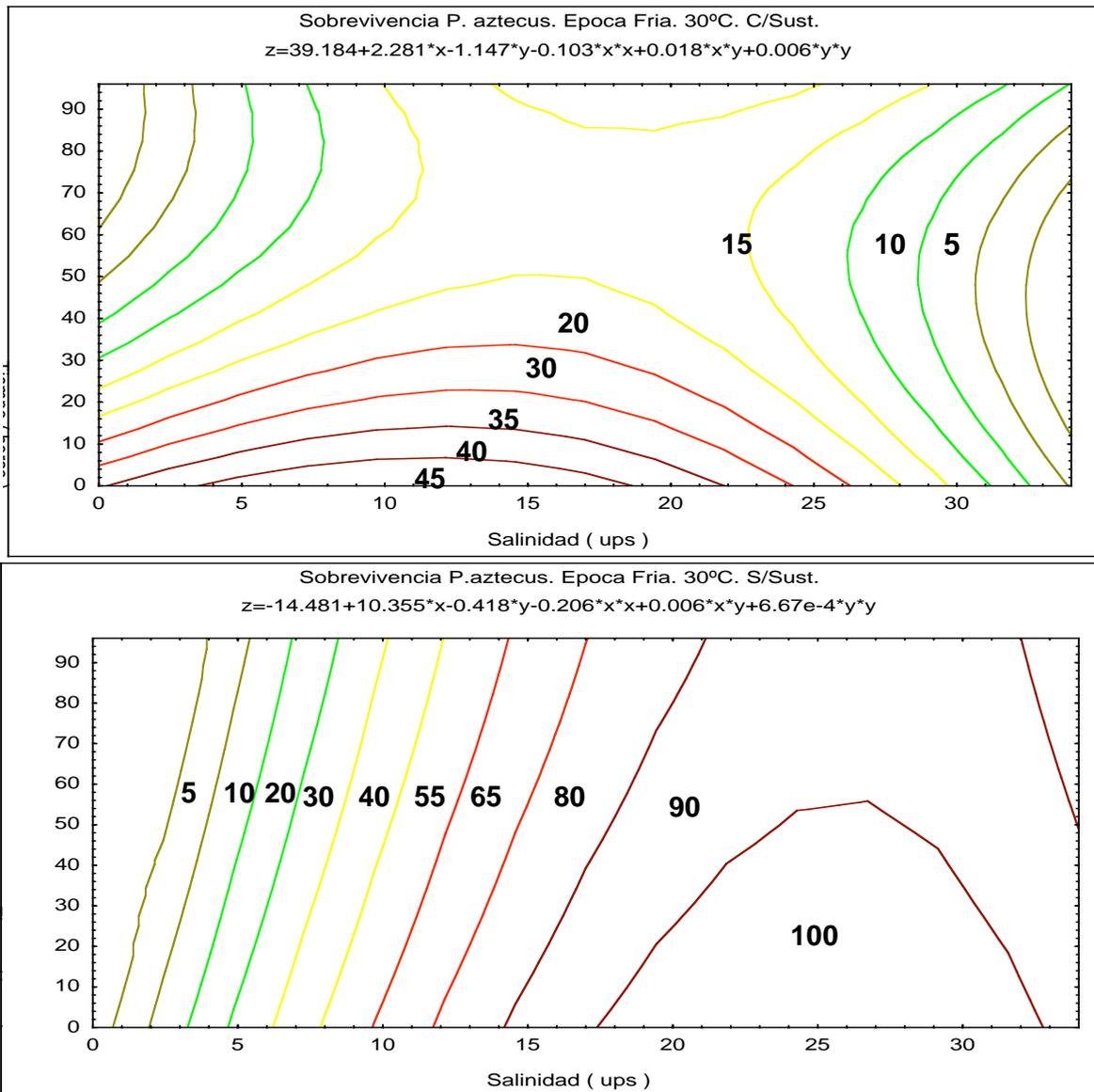


Figura 11.3.10. Isopletas de la sobrevivencia (%) del camarón café de Tamiahua, Ver. en distintos tiempos de exposición a diferentes condiciones de salinidad - sustrato durante la época fría del año a 30°C.

Por otra parte, los ensayos realizados durante la época cálida del año a 20°C en las dos modalidades de sustrato presentaron tendencias similares (Fig. 11.3.11.), 100% de sobrevivencia a las 18 h de exposición en el intervalo de salinidad de 12 – 30 ups y al menos 80% a las 96 h en 18 – 34 ups.

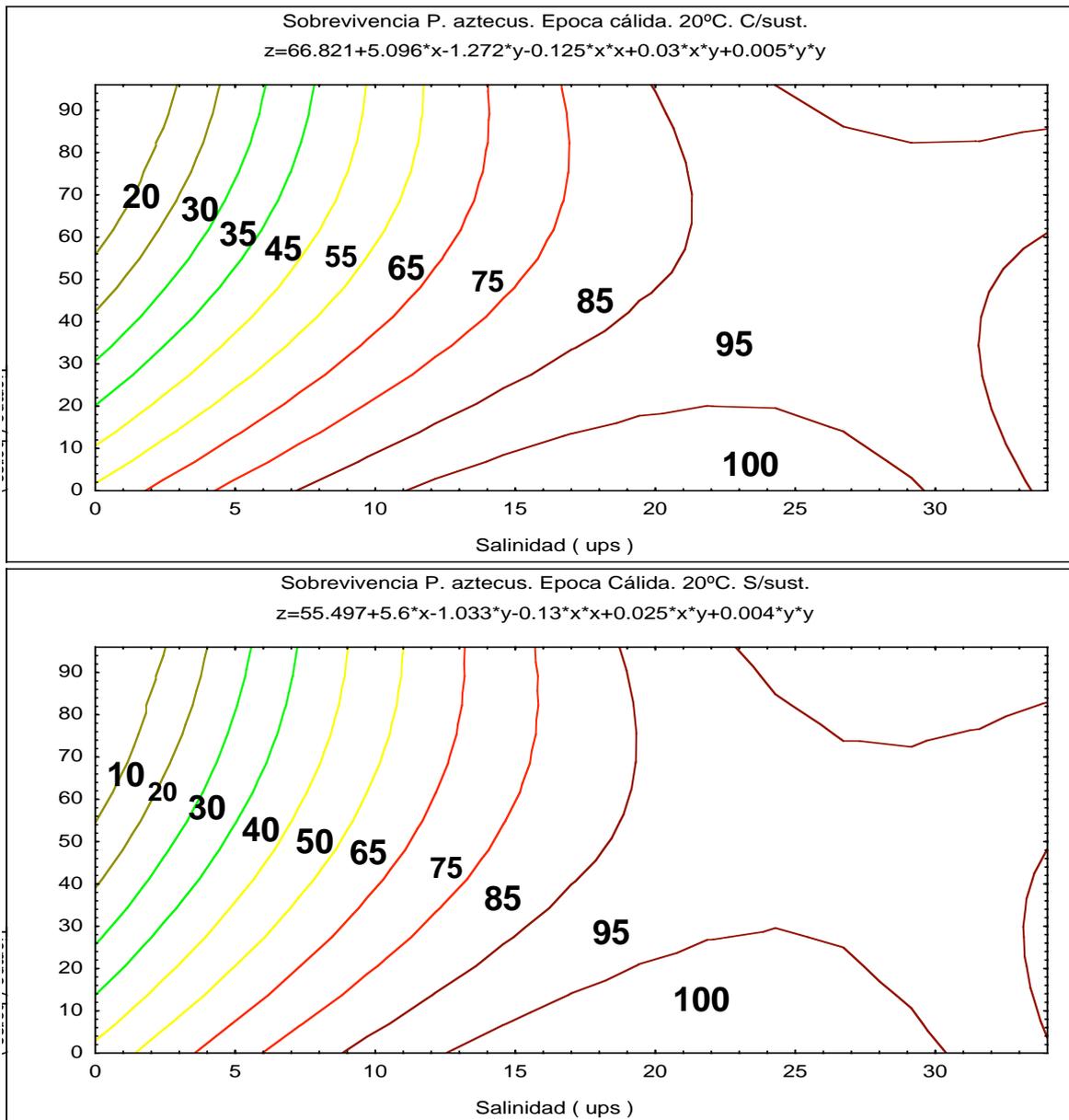


Figura 11.3.11. Isopletas de la sobrevivencia (%) de *P. aztecus* juvenil de Tamiahua, Ver. en distintos tiempos de exposición a diferentes condiciones de salinidad - sustrato durante la época cálida del año a 20°C.

No obstante en la condición de alta temperatura (30°C) en esta época en presencia de sustrato, la sobrevivencia de los camarones es mejor en bajas salinidades que en altas, habiendo un efecto negativo de la combinación alta salinidad – alta temperatura. Las sobrevivencias mayores (95 – 100 % a las 96 h de exposición) se obtuvieron en salinidades de 10 – 20 ups (Fig. 11.3.12).

Al contrastar la respuesta de *P. aztecus* a 30°C y sustrato ausente, la sobrevivencia es máxima en un intervalo amplio de salinidad a las 6 h (8-32 ups) y mantiene estos niveles de respuesta a las 96 h en un intervalo de salinidad más estrecho (23 – 30 ups). El efecto de la alta temperatura favorece la sobrevivencia de los camarones en bajas y altas salinidades.

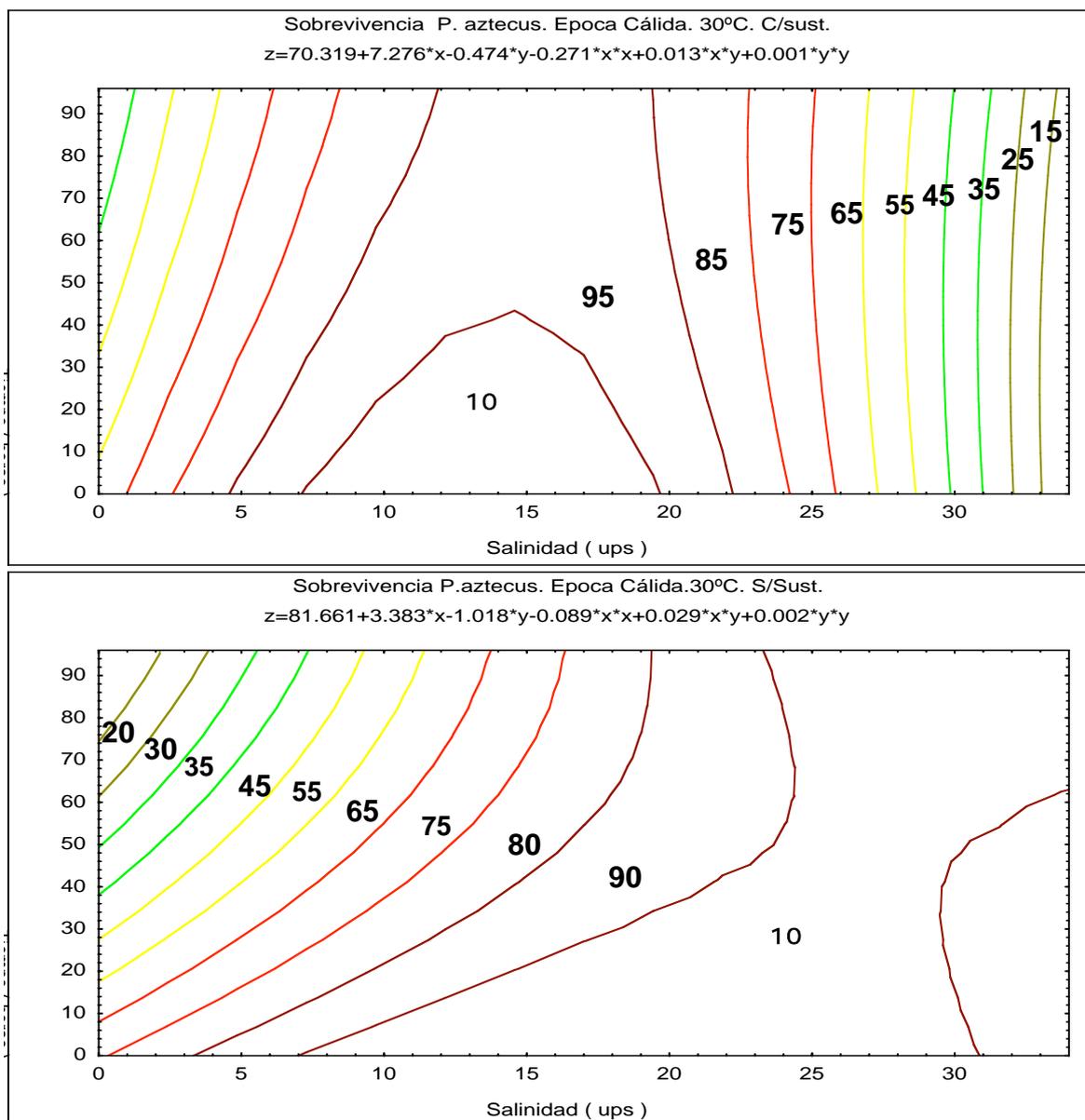


Figura 11.3.12. Isopletas de la sobrevivencia (%) del camarón café de Tamiagua, Ver. en distintos tiempos de exposición a diferentes condiciones de salinidad - sustrato durante la época cálida del año a 30°C.

De los resultados previos se desprende que los factores que mayor influencia tienen en la sobrevivencia de los camarones son la salinidad, temperatura y la época del año. Por ende se realizó la comparación de sus efectos ajustando los modelos polinomiales para los contrastes salinidad – temperatura y salinidad – época del año, obteniéndose las ecuaciones siguientes:

1.1 Salinidad vs temperatura.

$$Z = 103.722 + 10 X + 16.797 Y - 0.164 X^2 - 1.848 XY - 49.262 Y^2$$

1.2 Salinidad vs época del año.

$$Z = 113.778 + 9.006 X + 139.881 Y - 0.164 X^2 - 1.186 XY - 32.09 Y^2$$

En ambos casos puede observarse que los efectos cuadráticos son altamente influyentes en el valor de la respuesta, lo que indica un efecto de curvatura asociado con ellos, estas tendencias se representan en la Fig. 11.3.13.

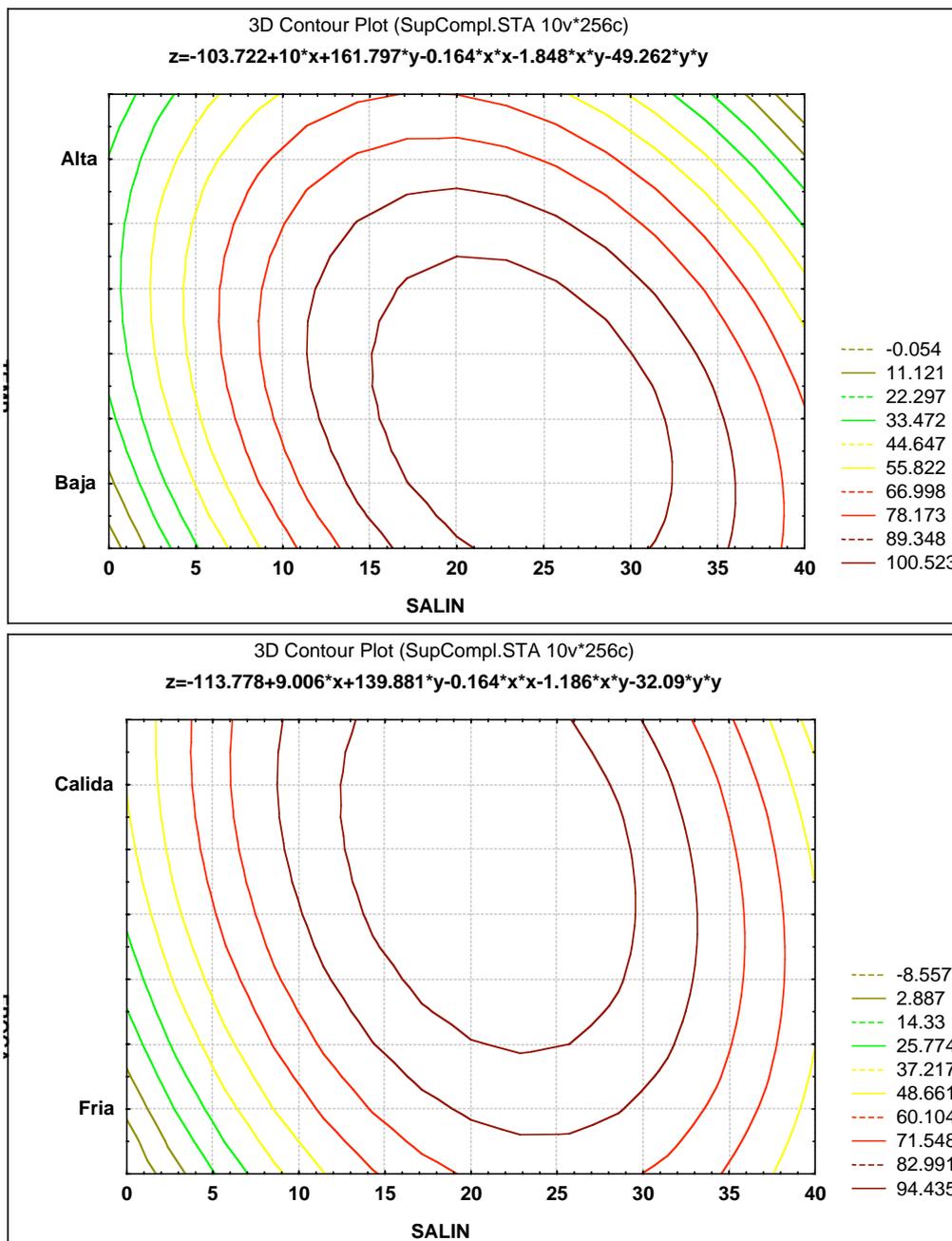


Figura 11.3.13. Isopletras de la sobrevivencia (%) de *P. aztecus* juvenil de Tamiahua, Ver. Interacción del factor salinidad con la temperatura y época del año.

Las curvas de respuesta son muy elocuentes y reafirman lo previamente señalado. Además se observan claramente los efectos de interacción, para el caso salinidad – temperatura: condiciones de baja salinidad y baja y alta temperatura, así como alta salinidad – alta temperatura, disminuyen drásticamente la sobrevivencia de la especie.

Para el contraste salinidad – época del año: resulta evidente que en la época cálida la tolerancia de los camarones es mayor en condiciones de baja y alta salinidad.

Por último con la finalidad de apoyar el procedimiento de modelado empírico referido anteriormente, se empleó el enfoque de diseño de experimentos a través del análisis factorial, incluyendo las diversas combinaciones de los factores referidas en la Tabla 11.2.2.

De las diversas rutinas ensayadas para el cálculo de la variación residual, la que arrojó el análisis de varianza más sensible y que detectó la significatividad de todos los factores ensayados, así como de sus efectos de interacción, excepto el factor tiempo, se presentan en las tablas de ANOVA (Tablas 11.3.6. y 11.3.7.) para las épocas fría y cálida respectivamente.

Tabla 11.3.6. Resumen del Análisis de Varianza de los factores salinidad – temperatura y sustrato y su influencia en la sobrevivencia de *P. aztecus* durante la época fría del año.

Fuente de Variación	Suma de Cuadrados	Grados de libertad	Cuadrados Medios	F	Valor de p
Modelo corregido	214076.042*	15	14271.736	30.515	0.000
Intercepto	484103.400	1	484103.400	1035.086	0.000
Salinidad	88630.451	3	29543.484	63.168	0.000
Temperatura	48508.338	1	48508.338	103.718	0.000
Sustrato	21600.811	1	21600.811	46.186	0.000
Salin*Temp	12112.263	3	4037.421	8.633	0.000
Salin*Sustr	10584.184	3	3528.061	7.544	0.000
Temp*Sustr	17983.561	1	17983.561	38.452	0.000
Salin*Temp*Sustr	14656.434	3	4885.478	10.446	0.000
Error	52381.718	112	467.694		
Total	750561.160	128			
Total corregido	266457	127			

* $r^2 = 0.803$. El factor tiempo y todas sus interacciones (No significativas) fué empleado en el cálculo del error.

El análisis confirmatorio de la influencia de los factores denotó la significatividad de la salinidad, temperatura e influencia del sustrato en ambas épocas del año. No obstante la magnitud del efecto de éstos, denotado por el valor de las pruebas de “F”, señala lo siguiente: para el caso del factor salinidad su influencia es similar para ambas épocas, en el caso de la temperatura el efecto es altamente significativo durante la época fría y su influencia es considerablemente menor ($p < 0.02$) en la temporada cálida, lo que indica menor sensibilidad al factor en los camarones de Verano, en el caso del sustrato hay un comportamiento similar de sus efectos pero en sentido inverso, (mayor influencia en época fría que la cálida).

Por otra parte, en el caso de las interacciones las más influyentes son: salinidad – temperatura en época cálida y temperatura – sustrato en temporada fría, la salinidad y el sustrato y ésta combinación en conjunto con la temperatura tienen efectos similares en época cálida. Las interacciones restantes (Tablas 11.3.6 y 11.3.7.) tienen magnitudes de efectos parecidos.

La sensibilidad de los análisis, denotados por los cuadrados medios del error en ambas épocas, indican poca variación dentro de tratamientos, aunque es relativamente mayor en época fría) y ponderan la alta influencia de las variables explicativas ensayadas. Los coeficientes de determinación (r^2) de la variabilidad de los factores explicados por el análisis factorial, también son altos, alrededor del 80% de la variación total para ambos casos.

Tabla 11.3.7. Resumen del Análisis de Varianza de los factores salinidad – temperatura y sustrato y su influencia en la sobrevivencia de *P. aztecus* durante la época cálida del año.

Fuente de Variación	Suma de Cuadrados	Grados de libertad	Cuadrados Medios	F	Valor de p
Modelo corregido	102111.469*	15	6807.431	31.628	0.000
Intercepto	902832.031	1	902832.031	4194.603	0.000
Salinidad	33708.594	3	11236.198	52.204	0.000
Temperatura	1188.281	1	1188.281	5.521	0.021
Sustrato	3061.531	1	3061.531	14.224	0.000
Salin*Temp	24889.844	3	8296.615	38.546	0.000
Salin*Sustr	18267.094	3	6098.031	28.290	0.000
Temp*Sustr	3341.531	1	3341.531	15.525	0.000
Salin*Temp*Sustr	17654.594	3	5884.865	27.341	0.000
Error	24106.500	112	215.237		
Total	1029050.00	128			
Total corregido	126217.969	127			

* $r^2 = 0.809$. El factor tiempo y todas sus interacciones (No significativas) fué empleado en el cálculo del error.

11.4. DISCUSION

- Regulación del Medio Interno. (M.I.)

El análisis de los resultados obtenidos en relación a los ajustes del medio interno, permiten señalar comportamientos distintos en los índices fisiológicos evaluados. En primera instancia, se presentan diferencias entre las dos épocas del año que se contrastan (Invierno vs Verano), éstas se manifiestan en el tiempo mínimo requerido por los camarones para reestablecer su estado de equilibrio ante los cambios efectuados, así como en los niveles alcanzados en el M.I. de los organismos por parte de los iones sodio, potasio y la POT, los cuales siempre resultaron en mayores concentraciones durante la temporada fría y cuyo nivel de regulación fue mejor en la época cálida del año.

Es de interés mencionar que en los experimentos efectuados en el mes de Junio, las respuestas medidas no presentaron diferencias, esto se debió a que la variación de temperaturas entre los ensayos, fue menor que aquella realizada durante Enero, lo que denota que este factor tiene un efecto determinante en el control de la capacidad de respuesta de los camarones.

Al comparar los resultados para la época fría (Enero), en el ensayo de cambio de salinidad a temperatura constante, se considera que los índices fisiológicos evaluados se estabilizan a las 96 horas posteriores al cambio abrupto efectuado. Por otra parte, el nivel en el que alcanzan un nuevo equilibrio en el M.I., es menor de aquel medido al inicio del experimento, esto puede explicarse por el hecho de haberse diluido el medio externo, lo que implica reducir el gradiente osmótico del organismo y favorecer así la obtención del nuevo estado compensatorio de parte de los camarones.

Cuando la temperatura se incrementa a salinidad constante (Junio), la estabilización de los fluidos corporales de los organismos aconteció a las 48 horas, lo que denota un efecto acelerador del factor sobre los mecanismos de ajuste de los organismos.

En relación al experimento de efecto combinado, la estabilización del M.I. ocurre a las 72 horas de realizado el cambio en las condiciones experimentales para la época fría, y es de 48 horas en época cálida siendo menor el tiempo mínimo requerido para el reajuste del medio interno, en comparación al primer experimento.

Un análisis con mayor detalle del comportamiento de los niveles de los iones Na^+ y K^+ y la POT durante la fase de ajuste de ambos experimentos, permiten señalar que en la etapa inicial se registra una disminución continua en sus valores, lo que sin duda puede atribuirse al movimiento osmótico de agua del medio externo diluido, hacia el fluido extracelular de los camarones, efecto que se refleja en la menor concentración de la hemolinfa y a la vez en disminución de los iones corporales, dado que el gradiente de concentración y eléctrico del M.I. ha disminuido.

Este supuesto se fundamenta en el hecho de que las especies eurihalinas como estos camarones, son hiperiónicos en medios salobres (Williams, 1960; Mc Farland y Lee, 1963; Sánchez, 1980; Castille, *et al.*, 1981; Ozuna, 2000).

Una observación relevante, surge de apreciar que antes de hacerse evidente algún mecanismo de osmorregulación, los camarones juveniles empleados presentaron cierta tolerancia a la modificación de las condiciones experimentales. En el caso del ensayo de cambio de salinidad a temperatura constante, la "tolerancia" a la dilución del M.I. se prolongó hasta las 6 horas posteriores al cambio realizado y para el experimento de efecto combinado, se prolongó hasta las 12 horas; a partir de estos tiempos en ambas condiciones los niveles del M.I. tienden a recuperarse en forma gradual, hacia aquellos presentados al inicio de los experimentos.

Estos resultados permiten inferir que tal comportamiento involucra un mecanismo que favorece la permanencia de los camarones en un hábitat que cambia abruptamente en sus factores abióticos, dado que en términos energéticos tal patrón de respuesta permite reducir las demandas continuas de energía

que implicaría el funcionamiento constante de mecanismo osmorreguladores y como es conocido, en tales ambientes existen fluctuaciones diarias y estacionales en los factores salinidad y temperatura en distinta tasas y magnitudes.

Es interesante relacionar en este sentido, que sobre todo en la época fría del año se presentan cambios climáticos bruscos llamados “nortes”, que influyen notablemente en los factores abióticos, por lo que el comportamiento antes mencionado podría hacer frente a tales situaciones.

Para los experimentos realizados en Junio, la temperatura de 30°C favoreció la capacidad de ajuste del M.I. de los camarones, en el aspecto de que el tiempo requerido para estabilizarlo (48 horas), es más corto que aquel requerido en los experimentos de Enero tanto a 18°C como a 25°C; además de que las fluctuaciones de los índices evaluados en el tiempo, ocurren en menor amplitud y difieren poco de su valor inicial, es preciso recalcar que las modificaciones en las condiciones experimentales difieren en cada época.

Asimismo, se puede apreciar el efecto combinado de los factores, donde el incremento de 18° a 25°C le permite a los camarones reestablecer su M.I. en un tiempo de 72 horas, lapso menor al que necesitaron los camarones del experimento donde la temperatura fue de 18°C (96 horas), considerando que en ambos experimentos la dilución del medio externo fue la misma (35 a 17ups).

Para el caso de los iones sodio y potasio el efecto de una alta temperatura acelera los procesos de ajuste, alcanzando el sodio un nuevo equilibrio en 24 horas y el potasio en un lapso aún menor (12 horas).

Estos resultados evidencian el efecto acelerador que tiene una temperatura mayor, sobre diversos procesos metabólicos que repercuten particularmente en el balance de pérdida y captación activa de iones (principalmente Na), y que en crustáceos es uno de los principales procesos responsables del equilibrio osmótico mantenido entre la hemolinfa y el medio externo, conjuntamente con otros mecanismos como la modificación en la permeabilidad del exoesqueleto, la regulación del volumen de agua corporal, por medio de la producción de orina isotónica a la hemolinfa, la reabsorción de agua e iones por las glándulas antenales, y la regulación de los solutos osmóticamente activos a nivel celular (Dehnel, 1960).

Un ejemplo de este efecto se presenta en el cangrejo de agua dulce *Potamon niloticus*, al ocurrir un descenso en la temperatura, hay un decremento en la concentración de la hemolinfa, sobre todo por pérdida de sodio.

Por otra parte, la homeostasis del balance hídrico en medios de salinidad fluctuantes como los estuarios, demandan la necesidad de tener mecanismos de osmorregulación lo suficientemente desarrollados, con el fin de responder a cambios, a menudo, extremos del medio. En tales casos, la osmorregulación puede realizarse a dos niveles.

El primero consiste en mantener la osmoconcentración de los fluidos extracelulares, independientes del medio circundante, lo cual es realizado por los mecanismos ya mencionados, y el segundo, mismo que para el presente estudio puede proporcionarnos una comprensión mayor del mantenimiento de la homeostasis, en cuanto a la función que desempeña en el reajuste del M.I. ante las modificaciones efectuadas, este se refiere al mantener el fluido intracelular isosmótico con el fluido extracelular.

En principio se llegó a pensar que la osmorregulación de los fluidos intracelulares en organismos eurihalinos, se basaba en un cambio en el equilibrio de los iones inorgánicos, particularmente K^+ , Na^+ y Cl^- .

Sin embargo, las concentraciones de estos iones, con excepción del K^+ que es retenido en tejidos musculares por su relación con la actividad miogénica (Krogh, 1965), no varían significativamente

después de un estrés hipoosmótico (Kevera, *et al.*, 1979) y no parecen tener un papel importante en la fase de reajuste.

No obstante, se ha registrado que los niveles de diversos componentes orgánicos sí varían significativamente. Los principales solutos orgánicos que intervienen en la regulación osmótica, son aminoácidos en mayor grado, junto con otras sustancias orgánicas como taurina, betaína y óxido de trimetilamina en menor grado.

Todos estos compuestos orgánicos son importantes en el reajuste del volumen celular, en aquellas especies de crustáceos que se han estudiado, aunque la naturaleza y contribución cuantitativa de tales componentes varía de tejido a tejido y aún en el mismo tejido, en diferentes especies (Gilles y Pequeux, 1983).

Los aminoácidos dominantes en este proceso son: la glicina, ácidos glutámico y aspártico, alanina y prolina. Un ejemplo al respecto lo constituye el cangrejo *Carcinus*, en el cual la mayor concentración del ajuste osmótico es realizado por alanina, prolina y glicina, estos mismos aminoácidos dominan también la fase de reajuste del medio interno, en respuesta al cambio de salinidad en el camarón *Crangon crangon* (Weber y van Marrewijk, 1972). Sin embargo, en otras especies la contribución de aminoácidos es variable.

Asimismo, se ha reportado en invertebrados eurihalinos que al estar bajo estrés hipoosmótico, ocurre un decremento en el contenido de aminoácidos del tejido y un incremento en los niveles de aminoácidos y del ión NH_4^+ en la hemolinfa, lo anterior apoya la idea de que la regulación del volumen intracelular, involucra principalmente la deaminación de aminoácidos, en lugar de otros procesos tales como la polimerización a péptidos o proteínas que también podría ocurrir (Gilles y Pequeux, 1981; Spaargaren, 1975).

Por otra parte, parece ser que la deaminación se realiza fuera de la célula, al ser liberados los aminoácidos del tejido; el hepatopáncreas y las glándulas antenales son los posibles órganos degradadores de los aminoácidos. El supuesto de la deaminación extracelular, está apoyado por el hecho de que al ser liberados los aminoácidos al fluido extracelular, pueden intervenir en procesos de polimerización para incrementar el nivel de proteína en la hemolinfa.

Rodríguez (1981) sugiere que en el caso de *P. stylirostris*, la hemocianina podría ser utilizada para la osmorregulación, ante un estrés de salinidad, ya que constituye más del 90% de la proteína en la hemolinfa, habiendo registrado que las proteínas del suero se incrementan en condiciones hipoosmóticas y disminuyen en hiperosmóticas.

Estudios sobre el fluido extracelular de *Callinectes sapidus* (Gerard y Gilles, 1972 a), revelan una pequeña pero significativa variación en los niveles de varios aminoácidos. En primera instancia, hay un incremento en la concentración de prolina al primer día de aclimatación a salinidad reducida, tal respuesta ha sido observada también en *Eriocheir sinensis* (Vincent-Marique y Gilles, 1970 a, b). Los incrementos en la concentración de aminoácidos de la sangre, también se ha observado en varios poliquetos durante estrés hipoosmóticos (Clark, 1968).

En un estudio interesante sobre el papel que desempeña la prolina en la hemolinfa de *E. sinensis* durante estrés hipoosmótico, Vincent-Marique y Gilles (en: Schoffeniels y Gilles, 1970 a), reportan una importante actividad de la prolina-oxidasa en los tejidos branquiales de éste crustáceo. Es preciso señalar que las branquias de estos organismos intervienen fuertemente en la captación activa de iones Na^+ en ambientes de salinidades reducidas. Se piensa por tanto que la degradación de la prolina podría estar directamente relacionada con la captación activa de Na^+ , puesto que la oxidación de la prolina puede ser una fuente de energía fácilmente disponible (Bursell, 1976).

Por otra parte, se tiene conocimiento de que en organismos acuáticos de ambientes salobres e incluso dulceacuícolas, se han identificado $\text{Na}^+-\text{K}^+-\text{ATP}_{\text{asas}}$ a nivel de la membrana plasmática de células del

epitelio branquial que se encuentran en contacto con la hemolinfa y que son las encargadas del bombeo activo de Na^+ hacia el medio interno de los animales, demandando a la vez un suministro constante de energía, necesario para su funcionamiento; a éste nivel en el proceso de reajuste osmótico tendría su participación la degradación de la prolina. En *P. aztecus* se ha reportado que la prolina es además fácilmente sintetizada de fragmentos del metabolismo de la glucosa (Shewbart, *et al.*, 1972).

Otra característica interesante en las referidas células branquiales, es una gran concentración de mitocondrias que también pueden suministrar energía a las ATP_{asas} por medio de la oxidación de las fuentes energéticas, para asegurar el eficaz funcionamiento de estas enzimas (Copeland y Fitzjarrell, 1968).

La presencia de estas ATP_{asas} , se ha reportado en diversos grupos de animales acuáticos. Horiuchi (1977) reporta la participación de $\text{Na}^+-\text{K}^+-\text{ATP}_{\text{asa}}$ y $\text{Mg}-\text{ATP}_{\text{asa}}$ en el acocil *Procambarus clarkii*, el cual mantiene altas osmoconcentraciones en la hemolinfa.

Quin y Lane (1968) reportan que la presencia de $\text{Na}^+-\text{K}^+-\text{ATP}_{\text{asa}}$ en las branquias del cangrejo semiterrestre *Cardisoma guanhum*, también desempeñan funciones de regulación iónica. De igual manera participan estas enzimas, en las branquias de peces teleósteos cuando se ven expuestos a condiciones osmóticas hipertónicas (Jampol y Epstein, 1970).

Otra de las repercusiones importantes de la osmorregulación intracelular sobre el proceso de reajuste extracelular, es el hecho de que la deaminación de los aminoácidos desalojados por la célula, produce iones NH_4^+ que se acoplan al proceso de bombeo activo de Na^+ (Gilles y Pequeaux, 1981).

Towle, *et al.*, (1976), reportaron que en *Callinectes sapidus* el ión NH_4^+ puede ser sustituto efectivo del K^+ en la reacción de la ATP_{asa} , habiendo observado que en animales aclimatados a 5 ups, la actividad de la $\text{Na}^+-\text{K}^+-\text{ATP}_{\text{asa}}$ es mayor que en aquellos aclimatados a 34 ups.

Mangun, *et al.*, (1976) al realizar el seguimiento de la transferencia de estos cangrejos a 5 ups, reporta que los niveles del ión NH_4^+ en la hemolinfa, decrecen aproximadamente al mismo tiempo que la actividad de la ATP_{asa} se incrementa.

Estas evidencias apoyan la hipótesis de que la absorción del Na^+ está acoplada con la excreción de NH_4^+ , siendo de gran importancia fisiológica la utilización de este ión como catión por la ATP_{asa} , ya que permite regular su concentración y a la vez el pH del medio interno.

Spaargaren, *et al.*, (1982), reportan que en especímenes de *P. japonicus* (de 5 a 7g), la tasa de excreción del ión NH_4^+ , es directamente dependiente de la temperatura, y está inversamente relacionada con la salinidad.

Estos últimos resultados sobre todo, concuerdan con los obtenidos en el presente estudio, en el sentido de que a la alta temperatura ensayada, se favorece un más rápido ajuste del medio interno. En primer lugar porque se acelera el metabolismo aerobio, repercutiendo en poner disponible un suministro más constante de energía, el cual es aprovechado por la $\text{Na}^+-\text{K}^+-\text{ATP}_{\text{asa}}$ que también incrementa su actividad, tal efecto le permite reabsorber con mayor celeridad el ión Na^+ , para reajustarlo a un nivel en que su concentración alcance un óptimo fisiológico y que a la vez se encuentre en equilibrio dinámico con el ambiente externo.

En segundo término, hay que adicionar a lo anterior, que aquellos aminoácidos que son liberados al fluido extracelular como un mecanismo de ajuste del ambiente intracelular, son deaminados más rápidamente, produciéndose de la misma manera iones NH_4^+ que se acoplan de forma eficiente al proceso de bombeo activo de Na^+ .

Por otra parte, la prolina liberada por la célula y aquella sintetizada del metabolismo de la glucosa, pueden ser también una fuente disponible de energía para el funcionamiento de la $\text{Na}^+-\text{K}^+-\text{ATP}_{\text{asa}}$ y quizá también de otras ATP_{asas} que tengan afinidad por otros iones inorgánicos como el Mg^{2+} .

Es necesario considerar que la “alta temperatura” en este caso, podría no tener el mismo efecto favorecedor en el reajuste para otra u otras especies, e incluso para otro estadio de desarrollo de la misma especie.

El efecto de los mencionados procesos por tanto, se reflejarían como un reajuste más acelerado de los índices fisiológicos evaluados en este estudio. Esto puede deberse en gran medida, a que en Verano, la aclimatación del M.I. ocurre aproximadamente a las 48 horas de efectuado el cambio en los factores experimentales, y en Invierno quedarían más evidenciados estos supuestos, ya que cuando la temperatura se incrementó de 18° a 25°C, la estabilización del M.I. ocurrió a las 72 horas y cuando se mantuvo a 18°C, aconteció a las 96 horas, siendo que la magnitud de la dilución en la salinidad fue la misma (35 ups → 17 ups).

Con respecto al efecto sobre la respuesta que se manifiesta en la época de transición fría-cálida, se observa lo siguiente: En Abril, en el experimento de cambio de salinidad de 34 ups → 17 ups y temperatura ambiente de 24°C, se aprecia que hacia las 48 y 72 horas el M.I. tiende a mantenerse en un nivel estable. En el experimento de cambio de temperatura de 24° a 30°C y 34 ups, se observa que entre las 72 y 96 horas el M.I. de los camarones tiende a estabilizarse.

A pesar de que los organismos requieren un tiempo ligeramente mayor que el primer experimento, para alcanzar un nuevo equilibrio, la $[Na^+]$ tiende a decrecer, lo que implicaría en este caso que los camarones presentan una osmorregulación más efectiva que les capacita a una mayor independencia de las variaciones en las concentraciones externas y como se reporta, el camarón café es hipotónico a 34 ups.

Por su parte, el hecho de que el ión K^+ incremente su concentración, podría explicarse debido a que si no se está registrando un transporte activo por encontrarse los animales en un medio de mayor concentración, en relación a su medio interno, este ión no será expulsado y tenderá a acumularse y ser regulado por difusión pasiva.

Una diferencia notable encontrada en este estudio, es aquella que se presenta en los niveles basales de la presión osmótica, así como en los iones evaluados. Los registros muestran que en época fría los valores de concentración de los iones Na^+ y K^+ se duplican en relación a los encontrados en la temporada cálida y la P.O.T. se incrementa en un 19%. Este comportamiento indica que existen diferencias estacionales en los niveles del medio interno de los camarones, de esta zona de transición donde las épocas son climáticamente distintas.

Sin duda los procesos de “aclimatación” a diferentes condiciones ambientales inciden en estas discrepancias. Un comportamiento similar se presenta en *Asellus acuaticus*, donde ejemplares capturados en Invierno, presentan concentraciones más altas en su medio interno que los capturados en Verano (Lockwood, 1967).

En este sentido y teniendo en cuenta los procesos distintos de aclimatación, se puede mencionar los estudios realizados en otras latitudes sobre el particular. Para *P. aztecus* se ha reportado que requiere de 48 horas para ajustarse a cambios de salinidad y temperatura en el intervalo de 10 a 75‰ A.M. a 20°, 25° y 30°C (Sánchez, 1980), en organismos juveniles (4 a 9 cm) de la laguna de Mandinga, Ver, Mex. y para *P. setiferus* (4.43 a 11.3 cm) a 20° y 30°C se requieren 72 horas.

Mc Farland y Lee (1963), reportaron que para ejemplares adultos de *P. aztecus* de las costas de Texas USA, que es necesario 24 horas para su aclimatación a temperatura de 27° a 28.9°C en un intervalo de salinidad de 10.8 a 36 ups.

Por otra parte Williams (1960) en otro estudio para las costas de Carolina del Norte USA, empleando camarones juveniles *P. aztecus*, reporta que estos organismos requieren 96 horas para alcanzar el equilibrio de su medio interno, ante un cambio de salinidad en las temperaturas de 28.3° a 28.8°C.

Bursey y Lane (1971) reportan para el camarón rosado *P.duorarum* de 10 a 14 cm LT, que esta especie requiere sólo de 24 horas para establecer un nuevo estado de equilibrio en sus niveles de sodio y cloro, después de la transferencia aguda a 40 y 160% A.M., pero subsecuentemente necesitan 48 horas para una aclimatación completa.

Por su parte Castille, *et al.*, (1981), encontró que para *P.setiferus* en estado juvenil (5.6 a 10.8 cm) de las Costas de Texas, USA, al someterlos a cambios abruptos de salinidad de 10 a 5 ups y de 40 a 45 ups, requieren 3 y 4 días respectivamente para la estabilización del medio interno a 23°C.

De lo anteriormente expuesto, es claro que no se puede hacer una comparación objetiva de estos resultados, con aquellos encontrados en el presente estudio, puesto que el control en los niveles de las variables son distintos.

Sin embargo, es posible observar que existen diferencias inter e intraespecíficas en las capacidades osmorregulatorias de organismos de distinta latitud, estos estudios desde un punto de vista práctico tienen su importancia, en cuanto a que permitirían optimizar y/o modificar las técnicas de semicultivo y cultivo de esta especie, ya que se están acotando las condiciones de salinidad y temperatura óptimas para su supervivencia, con base en la expresión de una respuesta ante cambios abruptos de los factores probados, donde el tiempo sería un factor que influiría en la capacidad de ajuste de los camarones, pues se estaría llevando a cabo un proceso de aclimatación que enmascararía el potencial real de respuesta de estos organismos.

Ahora bien, desde un punto de vista ecológico es evidente que las diversas poblaciones de *P.aztecus* dentro del amplio rango de distribución de la especie, presentan diferentes capacidades fisiológicas de respuesta, que son ecológicamente importantes ya que permiten a los camarones su establecimiento, permanencia y continuidad de manera exitosa en distintos hábitat de un espectro ambiental heterogéneo y altamente dinámico.

- **Sobrevivencia.**

Una de las primeras observaciones que surgen de los resultados encontrados para la época fría, es en relación a las combinaciones de salinidad-temperatura que son adversas para la sobrevivencia de estos camarones en estado juvenil. Para el presente estudio resultó que tanto a 24° como a 30°C, una salinidad de 4 ups es letal, ya que la sobrevivencia fue nula en ambos casos.

Asimismo, puede considerarse que un incremento en la temperatura a 30°C para camarones de ésta época, influye restringiendo su zona de tolerancia en el extremo inferior del factor a salinidades mayores de 14 ups, puesto que a este nivel se presentó una mortalidad cercana al 50%, lo que significaría estar dentro de la zona de resistencia de estos organismos para la mencionada combinación de factores.

Un aspecto relevante que cabe enfatizar, es que al ubicarse en el medio natural de la especie, en Invierno una temperatura de 30°C es inusual que llegue a registrarse, por lo que la combinación de salinidad-temperatura referida no es común que se presente y por tanto no existe una capacidad de respuesta totalmente eficiente a este nivel.

Zein-Eldin y Griffith (1966), reportan que para postlarvas de *P.aztecus* (10-15 mm) la sobrevivencia es fuertemente afectada a temperaturas superiores de 27.5°C y en combinaciones de baja temperatura (11°C) y salinidades menores de 15 ups.

En este estudio para los niveles ensayados, se encontró que a 24°C, la sobrevivencia es óptima (100%) en el intervalo de 14 – 34 ups y a 30°C en el intervalo de 24 – 34 ups, siendo la sobrevivencia superior al 80%.

Por otra parte, en cuanto al comportamiento de las curvas de sobrevivencia de los tratamientos de 4 y 14 ups, con y sin sustrato de época fría, a temperaturas de 24° y 30°C, se aprecia que la respuesta es diferente entre los dos niveles del factor sustrato. Sin embargo, en términos prácticos, no se aprecian diferencias significativas en la sobrevivencia.

Para el Verano se observa que la tolerancia de los camarones, se amplía en su intervalo a las bajas salinidades y en ambas temperaturas (20° y 30°C), se obtuvo una sobrevivencia de casi el 100% en el intervalo de 14 – 34 ups. Para esta época se manifiesta también un efecto adverso de la combinación baja temperatura – baja salinidad, ya que a 4 ups y 20°C, la sobrevivencia registrada a las 96 horas fue del 10%, en ambas condiciones del factor sustrato.

No obstante, en contraste con la misma combinación de factores para la época fría, durante el Verano, la fase de desarrollo en estudio expresa una mayor tolerancia a la dilución del medio, esto puede explicarse ya que al situarnos en el hábitat natural y considerando las condiciones ambientales que imperan en esa época en la laguna, es factible que la salinidad pueda decrecer bruscamente hasta 2 ups por el aporte fluvial al sistema.

Esta variación del hábitat, ha tenido sin duda respuesta en la capacidad osmorregulatoria y de comportamiento de la especie, puesto que se han capturado especímenes en estos sitios, tal argumento queda evidenciado con los resultados obtenidos en la condición de 4 ups y 30°C, ya que en el ambiente natural, si llega a registrarse tal combinación y como se aprecia la sobrevivencia fue del 70% para la condición con sustrato y del 20% en aquella sin sustrato. Una observación que apoya el efecto favorecedor del sustrato, en este caso, es que en el tratamiento con sustrato los camarones permanecieron enterrados en casi todo el transcurso del experimento.

Por otra parte, es interesante hacer la observación también para 4 ups y 20°C, en el aspecto de que a las 12 horas de transcurrido el experimento, ambas categorías del factor sustrato presentaron una mortalidad del 50%, a diferencia de la condición de 4 ups y 31°C donde a este tiempo se registró una sobrevivencia del 100%, esto reafirma que una “alta temperatura” favorece la capacidad osmorregulatoria de estos camarones.

Un factor que debe tomarse en cuenta para la época cálida, y que posiblemente influye en la mayor eficiencia osmorregulatoria de los camarones, es que la talla en general de los organismos capturados fueron más pequeños en cuanto al peso y longitud total, en comparación con los camarones de la época fría. En este sentido se apoya la aseveración de que las tallas pequeñas, relacionadas con estadíos más tempranos del desarrollo de la especie, poseen un mayor grado de eurihalinidad que los más tardíos, particularmente por tolerar salinidades menores (Venkataramiah, *et al.*, 1974).

En consecuencia los estadios más tempranos, son los que se encuentran adaptados en estos sistemas de condiciones fluctuantes, presentando estrategias ecológicas que les capacitan para permanecer fuera del alcance de sus depredadores y a la vez explotar exitosamente estos hábitats ricos en productividad orgánica.

En el caso de los resultados encontrados en el mes de Mayo, que se contempla como un período de transición entre las dos épocas de estudio, los camarones expresaron su respuesta en una tendencia similar a la de los camarones de Invierno, lo que denota que la historia previa de aclimatización de Invierno, aún se refleja en las respuestas fisiológicas de estos camarones juveniles.

Los resultados obtenidos con respecto a la sobrevivencia de *P. aztecus*, considerando la época del año, presentan a la vez similitudes y diferencias en comparación con los encontrados por Venkataramiah *et al.*, (1974) para la especie y estado de desarrollo en las costas de Louisiana y con los encontrados por Díaz y Latournerié (1980) para *Mandinga*, Veracruz.

Para el primer caso se reporta una sobrevivencia del 80% o mayor en un intervalo de salinidad de 8.5 a 47.6 ups, a temperaturas de 21° y 26°C; por otra parte, a temperatura de 31°C el intervalo de sobrevivencia óptima decrece de 17 a 34 ups, estos resultados concuerdan con los encontrados en este trabajo para la época fría, ya que a 24°C el intervalo de salinidad donde la sobrevivencia fue mayor del 80% (14 – 34 ups), es más amplio que el registrado a temperatura de 30°C (24 – 34 ups) donde la sobrevivencia fue del 80% o superior. Estas similitudes se deben quizá a que las condiciones climáticas de la época fría en Tamiahua, Veracruz son características de zonas templadas como lo constituyen las costas de Louisiana.

Por otra parte, para la laguna de Mandinga, Ver., se reporta (Díaz y Latournerié, 1980) que en camarones juveniles de la especie a 25°C se obtuvo una sobrevivencia mayor del 80% en el intervalo de 25 a 100% A.M. (9 – 36 ups) y a 20° y 30°C la sobrevivencia fue óptima de 10 a 100% A.M. (3.6 a 36 ups). Estos resultados concuerdan con los encontrados en este estudio para el Verano, en el sentido de que 31°C es la temperatura que más favorece la sobrevivencia de la especie en estado juvenil. Sin embargo, para este caso el intervalo de salinidad se reduce de 14 a 34 ups. No obstante, se podría considerar que el intervalo hacia las bajas salinidades podría ampliarse tomando en cuenta que a 4 ups con sustrato, la sobrevivencia fue del 70%.

Como se aprecia las similitudes con los trabajos realizados en otras zonas del Golfo de México, se observan en las épocas del año en que se presentan condiciones climáticas similares, esto confirma que Tamiahua se encuentra dentro de la zona de transición latitudinal en lo que a factores climáticos se refiere, confirmando también que los camarones juveniles de la especie en estudio, presentan diferentes respuestas fisiológicas a estos cambios latitudinales.

Analizando los resultados encontrados, los índices fisiológicos evaluados después de 96 horas de sobrevivencia, se puede notar que las condiciones de salinidad y temperatura ejercen su influencia, en cuanto al grado de independencia con la que se mantienen las concentraciones de los fluidos corporales, del medio externo que los rodea.

Para el caso de la época fría tanto a 24° como a 30°C, los valores de la presión osmótica total y las concentraciones de sodio y potasio, muestran ser mayores que los registrados en Verano a 20° y 30°C en condiciones similares de salinidad, esto en relación con la condiciones ambientales imperantes en cada época, se manifiesta como una respuesta a las demandas de las citadas condiciones, ya que en Invierno el presentar osmoconcentraciones más altas permite un mejor desempeño de los fluidos corporales en relación a temperaturas más bajas y mayores concentraciones del medio externo.

Por contraste durante el Verano, los niveles de temperatura se incrementan y acontece la dilución del medio externo debido a la época de lluvias, la estrategia de los camarones se manifiesta por medio de la disminución de la concentración de sus fluidos corporales, abatiendo el gradiente hemolinfa – ambiente externo, lo que favorece una menor inversión de energía en los costos de regulación osmótica.

Considerando el carácter eurihalino de la especie, se distingue una mayor capacidad de osmorregulación de los camarones juveniles hacia las bajas salinidades, donde se mantienen hiperregulando, y en salinidades altas (34 ups) aunque presentan una regulación hipoosmótica, la diferencia en los gradientes de concentración medio interno – externo, es menor que en bajas salinidades, observándose una tendencia hacia la osmoconformidad.

Con respecto al establecimiento del punto isosmótico (PI), se ha demostrado tanto en *P.aztecus* como *P.setiferus* que es fuertemente afectado por el nivel de la temperatura, tendiendo a hacerse isotónico en todas las salinidades conforme decrece la temperatura (Williams, 1960).

Para el caso de 20°C en Verano que fue donde pudo construirse una curva de regulación para las salinidades probadas, se aprecia que el (PI) se encuentra alrededor de 24 – 25 ups, este presenta similitud con el encontrado por Williams (1960) en camarones de 100 mm de longitud total, después

de 95 horas de supervivencia a 28°C, estos valores se encuentran muy cercanos al obtenido por Castille y Lawrence (1981) para la especie, utilizando organismos de 83 ± 10 mm de longitud total a 23°C, reportando un (PI) en 25.6 ups. McFarland y Lee (1963) encuentran para *P.aztecus* un valor de 28.5 ups como (PI).

Sin embargo, aunque estos autores no citan la talla de los camarones empleados mencionan que el organismo más pequeño tuvo alrededor de 100 mm de longitud total, por lo que más bien se trata quizá de organismos en estado subadulto.

Como corolario podemos señalar que el patrón de aclimatización a la temperatura que presenta *P. aztecus* de Tamiahua, Ver., indica que la zona de tolerancia a la salinidad para la población de esta especie en la localidad de estudio, se ubica en el intervalo de 14 – 34 ups, la zona de resistencia inferior al factor está alrededor de 4 ups, y los factores temperatura y época del año actúan desplazando la zona de tolerancia hacia bajas salinidades en camarones de la época cálida del año.

Este efecto del factor temperatura en conjunto con la estacionalidad, amplía el espectro ecológico de esta especie en ambientes tropicales permitiéndole la capacidad de colonizar los medios diluídos, tal como ha sido reportado por Díaz y Latournerié (1980) y por Pannikar (1968) para otras especies de peneidos.

ANÁLISIS DEL FLUJO DE ENERGÍA Y EFICIENCIAS BIOENERGÉTICAS EN EL CAMARÓN CAFÉ *P. aztecus* (Ives) DE LA LAGUNA DE TAMIAHUA, VERACRUZ.

12.1. INTRODUCCION.

Los sistemas estuarinos son zonas de transición entre las condiciones más estables del mar cercano y el ambiente dulceacuícola. Estos ambientes exhiben además de su alta productividad (Yañez-Arancibia, 1986), marcados gradientes y amplias fluctuaciones de factores bióticos y abióticos, tales como la salinidad, temperatura, alimentación, competencia, contaminantes, entre otros (Vernberg, 1967).

Así, las entidades más importantes que determinan las condiciones físico-químicas y sus fluctuaciones, son: la marea, el volumen y contenido del agua continental descargada y la morfología del área estuarina.

Pocos ambientes pueden igualar a un estuario en términos del gran número de problemas fisiológicos y ecológicos que un organismo debe resolver (Kinne, 1967). Desde el punto de vista fisiológico, sólo algunos organismos encuentran condiciones óptimas en los sistemas estuarinos. Para sobrevivir en este ambiente, un organismo debe presentar mecanismos de protección y de tolerancia a la vez que de regulación y compensación. Es claro que tal variabilidad ambiental influye en los organismos, limitando su distribución, sobrevivencia, capacidad reproductiva y modulando su crecimiento.

Es conocido, que a medida que los organismos presentan un amplio intervalo de distribución geográfica latitudinal, como acontece en las especies de camarones peneidos, sus poblaciones se enfrentan a diferentes condiciones ambientales. La diferencia fundamental entre las altas y bajas latitudes es la temperatura, y es este factor, el que parece actuar como un factor ecológico maestro (Segal, 1967).

De esta manera, a través del proceso de selección natural, las poblaciones de animales que se han desarrollado en esos medios, muestran diversos grados de adecuación fisiológica.

Por ende, para entender el éxito o fracaso de una población en relación a algunos factores ambientales de su hábitat, deben realizarse estudios bajo condiciones controladas en el laboratorio, con la finalidad de delimitar la potencialidad de respuesta de estas especies, así como su desempeño en estudios multifactoriales, y en este sentido la Ecología energética es un enfoque medular, mediante el cual se puede evaluar la importancia de las poblaciones, su contribución a la estructura, productividad y funcionamiento de las comunidades (Hughes, 1970).

El estudio del flujo de energía a través de la población ofrece asimismo, bases cuantitativas para el conocimiento y modelación de las comunidades o ecosistemas, (Klein Breteler, 1975 b; von Oertzen, 1983). El análisis del flujo de energía debe ser el primer paso lógico para entender como las poblaciones funcionan realmente en la naturaleza (Odum y Smalley, 1959) y fundamental para el manejo intensivo desde el punto de vista de recursos explotables (Bishop, *et.al.*, 1980; Venkataramiah, *et. al.*, 1974).

La consideración de procesos poblacionales en términos energéticos, puede proveer de nuevos enfoques para explicar los mecanismos de evolución (Southwood, 1966).

La Ecología Energética se encarga del análisis de las tasas de gasto de energía, las pérdidas y ganancias, así como de las eficiencias y las transformaciones de ésta, en términos de unidades ecológicas bajo condiciones de campo. En el seno de esta disciplina, Klekowski y Duncan (1975 a), han definido un enfoque fisiológico: consideran que dicho enfoque bien puede ser

conceptualizado como autoecología fisiológica, basada principalmente en estudios realizados en el laboratorio, pero con la intención de relacionar y transferir los resultados así obtenidos a situaciones que ocurren en el campo, o bien, interpretar los fenómenos o eventos observados en el campo con la ayuda de algunas constantes fisiológicas.

La mayoría de las representaciones bioenergéticas inician con un diagrama de flujo que indica las rutas principales que la energía contenida en el alimento sigue a través del organismo, así como las vías de distribución de ésta. Cada uno de los pasos con sus valores apropiados, se encuentran sujetos a cambios dependiendo de muchos factores bióticos y abióticos. La canalización y compartimentalización de la energía depende de: la época del año, temperatura, fotoperíodo, salinidad, sexo, talla, edad, alimentación, densidad, estado del ciclo de muda, entre otros factores (Bishop, *et. al.*, 1980; von Oertzen, 1983).

Ivlev en 1939 propuso como medida cuantitativa de las relaciones de energía de un animal o de una población una ecuación, la cual fue modificada posteriormente por Warren y Davis (1967); esta ecuación conocida como del Balance de Energía puede escribirse como:

$$C = P + R + F + U$$

Donde (Phillipson, 1975):

C = Consumo. Entrada total de alimento por un individuo o población durante un lapso definido.

P = Producción. Crecimiento. Incremento en biomasa o biocontenido de un individuo o población.

R = Respiración. Metabolismo. Considerada como la parte de la asimilación que es convertida a calor o energía mecánica y es usada en procesos vitales. Energía de mantenimiento.

F = Heces. Aquella parte del total del alimento ingerido, el cual no es digerido o absorbido y sale del tracto digestivo.

U = Excreción nitrogenada. Porción de la energía del alimento ingerido que es absorbido y pasa del cuerpo al exterior vía orina, branquias o piel.

La ecuación está basada en una transformación algebraica de la Primera ley de la Termodinámica (Wiegert, 1968).

Los términos de esta ecuación son expresados convenientemente en calorías o joules por ejemplar/día. Existen pocos trabajos publicados que evalúen el balance de energía en camarones peneidos, a pesar de la importancia manifiesta de este tipo de estudios. La literatura es abundante para otros organismos acuáticos; tal es el caso de las investigaciones sobre peces, moluscos y otros crustáceos.

La mayor parte de la información que está relacionada con la bioenergética de los peneidos, considera alguno de los elementos de la ecuación del balance de energía como respuesta a los factores ambientales más importantes, temperatura y salinidad y algún factor intrínseco del camarón.

Así, Zein-Eldin y Griffith (1966; 1968), midieron el crecimiento de *P. aztecus* y de *P. aztecus* y *P. setiferus* respectivamente; Condrey *et. al.*, (1972) determinaron la asimilación de *P. aztecus* y *P. setiferus*; Venkataramiah, *et. al.*, (1973; 1974) reportaron la eficiencia de conversión del alimento y el crecimiento del camarón café y en un estudio posterior estos autores realizaron un estudio integral sobre comportamiento, sobrevivencia, crecimiento y tasa metabólica en esta especie; Bishop, *et. al.*, (1980) sin llegar a estimar el balance de energía, refiere consideraciones energéticas del metabolismo de *P. aztecus*.

Por otra parte Gaudy y Sloane (1981) midieron el consumo de oxígeno en *P.monodon* y *P.stylirostris* en relación al proceso de aclimatación, el metabolismo energético de *P.aztecus* de Mandinga, Ver. fue evaluado por Díaz y Latournerié (1980); Dall (1986) trabajó en el metabolismo de rutina de *P.esculentus*; Dalla Via (1986) midió el consumo de oxígeno en *P.japonicus* y Gleason y Wellington (1988), establecieron las fuentes alimenticias de *P.aztecus* en su ambiente natural; Barbosa y Latournerié (1997), realizaron una comparación de los requerimientos de energía de tres especies de peneidos (*P. aztecus*, *P. duoraum* y *P. setiferus*) de la laguna de Términos, Campeche, en condiciones de salinidad y temperatura propias del hábitat de las tres especies; Ozuna y Latournerié (2000) evaluaron los patrones de aclimatización en el camarón rosado *P. duorarum* y sus costos de energía para mantenimiento; Cano y Latournerié (2003) midieron los costos energéticos y el tiempo de ajuste del medio interno ante un stress de salinidad en *P. stylirostris* y su vinculación con las prácticas de cultivo de esta especie.

Por lo anteriormente expuesto y considerando que los análisis detallados de las relaciones de energía en poblaciones pueden proveer un medio de comprensión de los efectos de las variaciones ambientales sobre la distribución y abundancia de las especies, y siendo el Campo de Crecimiento (Clifford III y Brick, 1979) una medida que integra la respuesta energética (ganancias y pérdidas), del organismo o población ante el medio fluctuante, en el presente estudio se determinan los elementos de la ecuación del balance de Energía en la población de camarones juveniles de la especie *P. aztecus* del sistema lagunar estuarino de Tamiahua, Ver., sitio importante por ser considerado como una región de transición entre la zona templada y la zona tropical, en la cual se presentan épocas climáticas contrastantes en el ciclo anual.

O B J E T I V O S

Objetivo General.

Determinar mediante el análisis de las relaciones de energía, el balance energético en camarones *P. aztecus* juveniles de la laguna de Tamiahua, Ver.

Objetivos Particulares.

1. En relación a las épocas climáticas contrastantes del ciclo anual de este sistema estuarino, se pretende:
 - 1.1 Cuantificar el intercambio de energía en los organismos, según la ecuación fundamental del Balance de Energía ($C = P + R + F + U$).
 - 1.2 Determinar los diferentes elementos de la ecuación citada para los camarones en estadio juvenil.
 - 1.3 Establecer el Campo de Crecimiento de estos crustáceos decápodos en su ambiente natural.
 - 1.4 Comparar los resultados con los publicados para otras poblaciones de camarones peneidos a lo largo del Golfo de México, discutiendo posibles diferencias ecofisiológicas.

12.2. MATERIALES Y METODOS.

Caracterización físico – química del hábitat.

En virtud de que las condiciones del ambiente de los camarones inciden en la distribución de los recursos y usos de la energía contenida en el alimento ingerido, es básico entonces, efectuar un monitoreo de las principales variables que pudieran afectarles. De esta manera se midieron en los sitios de colecta la temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y pH. Los distintos valores de estos factores en cada colecta, se mantuvieron en los diversos experimentos que se realizaron en condiciones controladas en el laboratorio.

Caracterización merística.

Se recolectaron en cada caso los organismos que se obtuvieron después de tres a cuatro horas de captura en promedio, en las “charangas” o puestos (artes de pesca fijos utilizados ampliamente en la región). La captura de los camarones se efectuó entre las 20 y 24 hrs.

Se midieron las siguientes características morfométricas de los camarones: Longitud total (L_t : desde la punta del rostro hasta la parte final del abdomen en su región media), la Longitud del Cefalotórax (LC_t : desde la espina antenal, hasta la parte final del cefalotórax en su región dorsal media), y el peso húmedo (PH). Estas actividades, se realizaron inmediatamente después de la captura.

Posteriormente se efectuó un análisis de distribución de tallas considerando las medidas de peso húmedo, siendo éste el índice considerado como importante para definir las Clases Talla para las distintas colectas y los experimentos que se realizaron.

Análisis del tejido.

En el laboratorio, los organismos se lavaron con agua destilada para eliminar las sales y se procedió a secarlos hasta peso constante (PS) a 60°C en una estufa convencional. Posteriormente, se determinó el contenido de Cenizas (Ce) y Materia Orgánica (MO) de los ejemplares, empleando la técnica de incineración en un horno de alta temperatura (Thermolyne) a 550°C durante tres horas.

Se midió el Contenido de Energía (CE) o valor calórico del tejido mediante una bomba calorimétrica (Parr), estandarizada previamente con ácido benzoico. Cada una de estas mediciones permitieron hacer las estimaciones y transformaciones de los datos de los individuos estudiados para adecuarlos a los elementos de la ecuación del Balance Energético. Se agruparon organismos del mismo sexo y de una Clase talla determinada para realizar la medición de estos índices corporales.

Asimismo, se calcularon las relaciones alométricas entre las diferentes mediciones que constituyeron la caracterización de la colecta y los índices obtenidos en el laboratorio.

Estas relaciones son lineales y la de PH y L_t del tipo potencial. Se probaron las diferencias entre las rectas mediante la utilización de modelos de regresión múltiple, de acuerdo a Chatterjee y Price (1977).

Elementos de la ecuación general del balance de energía: ($C = P + R + F + U$).

Consumo ©.

Este se evaluó en especímenes recién colectados al realizar un análisis de su contenido estomacal, con el que se definió tanto el tipo de alimento como la cantidad ingerida. Asimismo, se cuantificó el valor calórico de los contenidos estomacales.

Producción (P).

Se consideró como el bio -contenido del individuo o muestra recolectada. En este trabajo, este término denotará el contenido de energía de los animales al momento de la colecta, dado que el tipo de balance de Energía que se presenta es del tipo instantáneo (Duncan y Klekowski, 1975a). En esta fase de la investigación se trabajó en los aspectos relativos a la caracterización de la muestra de camarones de cada fecha de captura.

Tasa metabólica ®.

Este aspecto se midió a través del Consumo de Oxígeno (QO₂) de rutina expresado como una tasa, mg O₂/ gPS X h⁻¹ y posteriormente como mg O₂/ gPS X día⁻¹ en camarones bajo condiciones de ayunas y recién alimentados, en período de intermuda y sin lesiones o daños aparentes por la captura y traslado. El alimento proporcionado fue músculo de camarón que se dio en raciones del 10% del PH por ejemplar durante una hora.

El consumo de oxígeno se midió en cámaras respirométricas de cuatro litros de capacidad con dos individuos de talla similar por cámara. En general se emplearon ocho cámaras para cada ciclo experimental, sumergidas en una caja de plástico de 80 litros, a manera de baño maría, en la que se reguló la temperatura mediante calentadores regulables. La medición de oxígeno se efectuó con un oxímetro YSI 51B (± 0.05 mg O₂/l), realizándose una calibración del equipo previo a cada ciclo de medición. Las lecturas se tomaron cada dos horas con períodos de aireación y recambio parcial de agua, de una hora entre mediciones; es decir se tomó una lectura inicial después de la cual se cerraron las cámaras, luego de dos horas se tomó la muestra final y se procedió a recambiar y recuperar los niveles de oxígeno mediante la aireación.

Este período de consumo se consideró apropiado para obtener lecturas confiables y por que en este lapso, los organismos consumen a lo más el 40% de la concentración de oxígeno disuelto inicial presente en las cámaras (por lo que la tasa metabólica se mantiene independiente de los niveles de oxígeno ambiental). Se registraron los niveles de oxígeno y el tiempo del período de consumo. Las condiciones de salinidad (ups) y temperatura (T°C) se mantuvieron constantes (ups ± 0.5 y T°C ± 1°C) y fueron las medidas al momento de la colecta y propias de las condiciones ambientales de cada época.

Las tallas promedio de los especímenes de cada cámara respirométrica fueron diferentes, por lo que se calculó la relación entre el QO₂ y el Peso seco promedio por experimento en relación a los parámetros salinidad y temperatura, la ecuación es del tipo:

$$QO_2 = a PS^{b-1} \quad (\text{Dame, 1972; Duncan y Klekowski, 1975 a}).$$

Se probó estadísticamente el efecto de la salinidad, la hora del día y el efecto de los distintos pesos de los organismos sobre las tasas de consumo de oxígeno, para los distintos ciclos medidos.

Se compararon además las relaciones QO₂ vs PS para las distintas temperaturas y las dos épocas, utilizando los modelos de regresión múltiple.

Alimento no asimilado (F).

Las pérdidas energéticas por Heces (F) se cuantificaron al medir la producción de éstas en un grupo de 30 organismos recién colectados. Estos individuos se mantuvieron en tres cámaras plásticas de 10 litros, divididos equitativamente, bajo condiciones similares de salinidad y temperatura a las registradas en la laguna al momento de su captura. El lapso de evacuación de las heces fue un ciclo de 24 horas. Las heces se recogieron al sifonear los fondos de los contenedores y retenerlas en redes de malla fina. Se eliminaron los residuos salinos con agua destilada, se secaron a 60°C y posteriormente se midió su contenido de energía en la bomba calorimétrica.

Tasa de excreción nitrogenada (U).

Las pérdidas nitrogenadas (U) se evaluaron en los mismos organismos que se emplearon para la medición del metabolismo, bajo el mismo procedimiento: se tomó una muestra inicial y después de un lapso de dos horas se tomó la final; siguió un período de aireación y recambio parcial de agua de una hora. Para medir el Nitrógeno amoniacal, principal producto de la excreción de los camarones se utilizó el método de Azul de Indofenol (Rodier, 1978). La tasa de excreción nitrogenada se expresó como $\text{mg N-NH}_4 / \text{g PS} \times \text{h}^{-1}$.

Todos los elementos de la ecuación del balance fueron estandarizados, para representar el valor promedio de los camarones de cada elemento de la ecuación; y fueron transformados a equivalentes de energía, usando calorimetría directa (C, P y F) o por medio de calorimetría indirecta (R y U) utilizando los coeficientes oxalóricos apropiados (Brafield y Solomon, 1972; Kay y Brafield, 1973; Bishop, *et. al.*, 1980).

Los análisis estadísticos empleados en este trabajo se realizaron de acuerdo a Zar (1974), a través de los paquetes de cómputo SYSTAT, STATGRAPHICS, SPSS y STATISTICA.

12.3. RESULTADOS

PARAMETROS FISICOQUIMICOS.

Durante todas las visitas a la zona de estudio se midieron los parámetros más importantes por su conocida influencia sobre la fisiología de los organismos estuarinos, en especial de los camarones. Los factores evaluados fueron salinidad (ups) y temperatura (T°C). Aunque en ocasiones sólo se midió de manera puntual, al momento y en el sitio de colecta; para algunos meses se tienen ciclos de 24 horas de seguimiento de la dinámica ambiental, así como mediciones de pH y oxígeno disuelto. Los valores registrados se encuentran en la Tabla 16.1. (Anexos). Los meses de Diciembre y Abril, para la época fría y Julio II y Septiembre, para la cálida, tienen medidos ciclos consecutivos de 24 horas, respectivamente. En estos casos los dos ciclos para un mismo mes no difirieron significativamente y se presentan en la Tabla 16.1. (Anexos), mediante el promedio y medida de dispersión de ambos, representando al mes.

Como puede observarse, en la época fría la temperatura osciló en valores entre 20 y 25°C y en la época cálida estuvo alrededor de los 29 y 30°C. Los intervalos de confianza (IC) del 95% se traslapan dentro de cada época, lo que sugiere que no existe diferencia, pero no hay tal traslape entre los intervalos de las dos épocas, lo cual puede interpretarse como una diferencia en el factor citado. La salinidad en la época fría fluctuó en un intervalo de 26 a 34 ups, siendo la salinidad media cercana a 30 ups. Para la otra época la salinidad se observó en un intervalo de 12 a 36 ups, con un valor central aproximado de 24 ups. La máxima fluctuación se tuvo en Septiembre, ya que en un ciclo de 24 horas, se midieron valores desde 2 hasta 20 ups.

La época fría, según los datos ambientales recabados, se caracteriza por una fluctuación de temperatura más o menos importante (5°C) y una fluctuación de salinidad normal diaria para un sistema estuarino (alrededor de 8 ups); en la época cálida la temperatura es considerada como estable alrededor de los 30°C, pero con amplias fluctuaciones en salinidad (14 y hasta 18 ups en un ciclo nictemeral).

Para los otros parámetros que se midieron, oxígeno disuelto y pH, los valores encontrados estuvieron entre 4.5 y 6.5 mg/l y 7.4 y 8.9 unidades de pH respectivamente (Tabla 16.1. Anexos).

BIOCONTENIDO Y CARACTERIZACION DE LAS COLECTAS.

Aunque se visitó el lugar de estudio en 11 ocasiones, no en todas se pudo obtener el número necesario de organismos para cubrir la fase experimental y la correspondiente a la caracterización de la colecta. Tal fue el caso de Septiembre, de Enero y Marzo que para la segunda vez que se fue, no se obtuvieron camarones para ésta actividad.

Se trabajaron cuatro colectas para cada época del año. Para la época fría se tuvieron las colectas de Enero, Marzo, Abril y Diciembre; para la parte cálida, Mayo, Julio I, Julio II y Octubre. Se tomaron mediciones de PH, LT, LCT y PS y se determinó el porcentaje de humedad %H para organismos de ambos sexos.

La mayor colecta se registró en el mes de Abril, siguiendo en magnitud de tamaño de muestra Diciembre, Marzo y Enero, en la época fría. En el caso de la considerada cálida, la colecta más numerosa se obtuvo para Julio II, siguiendo en orden de tamaño Julio I, Mayo y Octubre (Tabla 16.2. Anexos).

En las colectas se obtuvo la proporción de sexos, que variaron ligeramente de la proporción 1:1, favoreciendo esta variación para todos los casos a las hembras, con excepción de la colecta de Marzo, dónde se recolectó una mayor cantidad de machos y la colecta de Julio II donde el número de hembras casi duplicó a la de machos (Tabla 16.2. Anexos).

Para cada colecta se probó estadísticamente la diferencia entre sexos para el PH, encontrándose que ésta resultó no ser significativa ($p > 0.05$), en todos los casos. Una vez probado lo anterior, se tomó la colecta sin separar los ejemplares por sexo.

En la Tabla 16.2 se presentan las medias y los IC del 95% para el PH de las distintas capturas realizadas. En la época fría el examen de los IC señala que los meses de Marzo y Abril son muy parecidos; Diciembre presentó organismos más pequeños que las dos colectas citadas y Enero tuvo organismos más grandes. En general los camarones de ésta época resultaron tener mayor talla que aquellos de la época cálida.

Las relaciones entre las diversas mediciones se presentan en la (Tabla 16.3. Anexos). La comparación entre rectas arrojó los siguientes resultados. Las relaciones lineales entre el PS vs PH para la época fría no muestran diferencias significativas para los tres meses considerados, en relación a las pendientes ($p > 0.05$), en el caso de las ordenadas al origen sólo hay diferencias significativas entre Enero y Diciembre ($p < 0.05$).

En el caso de la época cálida, Julio II y Octubre fueron estadísticamente similares; para las ordenadas se obtuvieron las mismas decisiones estadísticas. Los coeficientes de determinación (r^2) de los modelos de regresión múltiple para las épocas fría y cálida fueron respectivamente 0.99 y 0.989, lo que indica que los modelos explican satisfactoriamente al PS.

Entre la LCT y LT, existe una relación lineal; el r^2 para la época fría fue de 0.945, en ésta época no hay diferencias para las pendientes y las ordenadas. Para la época cálida el $r^2 = 0.96$ y no hubo diferencia para pendientes ni para ordenadas. Aquí resultó que tampoco el coeficiente o pendiente de la LT fue significativa ($p > 0.05$). Se probó la posible diferencia entre las épocas resultando ésta no significativa ($p > 0.05$) para ambas, pendientes y ordenadas.

La relación entre el PH y la LT es potencial, por lo que se practicó una transformación logarítmica a los datos. El modelo de regresión múltiple dio una $r^2 = 0.961$, para la época fría; los coeficientes obtenidos en el análisis no dan evidencias de diferencia significativa para pendientes y ordenadas ($p > 0.05$).

En la otra época, se obtuvo un buen porcentaje de explicación de la variable PH ($r^2 = 0.975$), los resultados estadísticos para las pendientes y ordenadas son similares a los de la época fría ($p > 0.05$).

Los resultados de Materia Orgánica (MO) y Cenizas (Ce) se presentan en la Tabla 12.3.7. Una muestra de cada colecta sirvió para obtener estos índices; los camarones se separaron por sexos y clase talla según su distribución de frecuencias.

No hubo diferencias aparentes para estos dos factores; por esta razón se agruparon los datos para cada época. Se observa una tendencia a que el promedio del % MO de la época cálida sea mayor que el correspondiente a la época fría. Asimismo, la recta para la época más caliente queda por encima de la línea de la otra época, pero sólo hasta que el PS es igual a 1g.

La prueba de hipótesis para las medias condujo a la decisión de no aceptar que existen diferencias significativas entre las dos épocas para el % MO ($p > 0.05$). En razón de los valores observados para las pendientes de la regresión, que son similares, ya no se efectuaron pruebas estadísticas; lo mismo aconteció para el % de Ce.

Tabla 12.3.7. Índices Corporales, Materia orgánica (M.O), Cenizas (Ce) y Contenido de energía (C.E.) de camarones en estado juvenil. (Media \pm IC95%).

EPOCA	n	M.O %	Ce %	M. O. (B ₀)	vs (β)	P.S (r)	Ce (β_0)	vs (β)	P.S. (r)	C.E. cal/g
I Fría	18	84.9 \pm 1.4	15.1 \pm 1.4	-0.040	0.874	0.999	0.043	0.127	0.989	3158.7 \pm 139.9 (n=9)
II Cálida	7	86.4 \pm 1.0	13.6 \pm 1.2	-0.003	0.863	0.990	-0.003	0.137	0.990	3321.3 \pm 304.1 (n=3)

Los parámetros β_0 , β y “r” representan la ordenada, pendiente y coeficiente de correlación de las relaciones M.O vs P.S y Ce vs P.S.

El contenido de energía CE para el tejido de camarón, se obtuvo promediando el valor calórico de varias colectas para cada una de las épocas. Para la parte fría del año se tienen más datos, porque se realizaron determinaciones por clase talla. No se observaron diferencias sensibles por este factor.

Con la evidencia de la MO señalada previamente y con la no diferencia para las distintas tallas en el CE, en la época cálida, sólo se realizaron tres determinaciones (Tabla 12.3.7.). La tendencia de mayor valor para la segunda época se vuelve a manifestar, aunque ésta diferencia no es significativa ($p > 0.05$).

El análisis bromatológico practicado a organismos de ambas temporadas, reportó datos muy semejantes en los cuatro componentes principales: proteína, lípidos, carbohidratos y cenizas. La tendencia que se presenta en la época cálida es la ligera disminución de los componentes orgánicos y el consecuente incremento de los minerales o cenizas (Tabla 12.3.8.).

Tabla 12.3.8. Composición Proximal (%) del camarón café de la laguna de Tamiahua, Ver.

EPOCA	PROTEINA	LIPIDOS	CARBOHIDRATOS	CENIZAS
I Fría	73.26	4.02	10.80	11.90
II Cálida	71.93	2.62	9.99	15.43

Análisis bromatológicos realizados en el laboratorio de Análisis Químico para alimentos de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, UNAM.

CONSUMO ©.

El análisis del contenido estomacal está resumido en la Tabla 12.3.6. (Fig.12.3.1.), para las determinaciones se tomaron 30 organismos por colecta. La mayoría de los camarones presentaron bajos niveles de % de llenado del estómago principalmente en la época cálida.

El componente más importante por su frecuencia es el detritus con un 41.7 % para la época I y 43.5 % para la época II. En éste y los demás componentes, los valores para las dos épocas son muy parecidos, pero para la temporada cálida hay un aporte importante de materia vegetal (13.0%), mientras que en la época fría el aporte animal a través de los crustáceos es más importante (25.0%), según los datos recabados.

Tabla 12.3.6. Análisis del contenido estomacal de camarones juveniles.

EPOCA	COMPONENTES	ABUNDANCIA (%)
I Fría	Detritus	41.7
	Crustáceos	25.0
	Arena	16.7
	Microorganismos	16.6
II Cálida	Detritus	43.5
	Crustáceos	4.4
	Arena	21.7
	Microorganismos	17.4
	Materia vegetal	13.0

Se encontró dentro de los crustáceos una gran abundancia de copépodos y dentro de los microorganismos se incluyó al zooplancton (abundando los foraminíferos). En la época cálida se encontraron restos de poliquetos, pero estos constituyeron una pequeña porción por lo que no se incluyeron en la Tabla como componente.

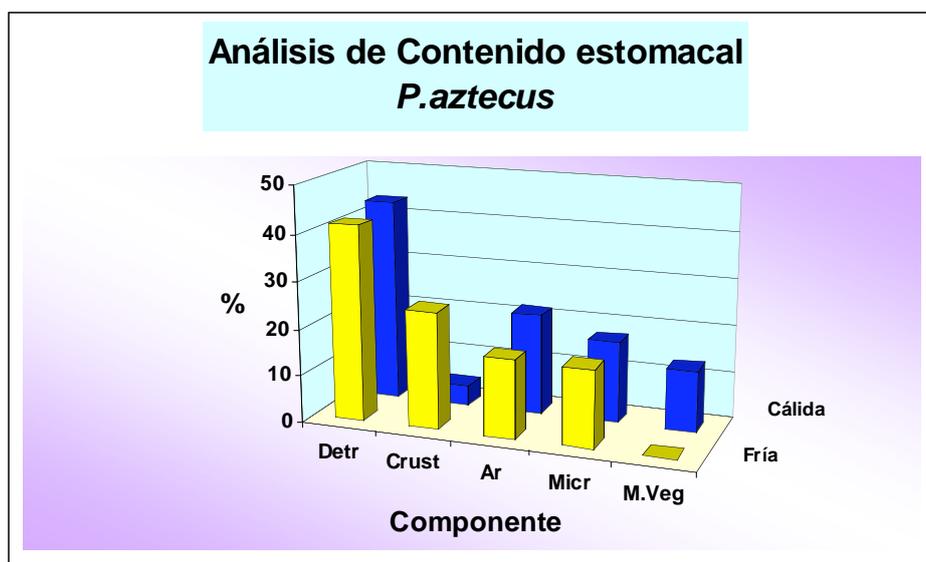


Figura 12.3.1. Componentes del alimento ingerido por *P. aztecus* juvenil de Tamiahua, Ver. en dos épocas del año.

El valor energético del contenido estomacal se determinó en una sola muestra, dada la pequeña cantidad del contenido. Para la época I se tuvo un aporte de energía de 3126.6 cal/g y para la cálida 3133.3 cal/g.

Los experimentos de Ingesta sirvieron para obtener, en base a la alimentación con músculo de camarón, la ración que ingerirían los ejemplares para su mantenimiento y actividad diaria.

Para la época fría se encontró que consumen alrededor del 8% de su PH, aproximadamente el 1.5 % en PS, si se considera que el contenido de agua corporal es de 80.8%; y el 4% para la temporada cálida, aproximadamente el 0.8% en PS, a Temp. 23 ± 1 °C y Salinidad = 30 ups, y Temp. 25 ± 1 °C y Salinidad = 34 ups respectivamente.

METABOLISMO ($QO_2 = R$).

Se realizaron 24 mediciones para el consumo de oxígeno diario promedio de rutina, de los juveniles de *P. aztecus*. En la Tabla 16.4. (Anexos) se condensa la información sobre los ciclos y las mediciones efectuadas.

Se verificó que los pesos de los organismos fueran comparables a través de la construcción de IC 95%, para la diferencia de medias del PH y mediante análisis de varianza, de acuerdo al número de medias a contrastar. Se buscaron las horas del ciclo similares para hacer la comparación.

Una vez revisado el grado de comparabilidad, se probó la influencia de la salinidad sobre la tasa de consumo de oxígeno por hora, (QO_2), para la misma temperatura, mediante el análisis de varianza de dos vías con interacción. Los dos factores que se incluyeron fueron salinidad y hora del día. En todos los casos planteados, el factor salinidad, no operó diferencias significativas en el QO_2 , ($p > 0.05$), para intervalos del factor de 26 – 34 ‰, para la época fría; esto sucedió también en la época cálida donde el intervalo de salinidad en los diversos experimentos realizados fluctuó de 22 a 36 ups.

A pesar de haber verificado que no existiera diferencia entre las medias del PH, se probó si el Peso como factor modifica la respuesta del QO_2 . Para este fin se calcularon análisis de varianza de dos factores (peso del ejemplar y salinidad), con la variable dependiente consumo de oxígeno diario promedio por hora.

No hubo efecto significativo del factor peso ($p > 0.05$), con excepción de los ciclos 6 y 10, para la época fría y 15 de la época cálida, donde los pesos húmedos resultaron diferentes y no se incluyeron en la comparación.

En todos los análisis de varianza el efecto de la hora del día, fue altamente significativo ($p < 0.05$); con excepción de los ciclos 17, 19, 21 y 24. (Tabla 16.4).

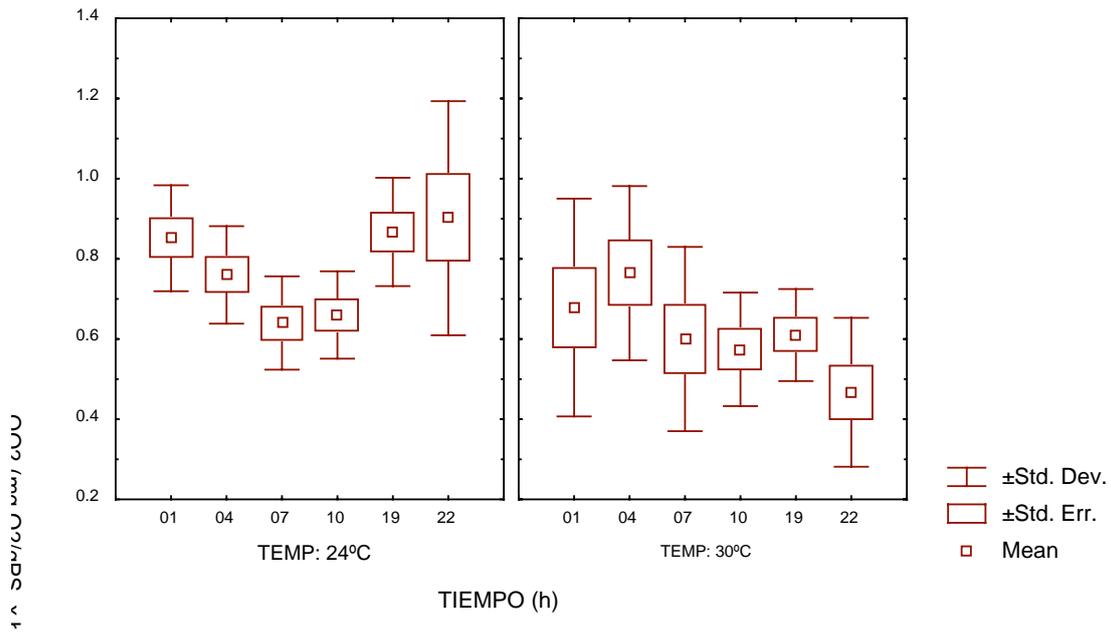
Una vez probada la no influencia de la salinidad, se agrupó la información para resumirla según la temperatura, alimentación, hora del día y sus diferencias relacionaads con la estacionalidad, los datos se presentan en las Figuras 12.3.3. - 12.3.5.

En general pueden apreciarse las horas de actividad y de mínimo metabolismo, así como algunos picos asociados seguramente al ritmo de mareas del sistema.

El alimento consumido por los camarones tuvo un efecto significativo en el metabolismo de éstos ($p < 0.05$), después de tres horas de haber sido consumido (ADE), este efecto fue mayor en organismos de época fría que aquellos de la temporada cálida.

La temperatura también ejerció su influencia ($p < 0.05$), incrementando la tasa metabólica al elevarse el nivel del factor y mostrándo un mayor efecto en especímenes de época fría.

Influencia de la temperatura y hora del día en la tasa metabólica de *P. aztecus*
 Época Cálida. Organismos en Ayunas



Influencia de la temperatura y hora del día en la tasa metabólica de *P. aztecus*
 Época Fría. Organismos en Ayunas.

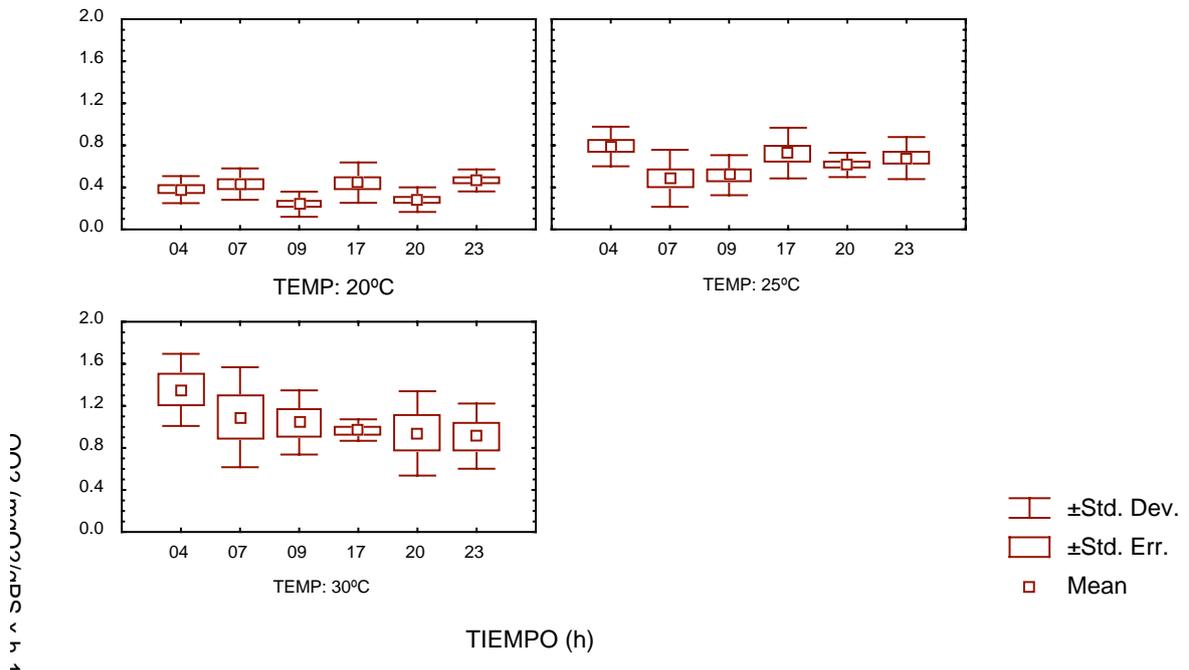


Figura 12.3.3. Comparación del metabolismo de rutina del camarón café a distintas temperaturas en dos épocas el año

Cuando se contrasta el metabolismo promedio de los camarones a las diversas temperaturas medidas y se correlacionan éstas con su variación en los diversos meses del año. Se puede observar (Fig. 12.3.5.) un patrón de aclimatización distinto en la tasa metabólica de los camarones de acuerdo a si ellos proceden de la temporada fría o cálida del año, denotándose un efecto agudo del factor temperatura en organismos de la época fría del año. Se indican también

los resultados de las pruebas de comparaciones múltiples entre las tasas metabólicas en las diversas temperaturas y meses. Los meses unidos con líneas continuas no presentan diferencias significativas entre ellos.

La influencia de la temperatura a través del coeficiente metabólico (Q_{10}), comparando las tasas metabólicas de camarones de ambas épocas presentadas en la Tabla 12.3.5. reafirman lo observado en la Fig. 12.3.5.

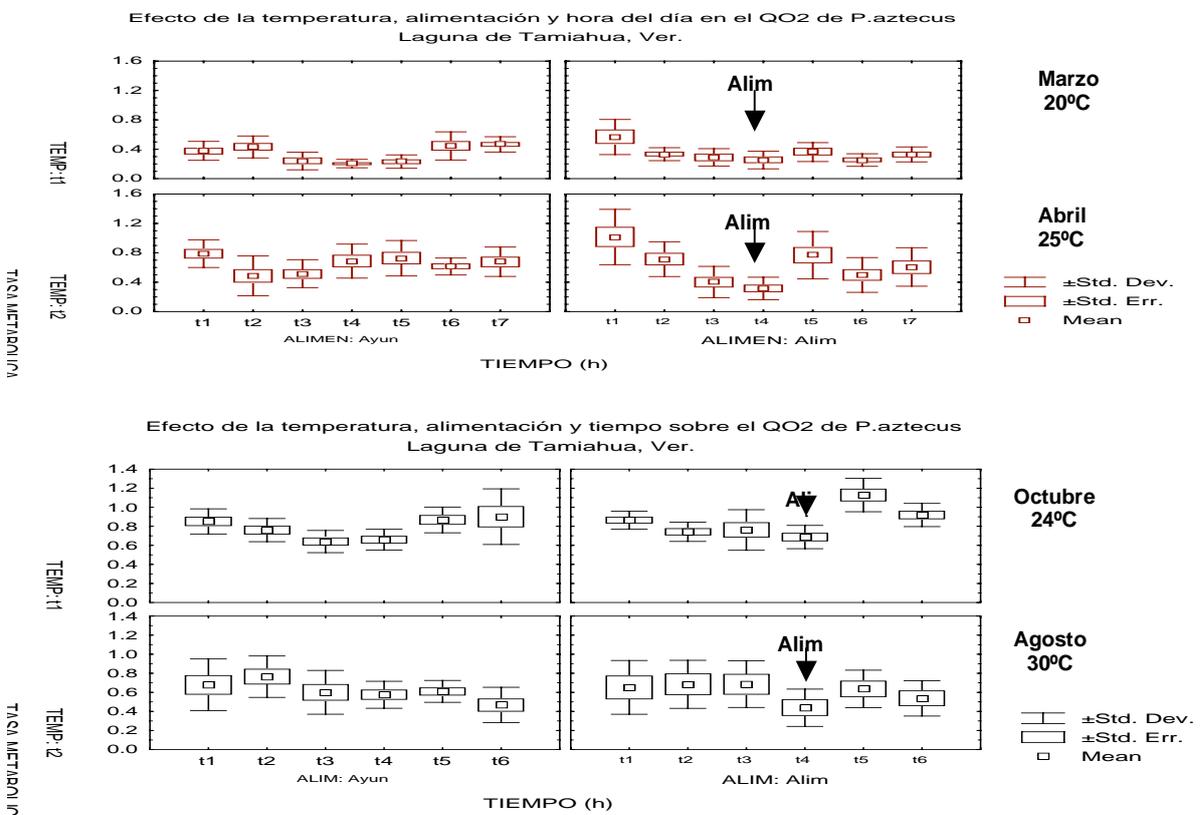


Figura 12.3.4. Influencia del alimento y temperatura en el ritmo metabólico del camarón café. Comparación de épocas.

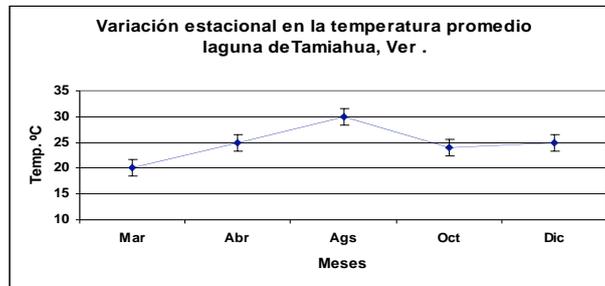
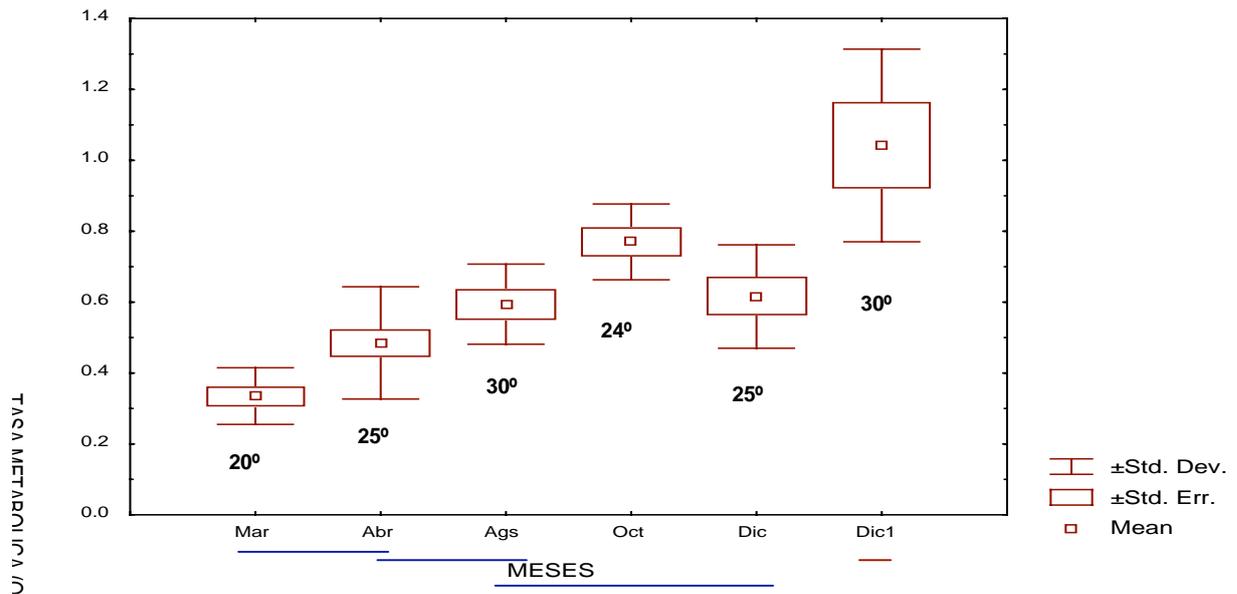


Figura 12.3.5. Efecto de la aclimatización sobre la tasa metabólica de *P. aztecus*. Organismos en ayunas.

Tabla 12.3.3. Efecto de la época del año sobre la tasa metabólica de rutina (QO_2) de camarones juveniles de la laguna de Tamiahua, Ver. medidas en diferentes condiciones de salinidad – temperatura. (Media \pm IC 95%)

EPOCA	CICLO(s)	T °C	ups	n	QO_2	P.H (g)
I Fría	1 y 2	19 - 20	26, 28	10	0.323 ± 0.079	8.3 ± 1.6
	5, 7 y 9	25 - 26	26, 30, 34	8	0.381 ± 0.066	5.9 ± 0.2
	12	30	30	7	1.031 ± 0.129	3.3 ± 0.6
II Cálida	13	24	34	7	0.770 ± 0.096	1.9 ± 0.3
	17,19,21,24	30 - 32	22,26,34,26	7	0.594 ± 0.069	3.4 ± 0.3

QO_2 (mg O_2 /g PS x h^{-1}). P.H. = peso húmedo. Los números anotados bajo la columna de Ciclos corresponden al número de medición en períodos de 24 hrs efectuadas en la presente investigación.

El QO_2 y los correspondientes IC del 95% para el PH se presentan en la Tabla 12.3.3. Los PH que son reflejo de la talla de los camarones en cada mes no son comparables para hacer el contraste del QO_2 por temperatura de manera directa.

Los PH que son comparables son los datos de la época fría y cálida a 30°C (Tabla 12.3.3.), que permiten hacer la contrastación por “aclimatación cruzada”. Se observa que a temperatura alta, inusual en la temporada fría, los camarones consumen 1.74 veces el QO₂ medido en la temporada cálida, donde 30°C es la temperatura normal.

El modelo que explica la relación entre el QO₂ y el PS de los organismos, se obtuvo para cada época y para cada temperatura dentro de éstas. Para la época fría, entonces, se ajustaron tres modelos (20, 25 y 30° C) y dos para la cálida (24 y 30 °C). El QO₂ empleado para el modelo fue la tasa metabólica de rutina (mg O₂ /g PS X día⁻¹). Por lo cual la relación tiene como exponente un valor negativo.

El análisis para las rectas a través de la comparación de pendientes y ordenadas por modelos de regresión múltiple, dio como resultado para la época fría, la no diferencia ni en pendientes ni en ordenadas al origen de las rectas, en virtud de obtener coeficientes del modelo múltiple no distintos de cero (p>0.05). En la temporada cálida, tampoco se encontraron diferencias de acuerdo a la evidencia que brindan los datos (p>0.05). Los resultados condensados se muestran en la Tabla 12.3.4.

Tabla 12.3.4. Relaciones QO₂ = α PS^β en camarones juveniles.

EPOCA	N	Peso Húmedo(g) Media±IC95%	α ± IC 95%	β ± IC95%
I Fría	23	5.51 ± 0.89	14.61 ± 2.22	-0.989 ± 0.283
	15	4.74 ± 1.2	10.70 ± 2.26	-0.774 ± 0.281
II Cálida	24	2.96 ± 0.43	9.91 ± 2.14	-0.703 ± 0.110

La β que aquí se indica corresponde a la b⁻¹ que es utilizada frecuentemente (Duncan y Klekowski, 1975 a).

Para 25°C (época fría), se ajustaron dos modelos de acuerdo a la talla de los organismos. Así se calcularon dos ecuaciones, una para organismos “pequeños” y otra para “grandes”; la segunda no se incluyó en la comparación entre temporadas.

A pesar de no encontrar diferencias significativas entre el modelo de la época I para organismos pequeños y el modelo para la época II (p>0.05), se consideró importante mantener el modelo propio de cada temporada.

Los organismos tuvieron una respuesta de alimentación similar a la que se obtuvo en el experimento de ingesta. Es decir, en la época fría se consumió entre el 5 y el 8% del PH del camarón; para la otra época los camarones utilizaron entre el 2 y 4% del PH. Sin embargo, durante la medición del QO₂ algunos organismos no consumieron el alimento ofrecido durante el lapso que éste se les suministró.

Los resultados del QO₂ de los organismos alimentados, se indican en la Tabla 12.3.1. También se presentan los promedios e IC 95% de los pesos húmedos de los camarones empleados.

Tabla 12.3.1. Resumen de los ciclos de Tasa metabólica (QO₂) de camarones *P. aztecus* alimentados. (Media ± IC 95%).

EPOCA	T °C	ups	CICLO(s)	N	QO ₂	P.H. (g)
I Fría	20	34	Marzo I	12	0.34 ± 0.06	6.86 ± 0.26
	21	31	Enero II	7	0.20 ± 0.03	5.94 ± 0.74
	25	34	Abril	8	0.64 ± 0.18	5.63 ± 1.15
	25	30	Marzo I	5	0.80 ± 0.14	4.34 ± 0.44
II Cálida	24	34	Octubre	7	0.84 ± 0.14	2.27 ± 0.24
	30	22	Julio II	7	0.66 ± 0.23	3.63 ± 0.75
	30	26	Julio I	8	0.60 ± 0.08	3.11 ± 0.59
	30	34	Julio II	3	0.97 ± 0.31	3.15 ± 0.39
	30	36	Mayo	8	0.62 ± 0.12	3.43 ± 0.30

QO₂ (mg O₂ / g PS x h⁻¹)

Los valores del metabolismo promedio por temperatura para ejemplares en ayunas fueron: 0.32, 0.38 y 1.03 mg O₂/g PS X h⁻¹, para 20, 25 y 30°C respectivamente, para la época fría (Tabla 12.3.3.); los camarones alimentados consumieron 0.34 y 0.64 mg O₂/g PS X h⁻¹ para 20 y 25°C (Tabla 12.3.1.).

Los otros valores de la tabla no se utilizaron porque el dato para 20°C fue inferior que aquel de ayunas y porque a 25°C el otro valor medido, no puede contrastarse debido a que se obtuvo de organismos de menor talla.

Así, para la temperatura más baja sólo se tiene un incremento de 0.02 mg O₂/g PS X h⁻¹ (no significativo, p>0.05), para 25°C la diferencia fue de 0.26 mg O₂/g PS X h⁻¹, el cual si es significativo (p<0.05); este incremento es del orden del 67% en relación a los organismos en ayunas.

En la época cálida se tienen dos valores para camarones alimentados, a 24 y 30°C. En la Tabla 12.3.1. se presentan los datos para la temperatura más alta. El valor que se emplea en la comparación es un promedio de ellos, dado que sus tallas son similares, siendo este de: 0.71±0.28 mg O₂/g PS X h⁻¹ (Media ±IC95%). A 24°C el QO₂ fue de 0.42, al estimarse este valor con la relación QO₂ – PS para la época, con un organismo tipo de PH = 3.4 g, lo que equivale a 0.99 g PS.

Así, el incremento en la tasa de consumo de oxígeno de 0.35 unidades es significativo al emplear el estadístico “t”, comparando la media de 0.72 vs 0.42 (p<0.05). la diferencia es del 84% del QO₂ encontrado en ayunas. A la temperatura de 30°C, el incremento por la Acción Dinámica Específica del alimento (ADE) fue de 0.12 (20% del QO₂ en ayunas); esta diferencia no fue significativa al comparar los dos valores de oxígeno consumido (p>0.05).

Durante los ciclos de medición se observó que la ADE se manifestó para la época fría de 3 a 4 horas después de la alimentación con un efecto significativo (p<0.05), mientras que en la temporada cálida el efecto es evidente pasadas dos horas, pero de menor magnitud (Figura 12.3.4.)

Por último, para tratar de comparar si el QO₂ es distinto entre las épocas, se utilizaron los dos modelos (para la fría se tomó el modelo para organismos de menor talla), para un conjunto de valores de PS de 0.74 a 1.00 g; con estos datos se realizó un análisis de varianza de dos vías (la

época y el PS como bloque), encontrándose diferencia significativa para los QO_2 estimados en relación a la época ($p < 0.05$).

Tabla 12.3.5. Patrón de aclimatización al cambio de temperatura en la tasa metabólica de *P.aztecus* de Tamiahua, Ver. Comparación de épocas.

MES	T°C	QO2/día	Log QO2	Comparación	Q ₁₀
Abril	25	11.64	1.0660	25° vs 30°	1.17
Agosto	30	14.3	1.1553	25° vs 24°	0.18
Octubre	24	18.5	1.2671	30° vs 24°	0.86
Marzo	20	8.04	0.9053	20° vs 25°	1.67
Diciembre	25	14.8	1.1703	20° vs 30°	1.54
Diciembre 1	30	25.0	1.3979	25° vs 30°	1.43

HECES (F).

Para poder estimar la cantidad de energía que se pierde del alimento por evacuación, se reunieron las heces recolectadas en las diferentes colectas, para formar una muestra general para cada temporada. Los resultados fueron de 2570.8 cal/g PS para la época fría y 2527.6 cal/g PS para la temporada cálida. (Tabla 12.3.9).

EXCRECION NITROGENADA (U).

Tomando en cuenta la estrategia de verificación del grado de comparabilidad entre las mediciones y las pruebas de hipótesis efectuadas para las tasas de consumo de oxígeno, se presentan los resultados para la tasa de excreción de nitrógeno amoniacal: $mg\ N-NH_4 / g\ PS\ X\ h^{-1}$ (QN-NH₄). Se mantuvieron los mismos criterios de agrupación que para el caso del metabolismo. La Tabla 12.3.2. señala los resultados.

Para este parámetro de pérdida de energía se contó con menos información que la obtenida para el QO_2 . En la época I, a 20°C no se observó efecto de la alimentación ($p > 0.05$), pero a 25°C si es marcada la diferencia y es significativa ($p < 0.05$).

En la época II el valor para ayunas es anómalo, es mayor que todos los datos por un orden de magnitud. El valor medio para camarones alimentados es el mayor de todos, pero tiene la fluctuación más amplia y corresponde a los organismos de menor talla en relación a todos los experimentos.

Para 30°C hay una tendencia de elevación en el valor de la tasa, el incremento es de 0.03 mg N-NH₄ g PS X h⁻¹ pero no es significativa esta diferencia ($p > 0.05$).

Tabla 12.3.2. Resumen de los ciclos de la tasa de excreción nitrogenada de camarones juveniles (Media \pm IC 95 %).

EPOCA	T °C	CONDICION	QN-NH ₄
I Fría	20	Ayunas	0.038 \pm 0.028
		Alimentados	0.031 \pm 0.015
II Cálida	25	Ayunas	0.023 \pm 0.017
		Alimentados	0.067 \pm 0.026
II Cálida	24	Ayunas	0.600 \pm 0.360
		Alimentados	0.072 \pm 0.074
II Cálida	30	Ayunas	0.036 \pm 0.011
		Alimentados	0.063 \pm 0.200

QN-NH₄ (mg N-NH₄⁺ / g PS x h⁻¹)

BALANCE DE ENERGIA (C = P + R + F + U).

La integración de la información se realizó con el enfoque “fisiológico-bioenergético” para comprender el desempeño de los camarones bajo condiciones similares a las de su hábitat natural.

Se calcularon todos los parámetros de la ecuación del balance de energía, con la excepción de la energía canalizada para el crecimiento (P), la cual se obtuvo a partir de éstos (**Campo de Crecimiento: $\Delta P = C - (R + F + U)$**).

En el balance se incluyó el efecto que sobre el metabolismo y la excreción nitrogenada tiene el alimento al ser procesado por el organismo (ADE). Las unidades utilizadas fueron cal/g PS X día⁻¹, considerando que el Balance de Energía que se midió es del tipo instantáneo, cuya unidad de tiempo es el día (Tabla 12.3.9.).

Se utilizaron para el balance únicamente los valores promedio. Para obtener el valor de la excreción se multiplicó por el coeficiente oxalórico de la excreta ($Q_{ex} = 4.05$ cal/mg N-NH₄, Brafield y Solomon, 1972; Kay y Brafield, 1973) y para el metabolismo el $Q_{ox} = 3.31$ cal/mg O₂, Bishop, *et al.*, 1980).

Los datos para esto y para obtener la ADE se tomaron de las mediciones a 25°C para la época fría y a 30°C para la cálida. Se consideró para ambas épocas un organismo tipo de 1.0 g PS y se calculó el QO₂ mediante las relaciones obtenidas para cada temporada.

Tabla 12.3.9. Parámetros del balance de energía (cal /g PS x día⁻¹) en camarones juveniles *P. aztecus* de Tamiahua, Ver. Comparación de épocas.

EPOCA	C	P	R	F	U	A
Fría (25°C)	3126.5 (100)	493.8 (15.8)	55.4 (1.8)	2570.8 (82.2)	6.5 (0.21)	549.2 (17.6)
Cálida (30°C)	3113.3 (100)	537.2 (17.3)	42.2 (1.4)	2527.6 (81.2)	6.1 (0.2)	579.4 (18.6)

En paréntesis se indican los % respecto al valor del Consumo ©. Los valores de R y U ya incorporan el efecto de la alimentación.

En general los valores obtenidos para los parámetros en ambas épocas muestran una tendencia a diferir. Las pérdidas por excreción son prácticamente iguales para las dos épocas.

Debe notarse que la energía por Consumo (C) y la energía por costos de mantenimiento (R) fueron mayores en la época fría y que la energía utilizada en crecimiento (P), es mayor en la época cálida; las pérdidas por Hece resultaron ser mayores en la época fría, por lo que la Asimilación ($A = P + R$), fue mejor en camarones de la época cálida.

Respecto a los índices de eficiencia utilizados para comparaciones, K_1 , K_2 y U^{-1} (Duncan y Klekowski, 1975), resultaron ser mayores en la época cálida; la eficiencia de crecimiento bruta (K_1), la eficiencia de crecimiento neta (K_2) y la eficiencia de asimilación (U^{-1}) son mejores en la época cálida.

Los costos de energía para mantenimiento (Respiración), en relación al Crecimiento fué mayor para la época I. Asimismo, el gasto por Respiración relacionado a la Asimilación fue mayor en la temporada fría (Tabla 12.3.10 y Fig. 12.3.2.).

Tabla 12.3.10. Eficiencias bioenergéticas del camarón café.

EPOCA	K_1	K_2	U^{-1}	R/P	R/A
Fría (25°C)	0.158	0.899	0.176	0.112	0.101
Cálida (30°C)	0.173	0.927	0.186	0.079	0.073

Los índices de eficiencias se calcularon según Duncan y Klekowski (1975 a) $K_1 = P/C$, $K_2 = P/A$, $U^{-1} = A/C$

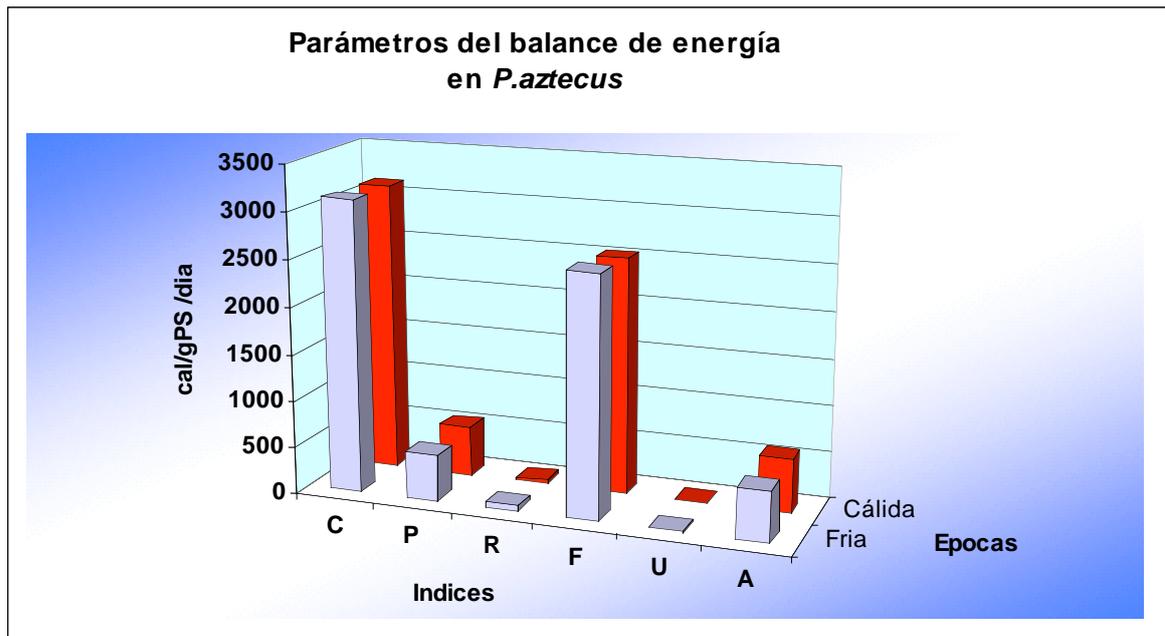


Figura 12.3.2. Elementos del balance de energía del camarón café de Tamiahua, Ver. en dos épocas del año.

12.4. DISCUSION

PARAMETROS FISICOQUIMICOS.

La dinámica ambiental desempeña un papel fundamental en el enfoque de análisis de los estudios ecofisiológicos, porque es ésta quien centra los objetivos de dichas investigaciones, para poder responder sobre los mecanismos fundamentales de la distribución y abundancia de las poblaciones. En el caso de habitats cuya característica principal es la fluctuación de sus factores como los sistemas estuarinos, es imprescindible conocer el marco en el que los organismos se desempeñan.

El entendimiento de la dinámica de los ecosistemas lagunares – estuarinos de las regiones tropicales, se encuentra en una fase incipiente, por lo que la comparación con sistemas templados (que han sido más estudiados), en aras de desarrollar programas de manejo particulares para estas zonas climáticas diferentes, se plantea como un objetivo medular en la investigación en sistemas costeros, desde el punto de vista hidrológico y ecológico (Vernberg, 1981; Winberg, 1970).

En esta investigación se consideró la dinámica ambiental para delimitar los valores de los parámetros a los que está sujeta la población de camarones *P. aztecus* en el área de estudio.

El sistema de la laguna de Tamiahua, Ver. es muy particular, pues se observó que para la época considerada como fría, se comportó como un sistema templado típico de acuerdo a la temperatura medida, que fue alrededor de 20°C (Vernberg, 1959; Dehnel, 1960; Venkataramiah, *et al.*, 1975 a ; Bishop, *et al.*, 1980). Esta época se ve afectada por fenómenos meteorológicos denominados “nortes”, que hacen descender la temperatura del agua hasta 16°C.

Para la época cálida el sistema, en sus factores más importantes, refleja a un ambiente tropical: temperatura alta (30°C) y fluctuaciones de salinidad por las abundantes lluvias propias de la temporada. El sistema tropical, como se propone es más estable, en cuando menos al factor controlador maestro (temperatura), Tabla 16.1. (Anexos), (Fry, 1971).

Los valores medidos de pH y O₂ disuelto se ubican dentro de los límites marcados para no ser factores que afecten a los organismos acuáticos. Kramer (1975), establece un nivel aceptable de 4 mg de O₂ /l, aunque para la especie en cuestión en sistemas de cultivo, se han medido 2 mg/l con un alto porcentaje de supervivencia.

El O₂ disminuye para la época cálida, lo que puede estar relacionado con el efecto de su menor disolución a temperatura más alta, así como a la mayor actividad oxidativa de los microorganismos del sedimento, por lo que la demanda de O₂ aumenta.

Se debe por ende entender que la laguna de Tamiahua tiene que considerarse en relación a las épocas del año de manera distinta.

BIOCONTENIDO Y CARACTERIZACION DE LAS CAPTURAS.

Los camarones juveniles de la especie *P. aztecus* no difirieron en las mediciones que constituyeron la caracterización de las colectas, ni en los índices corporales al separarlos por sexo. Esto se debe a que en este estadio de desarrollo aún no operan en los organismos cambios por madurez o actividad reproductivas, que serían los factores por los cuales se podrían establecer diferencias.

Las tallas obtenidas de acuerdo al **PH** de los camarones capturados, concuerda con los picos de reclutamiento de postlarvas reportados. Flores Cárdenas (1989) menciona como picos los meses de Diciembre, Marzo y Septiembre para *P. aztecus*; en el presente estudio las tallas menores se encontraron en Diciembre (para la época fría) y Octubre (para la cálida).

No se puede considerar que se capturaron los organismos recién reclutados, pero si que por las fechas de captura, uno o dos meses antes, hubo un fuerte pulso de postlarvas ingresando al sistema. (Kusunoki *et al.*, 2005).

Respecto a las relaciones alométricas tal y como deben ser planteadas (Packard y Boardman, 1988), se tiene en general, que no hubo diferencias significativas para las pendientes, con excepción de las relaciones **PS – PH** para Julio I y Julio II. La diferencia entre las pendientes debe entenderse como un cambio real en la asociación de las dos variables, es decir que los fundamentos de la relación varían en razón de diversos eventos.

En el caso particular de la época cálida, el cambio del sitio de captura y las características propias de ésta, a través de los rangos encontrados para la variable **PH** pueden ser sugeridas como explicaciones. Si se observa la Tabla 16.3 (Anexos), se encuentra que el IC 95% para Julio I se traslapa con el de Julio II pero es más estrecho. Este corto intervalo en las variables pudo afectar el coeficiente de regresión.

La diferencia entre ordenadas más que un cambio en la regla de asociación entre las variables, debe interpretarse como que los modelos parten de medias generales distintas, ya sean mayores o menores.

Para la relación **PS – PH** en la época fría, puede considerarse como modelo general:

$$\mathbf{PS = 0.343 (\pm 0.222) + 0.255 (\pm 0.029) PH}$$

y para la temporada cálida:

$$\mathbf{PS = -0.074 (\pm 0.203) + 0.246 (\pm 0.03) PH}$$

Entre paréntesis se indican los IC 95%. Aunque las pendientes se traslapan en sus intervalos calculados, las ordenadas al origen dan idea que son diferentes ($p < 0.05$), por lo que de manera global los modelos son distintos.

La relación entre el **PS** y el **PH** debe estar modificada por el contenido de humedad del tejido que constituye una respuesta osmorregulatoria a las condiciones de temperatura y salinidad propias de cada época. Para la época cálida se tiene un **PH** mayor que para la fría para un mismo **PS**; y se encontró que la época cálida presenta mayor dilución en el hábitat lagunar (Tabla 16.2. Anexos).

Para la relación **LCT – LT** no hubo diferencia entre épocas, el modelo general es:

$$\mathbf{LCT = 0.265 (\pm 0.569) + 0.246 (\pm 0.06) LT}$$

Tampoco hubo diferencia en lo que a la relación **PH – LT** se refiere, el modelo general para ambas épocas es:

$$\mathbf{PH = 0.0266 (\pm 1.548) LT^{2.54} (\pm 0.368)}$$

Las relaciones puramente morfométricas no mostraron diferencias respecto a la época, pero donde la relación se basa en procesos fisiológicos si la hay.

La composición proximal de los camarones para ambas épocas es muy similar. Sin embargo, las determinaciones de **MO** y **CE** que se realizaron no concuerdan con los resultados de la composición proximal. Los análisis calóricos corresponden por su tendencia con los resultados de **MO** y **Ce** y no con los valores del bromatológico.

Para la época cálida se tiene que los valores son mayores en relación a la otra época. Se cree que el Análisis Bromatológico ensayado no proporciona datos acertados en el porcentaje de proteínas y de lípidos, siendo estos últimos los que hacen variar de manera importante los contenidos de energía.

Prus (1970) y Griffiths (1977) mencionan entre los factores que pueden afectar el contenido de energía (**CE**), al sexo, edad, época del año y estado fisiológico entre otros. En este estudio se trató de verificar en cuanto al sexo y la época, la posible diferencia, pero sólo se encontró una tendencia de incremento para la época cálida.

Prus (1970) trabajando con datos de 64 especies de nueve phyla y bajo el supuesto de la distribución normal del **CE**, ubica a los decápodos en la cola izquierda de la distribución junto con los Branchiopoda y los Conchostraca, como los grupos con más bajo nivel de energía. Por ejemplo, el acócil *Cambarellus robustus* presenta (Media \pm E.S.) 3267 ± 470 cal/g PS, dato comparable con los aquí obtenidos para el camarón café.

Existe poca información sobre el **CE** de crustáceos de sistemas tales como estuarios y ríos, dado que son muy variables en cuanto al nivel de predictibilidad de su alimento (Griffiths, 1977) y no han sido considerados dentro de los modelos de variación calórica.

El contenido de cenizas **Ce** no fue alto, por lo que los valores de **CE** no deben haber presentado alteración significativa por descomposición del CaCO_3 . Cuando **Ce** es menor al 25% no existe problema y no hay que efectuar correcciones (Klein Breteler, 1975 b).

CONSUMO.

El primer objetivo de evaluar el parámetro de consumo o ingesta, consistió en hacerlo bajo condiciones naturales y que este valor proporcionara idea de la cantidad de energía que ingresa al organismo, a través de los componentes alimenticios de los que hace uso el camarón en su hábitat. Sin embargo, se hizo una separación gruesa en grandes componentes para tener conocimiento del tipo de alimento que se ingiere en cada época. Esta metodología se basa en dos supuestos principales (Klekowski y Duncan, 1975 b):

- Que los diferentes alimentos pasan a través del canal alimentario a la misma tasa, y
- Que los organismos blandos los cuales no dejan restos indigeribles, no son comidos.

Por lo que esta metodología es sólo una aproximación cuantitativa o cualitativa y debe tomarse con las reservas apropiadas al momento de las inferencias.

En razón de los datos obtenidos el camarón juvenil puede considerarse como omnívoro. Otros decápodos como *P. plebejus*, *P. esculentus*, *P. merguensis*, *Metapenaeus benettae* y *Trachypenaeus fulvus* (Moriarty, 1977), *Crangon septemspinosa* (Wilcox y Jeffries, 1974) y *Macrobrachium rosenbergii* (Nelson, et al., 1977 b) entre otros, muestran patrones de alimentación similares a los aquí presentados: el detritus y materia de difícil identificación ocupan una parte importante del tracto de los organismos (mayor del 30 %, Escobar Briones, 1987), luego se ubican los crustáceos, foraminíferos, algunos bivalvos (no encontrados en el presente trabajo) y materia vegetal que aparece en proporciones variables.

El sedimento por conducto de su fracción orgánica en descomposición y de las comunidades bacterianas que ahí se desarrollan, aporta una buena cantidad de material aprovechable para los camarones; además de que las bacterias y hongos pueden proporcionar sustancias esenciales como vitaminas y ácidos grasos.

Latournerié et al (2006) encontraron resultados similares para *C. montezumae* alimentados con detritus vegetal de *Egeria densa* enriquecido por vía microbiana.

Gleason y Wellington (1988) experimentaron con las fuentes alimenticias para postlarvas de *P. aztecus* en su ambiente natural, encontrando que el plancton puede desempeñar un papel relevante en el aporte nutricional de estos organismos, quizá en mayor proporción que las comunidades del sedimento. Estos autores también señalan que la materia vegetal es de poca importancia.

Sin embargo, en organismos juveniles se observa un cambio en el espectro alimenticio de los camarones tal y como mencionan estos autores y Escobar Briones (1987), en organismos de la comunidad de macroinvertebrados de la laguna de Términos y Stevens, et al. (1982) en *Cancer magister* a través de conceptos como unidades tróficas ontogenéticas y ontogénesis del panorama alimenticio.

Los camarones se obtuvieron en capturas nocturnas y hubo un porcentaje de organismos para la temporada cálida con el tracto vacío que se descartaron del análisis.

La mayoría de los decápodos mencionados hasta aquí muestran actividad nocturna. Debido quizá a que en la época cálida la temperatura es mayor, los organismos comienzan su actividad más tarde y por eso nos topamos con este problema al capturar los organismos para ambas épocas, a la misma hora.

La diferencia estacional en la Ingesta debe centrarse en el aporte de crustáceos y materia vegetal en las dos épocas, y este contraste debe ser en virtud de la calidad del material ingerido, más que en el aspecto cuantitativo, donde son muy semejantes en los componentes restantes.

En este sentido los valores del contenido de energía del alimento son, asimismo similares. Esto es, los camarones consumen los recursos disponibles en cada época con tal de tener una cantidad de energía estable para su posterior compartimentalización; esto podría constituir una estrategia alimenticia de la población.

En la época fría tomaron mayor cantidad de materia animal y en la cálida desfasaron su preferencia hacia materia vegetal, la cual permite mayor asimilación y puede proponerse que exista más energía para el crecimiento (Kay y Brafield, 1973; Venkataramiah, *et al.*, 1975 b).

El aporte proteico para un buen crecimiento debe ser alto, alrededor del 40 % (Colvin, 1976; Venkataramiah, *et al.*, 1975 b); por tanto en una época los organismos consumen más proteína de origen animal que en la otra. Debe tomarse esto con reservas, puesto que se conoce que la mayor parte de la proteína requerida por el camarón es de origen animal.

Los resultados de los experimentos de Ingesta tienden a mostrar mayor consumo de músculo de camarón para la temporada fría que para la cálida, tal vez como reflejo de su actividad alimenticia natural condicionada por la época del año.

METABOLISMO ($QO_2 = R$).

En esta investigación no se observó influencia de la salinidad sobre la tasa metabólica en ambas condiciones de alimentación, para los intervalos medidos en cada época. Para otras especies de crustáceos se ha observado que: en *Palaemonetes antennarius* (Dalla Via, 1987), que existe

influencia de la salinidad sobre el consumo de oxígeno, mostrándose además que la aclimatación reduce tales efectos.

Nelson, *et al.*, (1977 c) encontraron que los juveniles de *M. rosenbergii* muestran dependencia de la salinidad, principalmente en las salinidades altas donde se observa una depresión del metabolismo; en los cangrejos *Hemigrapsus oregonensis* y *H. nudus* existe una relación conjunta entre salinidad y temperatura (Dehnel, 1960).

Hagerman (1970) ha señalado que la temperatura es más importante como factor que la salinidad, éste autor encontró también que la tasa metabólica de *Crangon vulgaris* si es afectada por la salinidad; por otra parte Laird y Haefner, Jr (1976) además de encontrar diferencias debido al sexo, en un intervalo de 10 a 30 ups, no encontraron alteraciones del consumo de oxígeno para *C. sapidus*.

En *P. monodon* y *P. stylirostris* (Gaudy y Sloane, 1981) observaron que no hay efecto del factor salinidad, aunque la segunda especie muestra tendencia de incrementar la tasa metabólica a bajas salinidades, otro punto interesante es que no se observaron diferencias en las respuestas al medirlas en animales aclimatados y no aclimatados; *P. japonicus* a pesar de resistir un amplio intervalo del factor, a salinidades de 10 ups, experimenta pérdidas energéticas considerables a través de metabolismo (Dalla Via, 1986).

Díaz y Latournerié (1980) para la especie de interés, reportaron independencia del metabolismo respecto a la salinidad (3.6 – 36 ups), para cada temperatura empleada. Venkataramiah, *et al.*, (1974) consideran a la salinidad como factor maestro que modula las respuestas de los camarones y sus resultados apoyan este punto de vista, con la aclaración de que los efectos se tienen para el concurso de ambos factores actuando conjuntamente, como fue el caso de los resultados obtenidos en ésta investigación en el apartado de supervivencia, y el efecto directo aquí reportado al comparar el metabolismo de los camarones a diferentes temperaturas.

Bishop, *et al.*, (1980) señalan en su investigación que el consumo de oxígeno se ve afectado por la talla y la temperatura, como factores principales y la salinidad sólo opera significativamente cuando interactúa con los factores ya citados.

El camarón café de Tamiahua, Ver., tolera bien los cambios de salinidad propios de su medio y estos no repercuten en gastos metabólicos significativos por osmorregulación para cada temperatura, dentro del intervalo de salinidad examinado.

En este sentido los camarones tienen un comportamiento similar a los Penaeidos mencionados anteriormente y en especial a aquellos de Mandinga, Ver., de régimen tropical (Díaz y Latournerié, 1980).

En relación a la hora del día en un ciclo de 24 horas, se encontraron diferencias tal y como se espera en animales de régimen templado (Dall, 1986; Dalla Via, 1987; Du Preez, 1983; Klein Breteler, 1975 a).

La excepción se da para esta especie en el trabajo de Bishop, *et al.*, (1980), donde no se obtienen diferencias en un ciclo de 24 horas. Esto es raro ya que el camarón café muestra comportamiento de inactividad diurna y picos de actividad nocturnos (Wickman y Minkler, 1975; Bodeke y Kat, 1979); la tasa metabólica debe estar acoplada por tanto, a esta ritmicidad.

En organismos de régimen tropical debe ser más difícil que existan diferencias, dada la constancia del ambiente (Vernberg, 1959) como sucedió para los camarones de la época cálida a 30°C (menor sensibilidad al factor temperatura en especímenes de época cálida).

Es muy importante considerar la variación por horas dentro de los ciclos nictemerales para poder estimar un valor adecuado de gasto metabólico diario de rutina (Du Preez, 1983; Dall, 1986), y en estudios de Bioenergética donde la ecuación de flujo de energía se expresa en (cal/día) por individuo o por gramo de peso seco este factor cobra gran relevancia.

La relación $QO_2 - PS$ no denotó diferencias para las temperaturas dentro de cada época y sólo se mostró tendencia entre las épocas como se obtuvo para *Ovalipes punctatus* (Du Preez, 1983); Gorsky, et al (1987) reportan no efecto de la temperatura para *Oikopleura dioica*, Dall (1986) en *P. esculentus* sigue esta tendencia y Dame (1972) para *Crassostrea virginica* también así lo informa.

Sin embargo, estos autores comparan únicamente las pendientes de esta relación olvidándose de comparar las ordenadas al origen, donde podrían encontrarse precisamente las diferencias por efecto de la temperatura, ya que el parámetro α de la ecuación indica el nivel del metabolismo, que es sensible a este factor (Alcaraz, 1974). La técnica estadística empleada en el presente estudio de manera sencilla involucra el contraste de las ordenadas.

Los valores de β (que corresponden a **b-1** de otros autores), que más se aproximan a los aquí obtenidos son -0.55 a 20°C y 28 ‰ S (Nelson, *et al.*, 1977 c), de -0.62 a 20°C (Du Preez, 1983), -0.77 a 7°C en *Uca pugnax* (Vernberg, 1959) y -0.576 para *M. rosenbergii* (Cliford III y Brick, 1983).

De acuerdo a Conover (1960), se acepta una β de -0.401 para herbívoros y -0.351 para carnívoros, por lo que se puede pensar que para organismos omnívoros, la β debe ser menor que el valor para herbívoros, tal y como lo muestran los datos arriba mencionados, con excepción de *U. pugnax*.

En general el valor de β se encuentra próximo a -0.2 y hasta -0.4 (Klein Breteler, 1975 a; Aldrich, 1974; Alcaraz, 1974; Dall, 1986; Nelson, *et al.*, 1977b) porque se atribuye que las pérdidas de energía tienen que ver con la relación superficie-volumen del individuo.

Los coeficientes β obtenidos fueron pequeños en comparación con los reportados en la literatura, esto pudo deberse a que los intervalos de **PH** utilizados no fueron lo suficientemente amplios, o no son comparables (ver el caso de Nelson, *et al.*, 1977 b y 1977c).

Por otra parte, se proporciona otra evidencia al recordar que cuando se realizaron los análisis de varianza para conocer si el QO_2 se afectaba por los especímenes utilizados en las distintas cámaras, no se encontró diferencia significativa, por lo que los valores se distribuyeron en una franja estrecha y esto pudo ocasionar que los valores de las pendientes se tornaran abruptos. Ante este problema se decidió dejar un modelo para cada época.

Como los **PH** no fueron comparables para los experimentos llevados a cabo a las diferentes temperaturas para cada época, y no se pudo ajustar un modelo $QO_2 - PS$ para las temperaturas ensayadas, se utilizaron cada uno de los modelos para calcular la “**tasa de recambio de energía**” establecida por Kleiber (1975) y empleada por Szaniawska (1980).

Este cociente permitió visualizar independientemente de los intervalos de peso utilizados, en que condiciones se tienen mayores pérdidas por metabolismo.

Así, para la época fría, el consumo de oxígeno aumenta conforme se incrementa la temperatura y a 30°C en Invierno este nivel del factor tiene un efecto agudo sobre las reservas de energía de los camarones. En tanto que para la otra época se tiene un consumo de oxígeno muy alto para 24°C y moderado para los 30°C.

La comparación por aclimatación cruzada para el QO_2 de ambas épocas a 30°C detectó diferencias basadas en la aclimatización del camarón.

Este efecto de compensación a la temporalidad ha sido reportado por Laird y Haefner, Jr (1976), Wohlschlag, *et al.*, (1968), von Oertzen (1983) y Klein Breteler (1975a), en el cual los organismos de la época fría consumen más oxígeno que los de la época cálida a la misma temperatura. Por otra parte, este efecto no se ha observado en *O. punctatus* (Du Preez, 1983), ni en las especies estudiadas por Dehnel (1960).

La ADE (QO₂ en organismos alimentados), se pudo medir a pesar de que fue muy difícil controlar la ingesta de los camarones; se estima que se tienen datos que muestran de forma adecuada este efecto del alimento. Pagano y Gaudy (1986), encontraron para *Eurytemora velox* que la tasa de respiración se correlaciona positivamente con la cantidad de alimento ingerido.

Sin embargo, Nelson *et al.*, (1977 a) no encontraron dicha relación y establecen que el efecto calorigénico del alimento puede ser una respuesta de tipo umbral, ésta situación se asume en el presente trabajo.

Los organismos de altas latitudes (donde el régimen climático es frío), consumen más oxígeno que los individuos de latitudes menores a la misma temperatura (Wohlschlag, *et al.*, 1968; Robert y Gray, 1972 y Laird y Haefner Jr. 1976), quienes ofrecen una explicación de ajustes enzimáticos para entender estas compensaciones.

Al comparar los resultados obtenidos en la presente investigación y los datos, transformados a las mismas unidades, de Venkataramiah, *et al.*, (1974), Bishop, *et al.*, (1980) y Díaz y Latournerié (1980), se encontró que para la población de Tamiahua hay menores tasas de consumo de oxígeno.

Aún con esto, la tendencia que presentan los datos en conjunto, no corresponde con la aseveración antes mencionada; se tiene que, más bien, los camarones de clima tropical tienen tasas metabólicas mayores que los organismos de clima templado, de la forma que lo reporta Opalinski (1980) en anfípodos.

Se puede pensar que la población de Tamiahua, debido a las marcadas fluctuaciones ambientales y a sus capacidades mostradas, parecen deprimir sus tasas metabólicas en relación a lo medido en otras poblaciones.

El QO₂ tiene una gran importancia como índice fisiológico en una gran cantidad de estudios de toda índole, puesto que cualquier alteración en el individuo debe repercutir de manera inmediata en los procesos energéticos de mantenimiento (Prosser, 1991). Este índice posee una alta “sensibilidad” a los factores que afectan al organismo.

En este sentido, se le confirió importancia a este parámetro no sólo para conocer los gastos mínimos de mantenimiento de rutina en el ambiente natural, sino para tratar de establecer una adecuada estimación de la respuesta sin llegar aún a la “mejor estimación” de Phillipson (1970), pero si para tener valores a través de las épocas del año en Tamiahua que puedan aplicarse en forma confiable a situaciones en el campo.

EXCRECION NITROGENADA (QN-NH₄)

No se consideró que hubiera efecto de la salinidad sobre la QN-NH₄ como en *E. velox* (Pagano y Gaudy, 1986).

Los resultados señalan una alta variabilidad en las mediciones, hecho que han discutido Ikeda y Mitchell (1982) y Hernandorena y Kaushik (1981). Esto puede deberse a que no existen ritmos sincronizados de excreción a tiempos definidos, de individuo a individuo y al propio procedimiento de medición.

El efecto de la alimentación fue más pronunciado en la tasa de excreción que en el metabolismo aerobio. Esta tendencia también se manifestó en la excreción de *Octopus vulgaris* (Boucher – Rodoni y Mangold, 1985).

Las proporciones **O:N** calculadas fluctuaron para las distintas condiciones entre 11.1 y 16.6, sin tendencia alguna debida a la época. Estos bajos valores se asocian a sustratos metabólicos principalmente proteicos (Ikeda y Mitchell, 1982) aunque Barber y Blake (1985), mencionan que para estos valores, se están metabolizando también lípidos y carbohidratos.

En vista de la información obtenida en cuanto a la ingesta de los camarones debe considerarse este último criterio, donde existe la mezcla con predominio de las proteínas. Para este parámetro no se contó con mediciones apropiadas para realizar la comparación entre épocas como se hizo para el **QO₂**.

En este trabajo, se incluyen en el cálculo del Balance de Energía tanto la **ADE**, como el efecto que el alimento tiene sobre la excreción nitrogenada.

La excreción nitrogenada es un parámetro del balance de energía muy discutido. Algunos autores lo descartan al considerarlo poco importante como lo mencionan Brafield y Solomon (1972) y como es obviado por Klein Breteler (1975 b) y Hughes (1970).

Sin embargo, es un parámetro relevante que no sólo ofrece información sobre la pérdida energética, sino que tiene importancia en el conocimiento de los sustratos metabólicos que se emplean en un momento dado (Cliford III y Brick, 1983).

Tradicionalmente la excreción no se ha considerado dentro del cálculo de la Asimilación; algunos autores como Nelson, *et al.*, (1977 b) y Zamer y Schick (1987) ya la han incorporado en sus trabajos.

Para la presentación de los resultados de ésta investigación no se incluyó tampoco dentro de la Asimilación, pero se considera que debe incluirse dado el vínculo metabólico que tienen el consumo de oxígeno y la excreción de nitrógeno. De hecho se cree que la **ADE** puede deberse, en primera instancia al metabolismo de las proteínas.

HECES (F)

Existe escasa información sobre el contenido de energía de las heces producidas bajo condiciones naturales o con el alimento que los organismos tomaron del medio donde habitan. La mayoría de los datos se basan en estudios de laboratorio durante el lapso de algunos días, en donde se mide el parámetro “**F**” o donde sólo se trabaja mediante las eficiencias de asimilación (Warwick, *et al.*, 1977; Dame, 1972).

Kay y Brafield (1973) presentan diferentes valores para las Heces, uno de los cuales, representa el 14% de la energía consumida.

Hughes (1970) reporta una pérdida fecal de 39%. En el presente trabajo las pérdidas por materia fecal son altas, aunque se han reportado valores absolutos más grandes que los aquí obtenidos. Anderson (1977) señala que las Heces contienen 3550 cal/ g PS. Este mismo autor no encontró diferencias entre los meses del año. Asimismo, Hughes, (1970) obtuvo resultados similares a través del año.

En *P. aztecus* juveniles, los datos dan evidencia en el mismo sentido, de no diferencia para las épocas del año. Es probable que esto se deba a que las posibles diferencias quedaron enmascaradas al agrupar todas las heces en una sola muestra por temporada.

Por otra parte, existen muchos problemas para recolectar las excretas en un medio acuático, donde están sujetas a dilución y a contaminación bacteriana, entre otros eventos (Kay y Brafield, 1973).

BALANCE DE ENERGIA

Los elementos del balance de energía de los camarones juveniles *P. aztecus* han sido discutidos en su momento de manera aislada. Los resultados se presentan en la Tabla 12.3.9. y se expresan en cal /g PS X día⁻¹.

Para la época fría se tomaron los valores para 25°C por ser una temperatura más cercana a la temperatura de la época cálida del año y así disminuir el efecto de este sólo factor, en relación con el factor global de la estacionalidad. El campo de Crecimiento se obtuvo al calcular el valor de **P** una vez medidos los demás parámetros.

La manera más adecuada de comparar los Balances de Energía es mediante las eficiencias conocidas. Klein Breteler (1975 b) para *C. maenas* obtuvo como **K₁** valores entre 0.09 y 0.4, para **U¹** sus resultados se ubican entre 0.13 y 0.53 y para **K₂** obtuvo entre 0.56 y 0.76. Sin embargo, los valores se calcularon en cal/ej X día⁻¹.

Los valores para *P.aztecus* se insertan en estos intervalos, aunque las unidades utilizadas fueron cal/g PS X día⁻¹ para un ejemplar tipo de 1g de PS. Los datos de Nelson, *et al.*, (1977 b) son totalmente comparables con los obtenidos por nosotros, los autores referidos obtuvieron **K₁** entre 15 y 35% y **K₂** altos entre 86.4 y 87.6%.

Stephenson y Knight (1980) obtuvieron **K₂** entre 0.21 y 0.36 y **U¹** entre 0.6 y 0.72, según el estado de desarrollo. Bishop, *et al.*, (1980) bajo una serie de supuestos trabajan con eficiencia de Asimilación Bruta **K₁**, del 25% para costos energéticos diarios.

Un problema existente en las ecuaciones de Balance de Energía revisadas, es la variedad de unidades empleadas para expresarlas. En general estos balances son adecuados para lapsos largos, en especial para meses o años.

Así, Odum y Smalley (1959) presentan datos de **U¹** entre 36 y 45% y de **K₂** entre 14 y 37%, siendo estos últimos, bajos valores. Hughes (1970) reporta niveles de 61% y entre 20.7 y 24% para **U¹** y **K₂** respectivamente. Sus valores fueron obtenidos como Kcal/m² X año⁻¹, dando un enfoque de estimación de Producción Secundaria.

Anderson (1977) obtiene sus datos en cal/g PS X día⁻¹ y calcula las eficiencias para *Palaemonetes pugio* y *Probopyrus pandalicola* (parásito del primero). Para la primera especie sin parásitos, **K₁** estuvo entre 11 y 42% y **K₂** entre 10 y 43% con marcada fluctuación para cada mes; para la otra especie, el **K₁** se encontró entre 6 y 44% y **K₂** de 6 a 47%.

Kay y Brafield (1973) expresaron sus resultados en base a flujo calórico anual de la población (Producción Secundaria) en Kcal/m² X año⁻¹. La **K₁** dada es de 60.3%, la **K₂** obtenida del 73% y por último la **U¹** fue calculada en 82.5%. En relación al total de la energía consumida, la Respiración aportó por pérdidas el 22.3%, las Heces el 14.9% y la Excreción el 2.5%.

Las eficiencias de Asimilación, principalmente la **K₁** y la **K₂**, se sugiere son afectadas por la salinidad (Dalla Via, 1980), la calidad del sustrato metabólico (Sarviro, 1981), la fase de desarrollo (Stephenson y Knight, 1980), la temperatura y el tiempo de experimentación o medición (Condrey, *et al.*, 1972). Por estos motivos hay que tener las reservas necesarias al momento de efectuar los contrastes.

Dada la información obtenida se puede decir que para decápodos juveniles con hábitos alimenticios parecidos, los resultados son similares, caracterizados por K_1 bajas, pero con K_2 notablemente altas. Asimismo, las eficiencias U^1 son bajas. Esto implica que de la energía consumida se asimila sólo una pequeña parte, menos del 20% (Tabla 12.3.10.), dado que la energía en Heces es considerable; pero de la energía asimilada ésta se canaliza casi en su totalidad (alrededor del 90%) para la producción de tejido, como corresponde a los organismos que penetran a los sistemas lagunares - estuarinos para alcanzar un crecimiento acelerado.

La Respiración en relación al Crecimiento es del 10% de la energía consumida, por tanto, sólo una pequeña porción se emplea para costos de mantenimiento. Este trabajo representa el primer estudio sobre Balance de Energía en camarones en condiciones semejantes a las de su ambiente, por lo que no hay información con enfoques integrados para confrontar.

Cabe resaltar como se estableció al inicio de la Discusión que interesa conocer el Campo de crecimiento de *P. aztecus*; la literatura sobre el crecimiento de ésta especie, se refiere a resultados obtenidos bajo condiciones de laboratorio empleando alimentos preparados. La mayoría de los datos se encuentran reportados en **PH**, suponiendo un % de humedad del 75% y con un valor calórico obtenido para la época fría.

Smith, *et al.*, (1985) en *P.vannamei* encontró un crecimiento, a lo largo de su estudio, de 0.21 g/día (que equivale a 174.4 cal/día). Para la mejor dieta utilizada por Colvin (1976) se obtuvo un crecimiento de 0.107 g/día para *P.indicus* (88.9 cal/día).

Zein-Eldin y Griffith (1966) para postlarvas de camarón café a 27.5°C, midieron un incremento diario en peso de 0.219 g (181.8 cal/día).

Venkataramiah, *et al.*, (1973; 1975 b) también para postlarvas de esta especie reportan un incremento de 0.035 g, el crecimiento con nauplios de *Artemia* fue de 1.21 g/día (1004.7 cal/día) y con dieta de 50% de proteína y materia vegetal del orden de 0.28 g/día (232.5 cal/día). Bishop, *et al.*, (1980) informan de crecimientos de 110 cal/día para juveniles de camarón café.

Los trabajos realizados en *P.aztecus* en Texas y Louisiana, EUA, han sido bajo condiciones de 20 – 27 ups y a 25°C, para lo cual se alcanzaron los mayores crecimientos y supervivencia. En régimen climático templado, 25°C es la temperatura más adecuada para el crecimiento.

Para el camarón de la laguna de Tamiahua la condición más favorable parece ser diferente en cada época; en la temporada fría una temperatura intermedia (25°C) y una alta (30°C) para la estación cálida.

Si se mantuviera la condición de 30°C todo el año, en la época fría las pérdidas por respiración alcanzarían 136.7 cal/día (considerando el valor correspondiente de la Tabla 12.3.9), lo que dejaría poca energía para crecimiento. El Campo de Crecimiento diario obtenido en este estudio, supera los datos presentados en la literatura.

Diversos autores coinciden en que bajo condiciones naturales los camarones deben crecer más, debido al tipo de alimento que consumen y por las condiciones fluctuantes del hábitat (Sánchez, *et al.*, 1984; Rosas, *et al.*, 1986; Latournerié, *et al.*, 1988).

Otra posible explicación se puede emitir al considerar que la energía en Heces esté subestimada al haber pérdidas del material soluble de las heces y por tanto la energía asimilada sea sobreestimada.

Levinton (1983) y Levinton y Monahan (1983) sostienen la hipótesis de compensación latitudinal del crecimiento, basados en balances de energía. Sus trabajos con poliquetos refuerzan ésta hipótesis en la que se establece que organismos de altas latitudes, mediante mecanismos de adaptación bioquímico-metabólicos compensan la disminución del factor

ecológico maestro (temperatura), al incrementar las tasas de crecimiento y metabólica a una temperatura dada, en contraste a organismos de regímenes tropicales (Hochachka y Somero, 2002).

Si se toman en cuenta los datos de Campo de Crecimiento obtenidos en ésta investigación, así como los crecimientos reportados en la literatura para el camarón café, se tendría evidencia de que dicha hipótesis no se verifica para *P. aztecus*. Existe a su vez información de que los camarones presentan una mayor tasa metabólica en condiciones tropicales que en ambientes templados, y parece ser que también una Asimilación superior para las condiciones más cálidas.

Tales evidencias deben ser tomadas a título de explicación tentativa y falta información por aportar para verificar lo anterior y además corroborar si las diferencias fisiológicas ya mencionadas, así como aquellas que se reportan en otro apartado de este trabajo, en relación a la regulación del medio interno como respuesta a la salinidad, temperatura, sustrato y época del año, a la par que los límites de tolerancia térmica y la regulación iónica como función de un estrés térmico, tienen un fundamento genético o no, para poder afirmar sin duda alguna de razas fisiológicas en ésta especie. (Segal, 1967).

En ésta investigación aunque se trató de trabajar durante todo el año, los resultados obtenidos para cada época están basados en lapsos de un día, bajo el supuesto de que el contenido estomacal retiene el alimento que consume el organismo por día y que las Heces colectadas corresponden a todo el alimento ingerido durante este lapso.

Como se mencionó en el apartado de la metodología, la intención de ésta fase del trabajo se centró en obtener un balance de energía instantáneo, para organismos juveniles. El tratar de hacer extensivos los resultados a un ciclo anual, sería temerario, dado que se abusaría de los supuestos para poder establecer la extrapolación.

Sin embargo, a pesar de medirse un Balance Instantáneo, se intentó incorporar el aspecto dinámico del balance, acorde a Klekowski y Duncan (1975 a), ya que para los parámetros **R** y **U** se exploraron distintas condiciones de salinidad y temperatura, así como la influencia de la alimentación, factores tales que conforman el marco ambiental al cual están expuestos los camarones en un día tipo dentro de cada época que se analizó.

En el aspecto de los parámetros físico-químicos del hábitat, se intentó medir la respuesta de los camarones en varios niveles de éstos para una misma época y la magnitud de los factores se fijaron acorde a los valores medidos en el sistema.

En relación a éstos, los factores temperatura y alimento si tuvieron influencia y condujeron a respuestas distintas, en tanto que la salinidad no tuvo efecto significativo sobre los índices evaluados para los intervalos examinados.

De manera ideal se deben realizar balances para cada condición, con el objeto de tener un enfoque integrador y comprender la respuesta del organismo ante situaciones fluctuantes propias de su ambiente (Latournerié y Ozuna, 2000).

Sin dejar a un lado el enfoque instantáneo, una mejor aproximación al conocimiento de la distribución y asignación de la energía de un organismo, lo constituye la construcción de balances acumulativos.

En este tipo de balances se considera un lapso mayor o bien se consideran varios estados de desarrollo, o todo el ciclo de vida del animal. En los balances instantáneos aquí calculados para las épocas climáticas contrastantes, sólo se observó una tendencia a ser diferentes.

Además, dada la metodología empleada, únicamente el Metabolismo y la Excreción nitrogenada se midieron de manera individual; la energía ingerida y las pérdidas fecales se analizaron en “pool” enmascarando posibles diferencias.

En un balance de tipo acumulativo, se tiene la ventaja de poder evaluar el crecimiento y una vez medidos todos los parámetros de la ecuación general, verificar el ajuste del balance; en estudios de este tipo es más factible detectar las diferencias estacionales si éstas existen.

Los estudios bioenergéticos que tienen como objetivo la estimación del Balance de Energía de una población, resultan ser el enfoque más indicado para comprender el desempeño de los organismos en su ambiente.

El estudio de la población de *P.aztecus* juveniles en el sistema estuarino de Tamiahua, Ver., indica que estos camarones poseen mecanismos fisiológicos de adaptación con una gran plasticidad que los hacen dominantes durante todo el año en la laguna, ya que pueden explotar los recursos existentes y compensar adecuadamente los cambios en las condiciones ambientales de su hábitat.

Asimismo, se aportan evidencias de que ésta población se comporta fisiológicamente de manera distinta a las poblaciones de régimen templado y de aquellas netamente tropicales.

En algunos aspectos comparte características de respuesta de ambos sitios. Pero al parecer no sigue el patrón fisiológico latitudinal más aceptado.

Esto sugiere que las poblaciones de zonas de transición, deben estudiarse en sus aspectos ecofisiológicos para entender mejor al recurso y así tener bases científicas sólidas para un manejo adecuado de la pesquería, a la par que predecir la producción de estos organismos en sistemas de acuicultura extensiva y perfeccionar la tecnología del cultivo en sistemas intensivos.

Este estudio da a conocer la importancia del análisis bioenergético de los organismos bajo condiciones propias de su hábitat, como primer paso de la secuencia en aras de comprender adecuadamente como se desempeña una población en su ambiente natural.

TEMPERATURA Y RAZAS FISIOLÓGICAS EN EL CAMARÓN CAFÉ.

El estudio de la estructura del rango geográfico de las especies es fundamental para entender los patrones a gran escala de la diversidad. En este contexto se ha reconocido que hay una conjunción entre la fisiología de un organismo y las características térmicas de su hábitat; esto es simplemente una expresión de la adaptación local. Muchos organismos con amplios rangos latitudinales, también exhiben “clines” en desempeño fisiológico (Jeffree y Jeffree, 1994).

Los patrones de distribución de los organismos reflejan comúnmente gradientes de discontinuidad de temperatura. Este patrón de relación y causa se ha observado en hábitats acuáticos y terrestres, en el contexto espacial y temporal y entre todos los tipos de organismos.

Así, al moverse de las bajas a las altas latitudes, ocurren patrones de reemplazos de especies los que pueden involucrar el reemplazo de una especie en un género por otra (un congénere). Tales cambios también se observan a lo largo de gradientes verticales de temperatura en una latitud dada, por ejemplo a lo largo de gradientes de transición entre los hábitat marinos sub-mareal e intermareal y de bajas a altas elevaciones en regiones montañosas.

Las especies difieren enormemente en el rango de temperaturas corporales que pueden tolerar, a la vez que en las temperaturas absolutas en las que pueden vivir. Algunas especies toleran intervalos estrechos de variación de temperatura (estenotérmicas) y otras amplias variaciones del factor (euritérmicas).

El papel tan relevante que desempeña la temperatura en los patrones de distribución de los organismos provee suficiente motivación para analizar los efectos básicos de este factor sobre los sistemas vivos, a todos los niveles de organización biológica, desde los procesos moleculares hasta el ecosistema.

Tal análisis no sólo proveerá información acerca de los principales patrones de adaptación evolutiva, sino a su vez ofrecerá indicadores de cómo los cambios futuros en temperatura debido al calentamiento global, impactará la distribución y estatus fisiológico de los organismos. Por ende, hay una razón práctica de origen económico y significado político, para un mayor entendimiento de los efectos térmicos sobre los organismos.

Para entender los rangos geográficos y como estos cambian, es necesario comprender lo que determina los límites de distribución de los organismos. Aunque existen pocos casos bien documentados, existe al menos uno que señala que el límite de distribución de un organismo está definido por respuestas térmicas (Lawton, 1993).

Los límites de los rangos geográficos son definidos típicamente por otros factores, los que incluyen interacciones competitivas y desempeño fisiológico sub-óptimo, causado por la incapacidad de capturar suficientes recursos o por la necesidad de invertir una mayor cantidad de energía en defensa, reparación o mantenimiento. (Hoffman y Parsons, 1991).

Muchos estudios han demostrado diferencias fisiológicas entre poblaciones de la misma especie o especies estrechamente relacionadas separadas latitudinalmente o poblaciones sometidas a diversos regímenes térmicos. Esta diferenciación ha sido registrada para temperatura de desove (Loosanof y Nomejko, 1951), tolerancia a la temperatura (Zhirmunsky, 1959), tasa metabólica (Mangum, 1963) y tiempo de desarrollo de los huevos (Mc Laren *et al.*, 1969) entre otros aspectos.

En casos de compensación a la temperatura, las poblaciones de altas latitudes muestran un desplazamiento hacia arriba de las curvas Metabolismo – Temperatura en comparación con poblaciones de latitudes tropicales. Las poblaciones locales pueden cambiar sus propiedades metabólicas para maximizar el crecimiento bajo condiciones particulares de temperatura.

La costa este de Norte América presenta un agudo gradiente térmico y se ha encontrado extensiva diferenciación latitudinal en las frecuencias de alelos en poblaciones de la misma especie en esta área, (por ejemplo en el mejillón *Mytilus edulis*: Koehn *et al.*, 1976).

Se han observado diferencias latitudinales en variantes alozímicos. Esta variación clinal está correlacionada con cambios de temperatura, pero no es claro que las diferencias genéticas den cuenta de las diferencias fisiológicas observadas en estos estudios.

Place y Powers (1984), han descrito un agudo gradiente latitudinal en dos variantes alélicas de la lactato deshidrogenasa (DHL-B) en el pez *Fundulus heteroclitus*. Las alozimas del norte y las del sur tienen propiedades cinéticas que reflejan la adaptación a diferentes condiciones térmicas de su hábitat.

Se ha reportado que los cerebros de diferentes especies adaptadas a distintos regímenes térmicos, parecen contener cantidades similares de moléculas de DHL. No obstante, Hazle y Prosser (1974), Sidell (1977), han reportado que los individuos aclimatados o aclimatizados de una especie, alteran las cantidades de enzimas en sus células. Estos ajustes compensatorios a la temperatura en la actividad enzimática, involucran típicamente alteraciones en las concentraciones de una isoforma de una proteína, no la inducción de una nueva isoforma con diferentes propiedades cinéticas. Es decir K_{cat} (la tasa a la cual el sustrato es convertido a producto por sitio activo por unidad de tiempo), no varía con la aclimatación o aclimatización, no obstante la cantidad de actividad enzimática en la célula cambia sustancialmente ($\text{Actividad} = K_{cat} \times [\text{enzima}]$).

El trabajo con el pez *Fundulus heteroclitus* ha también demostrado que los niveles en la producción de RNA mensajero (transcripción), varían entre las poblaciones del norte y el sur, como consecuencia de diferencias en las regiones regulatorias del gene de la DHL-B en estas poblaciones (Schulte *et al.*, 2000), por lo que aparte de las diferencias en las propiedades cinéticas de las alozimas, también el nivel de expresión de los genes, tienen una importante contribución para establecer diferencias compensatorias relacionadas con la temperatura en la actividad enzimática.

El conocimiento de la estructura tridimensional de la DHL-A₄ (Abad-Zapatero, *et al.*, 1987), en conjunto con la información de las secuencias de muchos ortólogos de la enzima, permite la interpretación estructural de las diferencias interespecíficas de la función de la DHL. Una de las conclusiones más importantes de tales análisis es que las sustituciones de aminoácidos responsables de la adaptación de las propiedades cinéticas, nunca ocurren en la vacuola catalítica. Las sustituciones parecen afectar la flexibilidad local de las regiones de la molécula que gobiernan las barreras de energía que producen los cambios conformacionales relacionados con la actividad catalítica. Las sustituciones que restringen el movimiento de estas regiones en la enzima, pueden impedir cambios conformacionales esenciales, sustituciones que hacen los goznes más flexibles y permiten que los cambios en conformación ocurran con mayor rapidez, conduciendo a una elevación en K_{cat} .

Los estudios de diferentes organismos (*Fundulus*, *Sphyraena*, Notothenioides) confamiliares, congénéricos y conespecíficos, han demostrado que la diferencia en pocos grados centígrados son suficientes para favorecer el cambio adaptativo en las proteínas. Aunque los estudios hasta la fecha se han enfocado a sólo un pequeño número de proteínas, el efecto a todo nivel de la temperatura sobre la conformación de las proteínas es tal, que muchas y tal vez la mayoría de éstas, exhiben un umbral similar para perturbación y cambio adaptativo (Somero y Hochachka, 2002).

Estos resultados sugieren que dadas las fuertes diferencias en temperatura a lo largo de la costa este de Norteamérica, es posible alguna compensación para la vida en bajas temperaturas. Las

poblaciones evolucionan localmente para maximizar su tasa de crecimiento. Todas las poblaciones están adaptadas para tasas de crecimiento máximas; y ellas sacrifican eficiencia a temperaturas raramente experimentadas, para maximizar su eficiencia de crecimiento en aquellas temperaturas que son experimentadas comúnmente.

Los individuos de zonas tropicales crecen más lentamente en temperaturas más bajas, debido a que la evolución ha desplazado la relación Metabolismo – Temperatura para minimizar el costo metabólico en alta temperatura, este cambio, restringe la actividad y crecimiento en baja temperatura, en contraste con las formas de altas latitudes.

Muchas especies de ambientes costeros, viven en fuertes gradientes térmicos y podría esperarse que estuvieran sujetas a selección natural, para maximizar su eficiencia de crecimiento en regímenes térmicos locales. Este régimen térmico genera fuerte diferenciación genética a lo largo del gradiente latitudinal.

Recientes trabajos han tendido a asumir que diferencias latitudinales en los patrones de los ciclos de vida, reflejan diferencias en demografía, las cuales a su vez seleccionan para diferentes edades de primera reproducción, inversión en crecimiento versus reproducción, etc.

Una forma de examinar las consecuencias energéticas de adaptación a la temperatura es enfocarse en los costos globales de existencia, los cuales comprenden la suma de todos los procesos que son necesarios para mantener la viabilidad, pero excluye la reproducción, crecimiento o actividad. Estudios comparativos recientes (Clarke, 1993) indican que estos costos varían significativamente con la temperatura. El metabolismo en descanso (metabolismo de rutina), comprende la demanda de ATP de muchos procesos diferentes y representa así, el costo de vivir un particular estilo de vida en una temperatura dada.

Aún no es posible determinar si el valor del metabolismo, en niveles mayores que presentan los organismos tropicales es una consecuencia inevitable de vivir en temperaturas más altas, o si la relación global refleja la perspectiva de selección de otros factores, como estacionalidad de la disponibilidad de recursos, campo aeróbico o flexibilidad térmica. Una posible limitante fundamental sobre el escalamiento de la descarga de energía del organismo intacto es la función mitocondrial. Trabajos recientes han sugerido una fuerte dependencia térmica sobre la generación de ATP en mitocondrias aisladas de peces viviendo a diferentes temperaturas (Johnston, 1994; Guderley, 1998).

Candidatos probables para costos de existencia mayores en temperaturas altas incluyen la tasa de recambio de proteínas, osmorregulación y mantenimiento del balance de protones en la mitocondria, todos estos procesos consumen altos niveles de ATP (Rolfe y Brown, 1997).

Una variación latitudinal relacionada con la temperatura en costos metabólicos, también conducirán a mayores eficiencias ecológicas de crecimiento a temperaturas más bajas, debido a que para una cantidad dada de alimento consumido o reservas utilizadas, una mayor proporción de ésta será dirigida hacia crecimiento y menos será perdida en mantenimiento.

La variación en costos metabólicos relacionados con la temperatura también tiene implicaciones en la inversión en reproducción, en los mecanismos de detoxificación en organismos que habitan ambientes contaminados o en la producción de proteínas de “shock” térmico en hábitats con stress térmico, dado que todos estos procesos incrementan los costos de mantenimiento (Somero, 2000).

Un estudio preliminar ha sido conducido en *Pandalus borealis*, lo que ha sugerido que a través del amplio rango de distribución latitudinal de la especie, existe un balance entre descarga reproductiva anual, costos metabólicos y longevidad, conduciendo a un esfuerzo reproductivo que no varía con la latitud (Clarke, 1987).

La cantidad de cambio en temperatura que es suficiente para establecer un status sub-óptimo para un sistema fisiológico, depende de un gran número de factores como cuan sensible a la temperatura es la función que se analiza y cuan cercano a su límite superior térmico está viviendo el organismo.

Una especie euritérmica que viva cerca de la mitad de su rango de tolerancia térmico, puede ser capaz de tolerar un gran incremento o decrecimiento en su temperatura corporal y aún mantener las propiedades de sus sistemas fisiológicos dentro del rango de sus valores óptimos. Por ejemplo los valores de K_m de las enzimas de las especies euritérmicas, son poco afectadas por la temperatura en contraste de aquellas de especies estenotérmicas.

Existe evidencia en la actualidad de que los efectos del calentamiento global ya está alterando los ecosistemas intermareal y terrestre, ocasionando un decrecimiento en abundancia de las especies adaptadas al frío que ocurren más al norte y un incremento en la abundancia de las especies adaptadas a temperaturas mayores (Barry *et al.*, 1995; Sagarin *et al.*, 1999; Hughes, 2000).

En otro estudio Roemmich y McGowan (1995), han demostrado que el calentamiento de las aguas costeras superficiales a lo largo de la región central y sur de California ha estado asociada con una reducción del 60% en la abundancia de zooplancton, un cambio que ha sido atribuido en gran medida a una reducción en el afloramiento de aguas frías ricas en nutrientes, debido a la estratificación térmica de la columna de agua. Por lo tanto, cambios en la circulación oceánica causada por elevadas temperaturas en el mar tienen el potencial para causar grandes perturbaciones de la biota marina (Fields *et al.*, 1993).

Aunque estas correlaciones entre cambios en temperatura ambiente y patrones biogeográficos de distribución no permiten aún conclusiones definitivas, los efectos fisiológicos del cambio de temperatura examinados, son consistentes con la hipótesis de que las cantidades proyectadas de calentamiento global durante el presente siglo de 1.5 – 6.0°C son suficientes para tener fuertes impactos sobre los ecosistemas a través de efectos directos e indirectos sobre los sistemas fisiológicos (Somero y Hochachka, 2002).

Para tener una base de predicción acerca de los efectos del cambio climático sobre los organismos, es importante discernir sobre lo que puede ser denominado “efectos umbrales de la temperatura”: es decir, las cantidades mínimas de cambio en temperatura que ocasionan suficiente perturbación de algunos aspectos de la actividad biológica para favorecer la selección de cambios adaptativos. ¿Cuanto cambio en temperatura se necesita antes de que los organismos se encuentren en riesgo de afectar su existencia en su hábitat o tener un desempeño sub-óptimo?.

En la naturaleza es probablemente imposible reconstruir con fino detalle las historias térmicas de los organismos durante su evolución, para establecer que magnitud del cambio de temperatura fue responsable de las características térmicas contemporáneas.

Las facetas lógicas y empíricas de los análisis de efectos de umbral, serán desarrolladas con mayor detalle, cuando puedan realizarse comparaciones entre especies confamiliares y congénicas que se encuentren en hábitats que difieran levemente en temperaturas. Estas comparaciones nos permitirán fuertes bases empíricas para predecir como el cambio climático global impactará a los organismos.

De aquí surgen nuevas preguntas como: ¿Existen en la actualidad algunos organismos que vivan muy cerca de sus límites térmicos superiores que la elevación en temperatura conducirá a su desaparición de los hábitat presentes y cambiará su rango de distribución global?., ¿Cuánta plasticidad fenotípica está disponible para permitir la aclimatización al cambio de temperatura,

capacitando a las especies a permanecer en estos a pesar del incremento en la temperatura de su hábitat?, ¿Con qué celeridad las especies se adaptan genéticamente a una nueva temperatura?.

Los resultados de la presente investigación aportan evidencias para responder a las dos primeras preguntas. En relación a cuan cerca de su límite térmico superior viven estos organismos, los datos obtenidos sobre las TL₅₀ de *P. aztecus* en organismos de época fría y cálida, indican que los camarones de esta especie, viven en temperaturas ambientes muy cercanas a este límite térmico.

Los registros de temperatura durante el monitoreo del hábitat en la laguna de Tamiahua, en ciclos nictemerales en el mes de julio registraron temperaturas de 34°C en el lapso de las 16 – 18 h, este valor está sólo 5°C por debajo de la TL₅₀ para camarones de época cálida (39.0 ± 0.1°C) y se ubica a 1.3°C del valor registrado en esta investigación como temperatura incipiente de muerte (35.3°C), lo que indicaría que los camarones podrían enfrentar en la época cálida del año, temperaturas sub-letales durante cortos lapsos de exposición sometidos a estres.

Por otra parte, también se tienen evidencias de plasticidad fenotípica (Aclimatización), en relación al factor temperatura, dado que se encontró que existen diferencias en las curvas de mortalidad y resistencia termal de los camarones de épocas climáticas diferentes (cálida – fría), ésta plasticidad fisiológica también se refleja en las diferencias encontradas en la sobrevivencia de los organismos, cuando son sometidos a cambios abruptos de salinidad – temperatura y en la mayor capacidad de respuesta que presentan los camarones de época cálida, pudiendo tolerar un estres de baja salinidad (4 ups) mejor a un alta temperatura (30°C), con sobrevivencia del 70% a las 96 h de exposición.

Además Latournerié *et al.*, (1980) reportaron que *P. aztecus* de época cálida de la laguna de Mandinga, Ver., es capaz de tolerar 3.6 ups con 100% de sobrevivencia después de 96 h de exposición a 30°C, lo que ratifica que en sistemas netamente tropicales se amplía la capacidad de respuesta de estos camarones y se dan más evidencias de que *P. aztecus* en su rango de distribución en la zona tropical difiere de las poblaciones de la zona norte del Golfo de México.

Los patrones biogeográficos de distribución de las especies en la naturaleza enlazados con la temperatura, son la expresión de los efectos de este factor sobre todos los organismos, así como de su éxito para adaptarse a la variación térmica.

En conclusión, debido a que la temperatura afecta esencialmente todas las cosas que la célula contiene y hace, esta variable ambiental sirve como la primera fuerza de manejo de la evolución. La naturaleza penetrante de los efectos de la temperatura, dicta que se examinen cada uno de los constituyentes fundamentales de la célula, principiando con las proteínas, para entender la naturaleza de las perturbaciones térmicas y las características de las respuestas adaptativas adoptadas por los organismos para enfrentarse con los efectos térmicos.

Existen dos tipos de estudios de Fisiología evolutiva. El primero se relaciona con comparaciones de caracteres entre diferentes poblaciones, especies, géneros o taxa superiores, examinando los puntos terminales de diferentes linajes filogenéticos. Este es el tipo común de estudios comparativos. El segundo tipo investiga el proceso de evolución, el origen y operación de la selección y otros procesos sobre caracteres dentro de una sola población. El primero puede ser considerado macroevolutivo y el último microevolutivo.

Los estudios microevolutivos se concentran en analizar los procesos cotidianos de la evolución. Se enfocan sobre una población o en una serie de poblaciones y analizan la posibilidad de la operación real de la selección sobre los caracteres biológicos.

Este es el enfoque que abordamos en la presente investigación, dado que exploramos la capacidad de respuesta de los camarones ante la interacción de factores controladores,

enmascaradores y letales de su hábitat, con la finalidad de conocer el papel que ellos desempeñan en las respuestas de resistencia y capacidad y así definir la plasticidad fisiológica de los camarones de ésta localidad, para comparar su desempeño con otras poblaciones dentro del rango de distribución de la especie y discutir posibles tendencias evolutivas.

La ecología Fisiológica está relacionada con la forma en que las características fisiológicas adecuan al organismo a las circunstancias ecológicas en donde ellos viven, por ende existe implícito un componente evolutivo en ello. El campo de la Ecofisiología es fundamentalmente evolutivo, en el sentido de que considera como los organismos llegan a ser lo que ellos son y como ellos podrían cambiar en el futuro.

La evolución y la fisiología tienen mucho que ofrecerse entre sí. El conocimiento de los mecanismos fisiológicos puede permitir un conocimiento más profundo de las posibles razones de las correlaciones y limitantes evolutivas de muchas de las características estudiadas por los biólogos evolutivos.

Las herramientas que existen en la actualidad permiten realizar estudios integrales de la evolución fisiológica. Estos estudios se facilitarán en gran medida por la interacción de fisiólogos con bioquímicos, morfólogos, etólogos, ecólogos, genetistas y sistemáticos.

Los aportes de diversas investigaciones en camarones peneidos y en particular *P. aztecus*, de diferentes localidades geográficas dentro de su rango de distribución, indican que las poblaciones examinadas tienen comportamientos fisiológicos distintos y que estos reflejan las particularidades de los regímenes térmicos y salinidades, a las cuales se han adaptado a través de muchas generaciones. Aunque las comparaciones entre los diversos estudios resultan difíciles de realizar, debido a que los esquemas de aclimatación varían, es posible alcanzar ciertos principios generales.

Para el caso de las costas de Carolina (Williams, 1960), ha reportado que los camarones pueden tolerar temperaturas inferiores a 10°C y cuando son sometidos a temperaturas altas cercanas a los 30°C, (inusuales para esta localidad), los organismos requieren para compensar un cambio de salinidad de un lapso de 96 horas. En el caso de *P. aztecus* del litoral del Golfo de México de nuestro país, Sánchez (1980) reportó que estos camarones ajustan su medio interno ante cambios de salinidad – temperatura de 3.6 – 25.6 ups a 20, 25 y 30°C en 48 horas, tiempo similar al reportado en este estudio.

Lo anterior indica que la adaptación a regímenes de temperatura alta como aquellos de la región tropical del rango de distribución de la especie, han provocado nuevos patrones de aclimatización en los organismos. En relación a la tasa metabólica de los camarones, también se reporta un comportamiento del metabolismo aerobio influido por la estacionalidad, la cual está regida por los regímenes térmicos distintos ente las épocas fría y cálida del año en el área de estudio.

Estos hallazgos de diferencias estacionales en las respuestas termales, ajustes en la regulación del medio interno, modificaciones en la tolerancia, resistencia y sobrevivencia a cambios abruptos de salinidad – temperatura, metabolismo y eficiencias energéticas distintas en camarones de épocas climáticas diferentes dentro de una localidad geográfica, es el primer hallazgo hasta donde el autor conoce que exista reportada en la literatura sobre esta especie. Además el camarón café de Tamiahua, Ver., también parece compartir respuestas parecidas con los camarones de la misma especie de la zona norte del Golfo de México, cuando se le compara con sus respuestas de época fría cuyo régimen térmico promedio (25°C), es semejante a los valores encontrados en los ambientes de la zona norte del Golfo.

Pareciera por ende, que existe una gradación en los niveles de respuesta de las poblaciones de camarón café y que estas están relacionadas con las temperaturas promedio del hábitat a las

cuales se han adaptado a través de generaciones, siendo estas respuestas más divergentes hacia los extremos del rango de distribución.

Mucho se ha especulado sobre si las respuestas distintas en “clines” de poblaciones de la misma especie, tienen una base genética o no, los resultados revisados previamente señalan que para algunas especies, si existen evidencias de estructura genética diferentes entre diversas poblaciones dentro de su rango de distribución, tal es el caso también del camarón blanco (*P. setiferus*), el cual es una especie simpátrica del camarón café y para el cual Mcmillen-Jackson y Bert (2003), reportan que existen sub-poblaciones en la zona norte del Golfo de México y la costa Atlántica, estos autores refieren que tales diferencias se deben probablemente a los procesos de aislamiento que ocurrieron entre las poblaciones de esta especie durante la época del Pleistoceno, debido a las variaciones en el nivel del mar y a la fragmentación de su hábitat.

Los resultados obtenidos por estos autores para el camarón café, no pudieron distinguir la existencia de sub-poblaciones dentro del área examinada, la cual no incluye la región tropical del litoral de nuestro país. Por otra parte Lester (1979), realizó un estudio de variabilidad de alozimas en tres especies de peneidos del Golfo de México, incluyendo a *P. aztecus* entre estos y no encontró diferencias genéticas apreciables.

Sin embargo, sus resultados no son concluyentes, en primera instancia por que los tamaños de muestra y el número de comparaciones realizadas fueron menores que con las otras dos especies, debido a pérdida accidental de muestras y lo más importante porque la técnica de análisis genético empleada tiene escasa resolución, como ha sido reportado por diversos autores (Karl y Avise, 1992), en tanto que en los últimos tiempos las técnicas de DNA mitocondrial y análisis de RFLP's han obtenido grandes diferencias entre especies de *Penaeus* (Palumbi y Benzie, 1991; Sunden, 1991). La técnica de RAPD's también se ha empleado para examinar diversidad genética en *P. stylirostris* y *P.monodon* (Garcia y Benzie, 1995), mostrando variación entre poblaciones y dentro de familias.

Por ende, aún permanece por realizar un estudio que integre la variabilidad fisiológica reportada para las diversas poblaciones de camarón café en la zona norte y sur del Golfo de México, sus estrategias de crecimiento y la genética de estas poblaciones para definir el status de la especie. Hasta la fecha poca atención se ha puesto sobre las consecuencias a largo término que estos procesos de adaptación local tendrán sobre la integridad genética de los stocks de las poblaciones (Philipp *et al.*, 1993). Aunque el concepto de stock fomenta la conservación y manejo de estas especies al nivel de stocks individuales y no como especie, uno de los temas más acaloradamente debatidos en el manejo de las poblaciones naturales, se relaciona en como definir las unidades apropiadas en términos de localidad y cantidad.

En una publicación reciente (Nielsen, 1995) ha señalado como definir adecuadamente las unidades para conservación en sistemas acuáticos. No obstante, dentro de esta publicación ninguno de los 36 artículos citados tratan con diferencias fisiológicas y energéticas asociadas con diferentes stock identificados por análisis de genética molecular.

En la actualidad, pocos estudios empíricos han intentado cuantificar las diferencias fisiológicas entre stocks, mucho menos examinar las consecuencias que sobre la idoneidad tiene la mezcla de ellos (Phillipp y Claussen, 1995). La comprensión de las bases genéticas de la variación en los fenotipos (ej. comportamiento, morfologías, fisiologías y ciclos de vida) que son de importancia evolutiva para un organismo, es importante para el desarrollo de un enfoque efectivo para señalar temas críticos en la conservación y manejo de los camarones y las poblaciones naturales en general (Allendorf, 1995).

El análisis de cómo las características fisiológicas de los camarones de diferentes stock genéticos cambian con la variación de los ambientes térmicos, pueden ayudar a entender los mecanismos involucrados en la adaptación local (Fields *et al.*, 1987; Philipp *et al.*, 1995).

Los estudios ecofisiológicos tienen mucho que aportar para explicar el porque del éxito o fracaso de las especies en su ambiente natural, delimitar su potencialidad y señalar estrategias de manejo sustentables de las mismas (ver Diagrama 1).

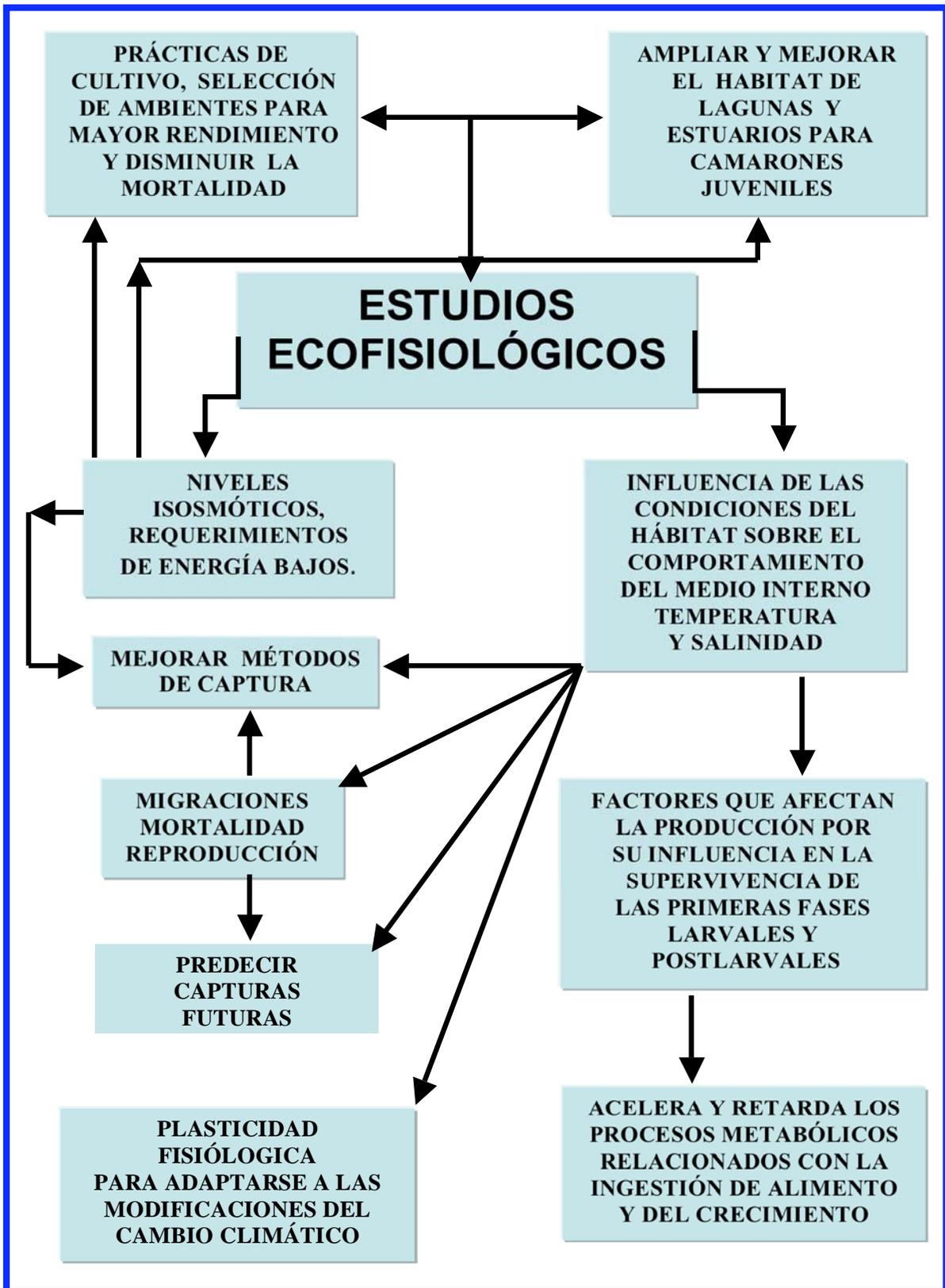


Diagrama 1. IMPORTANCIA DE LOS ESTUDIOS ECOFISIOLÓGICOS PARA LA PESQUERÍA Y CAMARONICULTURA.

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.

El análisis ecofisiológico de *P. aztecus* permitió delimitar los siguientes aspectos de sus adaptaciones de resistencia y capacidad:

1. Las TL₅₀ (Media ± IC_{95%}) de los camarones de épocas climáticas diferentes son distintas: Verano (39.0 ± 0.1°C), Invierno (38.0 ± 0.01°C).
2. La resistencia térmica de los organismos de época cálida es el doble de aquellos de temporada fría.
3. Los camarones de época cálida viven en temperaturas muy cercanas a su límite térmico superior, por lo que pueden experimentar temperaturas sub-letales durante cortos lapsos de exposición.
4. Los especímenes de camarón café mantienen gradientes osmóticos mayores durante la época fría del año, las concentraciones de los iones sodio y potasio son aproximadamente el doble en ejemplares de ésta época.
5. En condiciones normales de las salinidades de su hábitat en la localidad de estudio, son hiporeguladores en la estación fría y tienden hacia la isosmoticidad en condiciones de Verano.
6. Después del shock de salinidad y temperatura, los mayores ajustes en el medio interno se realizan durante las primeras 12 horas de efectuado el cambio, entre las 24 y 72 horas los ajustes son graduales y posterior a ello se alcanza el nuevo estado de compensación.
7. En general los camarones toleran mejor un cambio de salinidad que una modificación en la temperatura.
8. Los camarones tienen la mayor sobrevivencia (90 – 100%), en condiciones de 14 – 34 ups, en ambas temperaturas en la época cálida y a 24°C en la estación fría, estas serían las condiciones del hábitat más adecuadas para el crecimiento de estos camarones en encierros en el área de estudio.
9. A la temperatura de 30°C ensayada en época fría, la sobrevivencia descendió abruptamente.
10. La presencia de sustrato influyó la sobrevivencia en condiciones de baja salinidad en ambas épocas y en combinaciones de alta salinidad – alta temperatura en la época fría.
11. En época cálida existe una mayor tolerancia a bajas salinidades.
12. De los factores salinidad y temperatura, este último es el que ejerce mayor influencia en las respuestas fisiológicas de los camarones, modificando de manera sensible el metabolismo y la excreción nitrogenada.
13. Se detectó un patrón de Aclimatización en la tasa metabólica de la población de camarón café en relación a la época del año.
14. Según la temporada los organismos obtienen su energía de diferentes recursos, manteniendo un nivel muy similar en el contenido de energía del alimento ingerido para las dos épocas.
15. Existe una tendencia a diferir en los Balances de Energía de los camarones en las dos estaciones del año: la Asimilación y el Campo de Crecimiento son mayores para la época cálida.
16. Debe plantearse la necesidad de estudiar a esta población con un modelo de Balance acumulativo (todos los estados de desarrollo), para poder conocer con mayor precisión sus mecanismos de adaptación.
17. Los estudios Bioenergéticos de las especies en condiciones de su hábitat natural, proveen de elementos para explicar la distribución y abundancia de las poblaciones.
18. Este es el primer estudio que realiza un análisis integral de la influencia de los factores controladores, limitantes y enmascaradores del hábitat del camarón café, sobre sus ajustes metabólicos, regulación del medio interno, tolerancia y estrategias energéticas de la especie.
19. Las poblaciones de juveniles de esta especie, a la luz de los datos obtenidos, presentan respuestas Ecofisiológicas diferentes a las que se tienen para camarones de otras latitudes en el Golfo de México y la costa del Atlántico de los EUA, aportando evidencias de la existencia de “clines” fisiológicos en las poblaciones de *P. aztecus*.
20. Se sugiere realizar un estudio que involucre el análisis fisiológico con aspectos de crecimiento y de estructura genética en *P. aztecus* de la región tropical del Golfo de México.

LITERATURA CITADA

- Abad-Zapatero, C; J.P. Griffith; J.L. Sussman and M.G. Rossmann. 1987. Refined crystal structure of dogfish M₄ apo-lactate dehydrogenase. *J. Mol. Biol.* 198: 445 – 467.
- Acuavisión. 1987. *Revista Mexicana de Acuicultura*. Número Especial. No.8. Año II. 43p.
- Alcaraz, M. 1974. Consumo de oxígeno en función del tamaño y la temperatura en crustáceos. *Inv. Pesp.* 38(2): 289-304.
- Aldrich, J.C. 1974. Allometric studies on the energy relationships in the spider crab *Libinia emarginata* (Leach). *Biol. Bull.* 147 (2): 257-273.
- Anderson, G. 1977. The effects of parasitism on energy flow through laboratory shrimp populations. *Mar. Biol.* 42: 239-251.
- Anderson, W.W., E.J. King and M. Lindner. 1949. Early stages in the life history of the common marine shrimp, *Penaeus setiferus* (Linnaeus). *Biol. Bull.* 96(2): 168-172.
- Anuario Estadístico de Pesca.** 2003. SEMARNAT. México.
- Arreguin – Sánchez, F. y Chávez, E.A. 1985. Estado del conocimiento de las pesquerías de camarón en el Golfo de México. *Inv. Mar. CICIMAR*. México: 2(2): 23 – 44.
- Atlas Camaronero del Golfo de México.** 1976. Dir. Gral. de Ciencia y Tecnología del Mar. Depto. de Pesquerías Comerciales. Circular 312. SEP. México. 20pp.
- Ayala Castañares, A., R. Cruz, A. García-Cubas Jr. y L.R. Segura. 1969. Síntesis de los conocimientos sobre la Geología Marina de la laguna de Tamiahua, Veracruz, México. *Mem. Simp. Intern. Lagunas Costeras*. UNAM-UNESCO. p: 39-48.
- Baldwin, J. and P.W. Hochachka. 1970. Functional significance of isoenzymes in thermal acclimatization: acetylcholinesterase from trout brain. *Biochem. J.* 116: 883 – 887.
- Baler R; Zou J. and R. Voellmy. 1996. Evidence for a role of HSP70 in the regulation of the heat shock response in mammalian cells. *Cell Stress Chaperones*. 1:33–39
- Ballinger-Crabtree, M.E; Black, W.C. and B.R. Miller. 1992. Use of genetic polymorphisms detected by the random-amplified polymorphic DNA polymerase chain reaction (RAPD-PCR) for differentiation and identification of *Aedes aegypti* subspecies and populations. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 47(6): 893 -901.
- Barba, J.F. y J. Sánchez. 1981. Abundancia, distribución y estructura de la comunidad ictioplanctónica en la laguna de Tamiahua, Veracruz a través de un ciclo anual. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Barber, B.J. & N.J. Blake. 1985. Substrate catabolism related to reproduction in the bay scallop *Argopecten irradians concentricus*, as determined by O/N and R/Q physiological indexes. *Mar. Biol.* 87: 13-18.
- Barbosa S. Ma.L; y **Latournerié, Cervera, J.R.** 1997. Efecto de la época del año en el metabolismo respiratorio de tres especies de camarones peneidos de la laguna de Términos, Campeche. XIV Con. Nal. de Zoología. Guanajuato, Gto.

- Battersby, B. J. and Moyes, C. D. (1998). Influence of acclimation temperature on mitochondrial DNA, RNA, and enzymes in skeletal muscle. *Am. J. Physiol.* **275**,R905 -R912.
- Biesiot, P. 1975. Salinity tolerance of postlarval brown shrimp *Penaeus aztecus* in relation to age and acclimation salinity. M. S. Thesis. Bowling Green State University.
- Bishop, J.M., J.G. Gosselink and J.H. Stone. 1980. Oxygen consumption and hemolymph osmolality of brown shrimp, *Penaeus aztecus*. *Fish.Bull.* 78(3):741-757.
- Blier, P. and H. Guderley. 1988. Metabolic responses to cold acclimation in the swimming musculature of lake whitefish, *Coregonus clupeaformis*. *J. Exp. Zool.* **246**,244 -252.
- Boddeke, R. and M. Kat. 1979. Differences in food preferences of penaeid shrimp species. *Int. Counc. Explor. Sea. Maric.* p: 1-7.
- Boschi. E.E. 1974. Biología de los crustáceos cultivables en América Latina. Simposio FAO/CARPAS/6/74/SR. 7. Contrib. Inst. Biol. Marina. Num. 272. Mar del Plata. Argentina. 22pp.
- Boucher-Rodoni, R. and K. Mangold. 1985. Ammonia excretion during feeding and starvation in *Octopus vulgaris*. *Mar. Biol.* 86: 193-197.
- Box, G.E.P; W.G. Hunter and J.S. Hunter. 1978. **STATISTICS FOR EXPERIMENTERS.** Wiley Interscience. USA.
- Bowler, K. 1963b. A study of the factors involved in acclimatization to temperature and death at high temperatures in *Astacus pallipes*. II. Experiments on the tissue level. *J. Cell. Comp. Physiol.* 62: 133 – 146.
- Brafield, A.E. and D.J. Solomon. 1972. Oxy-calorific coefficients for animals respiring nitrogenous substrates. *Comp. Biochem. Physiol.* 43A: 837-841.
- Bursell, E. 1966. Aspects of the flight metabolism of tse- tse flies (Glossina). *Comp. Biochem. Physiol.* 19: 809-818.
- Burse, C.R. and C.E. Lane. 1971. Osmoregulation in the pink shrimp *Penaeus duorarum*. *Burkenroad. Comp. Biochem. Physiol.* 39A:483-493.
- Cano Rentarúa, R. y **J.R. Latournerié Cervera**. 2003. Análisis Fisiocológico del cultivo de *Litopenaeus stylirostris* en una granja del estado de Chiapas. XVII Con. Nal. Zoología. Puebla. México. Resúmenes. Octubre de 2003.
- Cárdenas Flores, L.L. 1989. Estudio preliminar sobre la distribución y abundancia de las postlarvas epibénticas de *Penaeus aztecus* (Ives, 1891) y *Penaeus setiferus* (L.) en la laguna de Tamiahua Veracruz (Crustacea: Penaeidae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 63pp.
- Castille, F.L. Jr. and A. L. Lawrence. 1981^a. A comparison of the osmotic, sodium and chloride concentrations between the urine and hemolymph of *Penaeus setiferus* (L.) and *Penaeus stylirostris* Stimpson. *Comp. Biochem. Physiol.* Vol 70A:525-528.
- Castille, F.L. Jr. and A.L. Lawrence. 1981^b. The effect of salinity on the osmotic, sodium and chloride concentrations in the hemolymph of euryhaline shrimp of the genus *Penaeus*. *Comp. Biochem. Physiol.* 68A:75-80.

- Chatterjee, S. and B. Price. 1977. **REGRESSION ANALYSIS BY EXAMPLE**. John Wiley & Sons. N.Y. 228pp.
- Cisneros, S. 1990. Influencia de la salinidad, temperatura, sustrato y época del año sobre la regulación del medio interno y la sobrevivencia de *Penaeus aztecus* Ives de Tamiahua, Ver. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. 57pp.
- Clark, M. E. 1968. A survey of the effects of the osmotic dilution on free aminoacids of various polychaetes. *Bio. Bull.* 134:252-260.
- Clarke, A. 1987. Temperature, latitude and reproductive effort. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 38: 89 – 99.
- Clarke, A. 1993. Seasonal acclimatization and latitudinal compensation in metabolism: do they exist?. *Funct. Ecol.* 7: 139 -143.
- Clifford III, H.C. and R.W. Brick. 1979. A physiological approach to the study of growth and bioenergetics in the freshwater shrimp *Macrobrachium rosenbergii*. *Proc. World. Maricul. Soc.* 10: 701-719.
- Clifford III. H.C. and R.W. Brick. 1983. Nutritional physiology of the freshwater shrimp *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) I. Substrate metabolism in fasting juvenile shrimp. *Comp. Biochem. Physiol.* 74A(3): 561-568.
- Colvin, P.M. 1976. Nutritional studies on penaeid prawns: protein requirements in compounded diets for juvenile *Penaeus indicus* (Milne Edwards). *Aquaculture.* 7: 315-326.
- Condrey, R.E., J.G. Gosselink and H.J. Bennett. 1972. Comparison of the assimilation of different diets by *Penaeus setiferus* and *P.aztecus*. *Fish. Bull.* 70(4):1281-1292.
- Conover, R.J. 1960. The feeding behaviour and respiration of some marine planktonic crustacean. *Biol. Bull.* 119: 399-415.
- Copeland, D.E. and A.T. Fitzjarrell. 1968. The salt absorbing cells in the gills of the blue crab, *Callinectes sapidus* (Rathbun) with notes modified mitochondria. *Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.* 92:1-22.
- Cossins, A.R., M.J. Friedlander and C.L. Prosser. 1977. Correlations between behavioural temperature adaptations by goldfish and the viscosity and fatty acid composition of their synaptic membranes. *J. Comp. Physiol.* 120: 109 – 121.
- Couture P. and H. Guderley. 1990. Metabolic organization in swimming muscle of anadromous coregonines from James and Hudson bays. *Canadian Journal of Zoology.* 68: 1552-1558.
- Cowles, R.B. and C.M. Bogert. 1944. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 83: 265 – 296.
- Cox, D.K. 1974. Effects of three heating rates on the critical thermal maximum of bluegill. En: Criales, M.M. y K.S. Cheng. 1980. Tolerancia térmica en postlarvas y juveniles del camarón rosado *Penaeus brasiliensis*. *Inf. Mus. Mar.* 27: 1 – 15.
- Criales, M.M. y K.S. Cheng. 1980. Tolerancia térmica en postlarvas y juveniles del camarón rosado *Penaeus brasiliensis*. *Inf. Mus. Mar. INVERMAR. Santa Marta. Colombia.* 27: 1 – 15.

- Cruz, R. 1968. Geología Marina de la laguna de Tamiahua, Veracruz, México. Inst. Geología. UNAM. Bulletin. No. 88.
- Dall, W. 1986. Estimation of routine metabolic rate in penaeid prawn, *Penaeus esculentus* (Haswell). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 96: 57-73.
- Dall, W., J. Hill; P.C. Rothlisberg and D.J. Sharples. 1990. **THE BIOLOGY OF THE PENAEOIDAE**. Advances in Marine Biology. Vol. 27. Academic Press. London. 489pp.
- Dalla Via, G.J. 1986. Salinity responses of the juvenile penaeid shrimp *Penaeus japonicus*. I. Oxygen consumption and estimations of productivity. Aquaculture. 65: 297-306.
- Dalla Via, G.J. 1987. Salinity responses in brackish water populations of the freshwater shrimp *Palaemonetes antennarius* I. Oxygen consumption. Comp. Biochem. Physiol. 87A:471-478.
- Dame, R.F. 1972. The ecological energies of growth, respiration and assimilation in the intertidal american oyster *Crassostrea virginica*. Mar. Biol. 17: 243-250.
- Dehnel, P.A. 1960. Effect of temperature and salinity on the oxygen consumption of two intertidal crabs. Biol. Bull. 118: 215-249.
- Dehnel, P.A. 1967. Osmotic and ionic regulation in estuarine crabs. In: Lauff, G.H. (Ed). **Estuaries**. American Association for the Advancement of Science. Washington. Publ. 83:541-547.
- Díaz, F. y **J.R. Latournerié**. 1980. Factores fisiológicos que afectan la sobrevivencia y el metabolismo energético de dos especies de penaeidos (*Penaeus aztecus* y *P.setiferus*) de la laguna de Mandinga, Veracruz. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. 37pp.
- Dietz, T.J. 1994. Acclimation of the threshold induction temperatures for 70 kda and 90 kda heat-shock proteins in the fish *Gillichthys mirabilis*. J. Exp. Biol. 188: 333 – 338.
- Du Preez, H.H. 1983. The effects of temperature. season and activity on the respiration of the three spot swimming crab, *Ovalipes punctatus*. Comp. Biochem. Physiol. 75A (3):353-362.
- Duncan, A. and R.Z. Klekowski. 1975. Parameters of an energy budget. In: W. Grodzinsky, et al. (Eds). **METHODS FOR ECOLOGICAL ENERGETICS**. IBP No. 24. Blackwell Sci. Publ. Oxford. p: 97-147.
- Ellis, R.J. 1996a. The “bio” in biochemistry: Protein folding inside and outside the cell. Science. 272: 1448 – 1449.
- Ellis, R.J. 1996b. **THE CHAPERONINS**. San Diego. Academic Press.
- Ellis, R.J. and S.M. van der Vies. 1991. Molecular chaperones. Annu. Rev. Biochem. 60: 321 – 347.
- Escobar Briones, E.G. 1987. Flujo de energía y estructura trófica de la comunidad de macroinvertebrados epibénticos asociados a *Thalassia testudinum* en una laguna costera tropical: Laguna de Términos, Camp. Tesis de Doctorado. ICMYL. CCH-UACPyP. UNAM. México. 172pp.
- Espina, S., A. Muñoz, R. Villalobos, F. Díaz, **J. Latournerié** y A. Sánchez. 1976. Metabolismo respiratorio y osmoconcentración de dos especies de peneidos de la laguna de Mandinga,

Veracruz. Memorias del Simposio sobre Biología y Dinámica Poblacional de Camarones. Guaymas. Sonora. México. Vol.II:27-50.

FAO. 2006. World Review of Fisheries and Aquaculture. FAO. Rome.

Feder, M.E. and G.E. Hofmann. 1999. Heat-shock proteins, molecular chaperones and the stress response: Evolutionary and ecological physiology. *Annu. Rev. Physiol.* 61: 243 – 282.

Feder, M.E.; A.F. Bennett. and R.B. Huey. 2000. Evolutionary physiology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 31: 315 – 341.

Finney, D.J. 1978. **STATISTICAL METHOD IN BIOLOGICAL ASSAY**. 3rd ed. Charles Griffin & Company LTD. London. 508pp.

Flegel, T.W. 2007. The right to refuse revision in the genus *Penaeus*. *Aquaculture*. 264(1):2. April.

Frederich, M. and H.O. Pörtner. 2000. Oxygen limitation of thermal tolerance defined by cardiac and ventilatory performance in the spider crab, *Maja squinado*. *Am. J. Physiol.* 279, R1531 – R1538.

Fry, F.E.J. 1947. Environmental effects on activity of fish. *Publ. Ontario. Fish. Res. Lab.* 68:1-52.

Fry, F. E.J. 1971. The effect of environmental factors on the physiology of fish. In: Hoar, W.S. and D.J. Randall. (Eds). **FISH PHYSIOLOGY**. Vol VI. p: 1- 98. Academic Press.

Fuentes, D., R.G. Castro. M.L. Schultz, R.Portugal y M.Oropeza. 1976. Pesquería de camarón de altamar en el Golfo de México. *Mem. Simp. Biol. y Dinam. Pobl. De Camarones. Guaymas, Son. México. Tomo I.* p: 187-211.

García, E. 1963. **MODIFICACIONES AL SISTEMA DE CLASIFICACIÓN CLIMÁTICA DE KÖPEN**. México. D.F. 71 pp.

Garcia, D.K. and J.A.H. Benzie. 1995. RAPD markers of potencial use in prawn *P. monodon* breeding programs. *Aquaculture. Amsterdam.* 130: 137 -144.

Garland, T. and P. Carter. 1994. Evolutionary Physiology. *Annu. Rev. Physiol.* 56: 579-621.

Gaudy, R. and L. Sloane. 1981. Effects of salinity on oxygen consumption in postlarvae of the penaeid shrimps *Penaeus monodon* and *P.stylirostris* without and with acclimation. *Mar. Biol.* 65: 297-301.

Gerard, J.F. and R. Gilles. 1972. The free amino-acid pool in *Callinectes sapidus* tissues and its role in the osmotic intracellular regulation. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.* 10:125-136.

Gilles, R. 1975. Mechanisms of ion and osmoregulation. In: Kinne, O. (Ed). **Marine Ecology**. Vol. II. Physiological Mechanisms. Part.1. John Wiley & Sons. New York. p: 259-348.

Gilles R. and A. Pequeux. 1981. Cell volume regulation in crustacean relationship between mechanisms for controlling the osmolality of extracellular and intracellular fluids. *J. Exp. Zool.* 215:351-362.

- Gilles, R. and A. Pequeux. 1983. Interactions of chemical and osmotic regulation with the environment. In: Vernberg, F.J. and W.B. Vernberg. (Eds). **The Biology of Crustacea**. Vol.8. Environmental Adaptations. Academic Press. New York. p: 109-177.
- Gleason, D.F. and G.M. Wellington. 1988. Food resources of postlarval brown shrimp (*Penaeus aztecus*) in a Texas salt marsh. Mar. Biol. 97:329-337.
- Gorsky, G., I. Palazzoli and R. Fenaux. 1987. Influence of temperature changes on oxygen uptake and ammonia and phosphate excretion, in relation to body size and weight, in *Oikopleura dioica* (Appendicularia). Mar. Biol. 94: 191-201.
- Gracia, A. and A.R. Vázquez - Bader. 1999. Shrimp Fisheries in the South Gulf of México: Present and Future Management Alternatives. In: Kumpf, H; D. Steidinger and K. Sherman (Eds). **The Gulf of México Large Marine Ecosystem: Assessment, Sustainability and Management**. Blackwell Science, Berlín: 205 – 234.
- Griffiths, D. 1977. Caloric variation in crustacean and other animals. J.Anim. Ecol. 46:593-605.
- Guderley, H. 1998. Temperature and growth rates as modulators of the metabolic capacities of fish muscle. In Cold Ocean Physiology. Edited by H.O. Pörtner and R.C. Phyle. p: 58 -87. Cambridge: Cambridge University Press.
- Gunter, G. and G.E. Hall. 1963. Biological investigations of the St. Lucie estuary (Florida) in connection with lake Okeechobee discharges through the St. Lucie Channel. Gulf Res. Report. 1(8):189-307.
- Hagerman, L. 1970. The oxygen consumption of *Crangon vulgaris* (Fabricius) (Crustacea, Natantia) in relation to salinity. Ophelia. 7:283-292.
- Harris, S.E.G; R.T. Jr. Dillion; P.A. Sandifer and L.J. Lester. 1990. Electrophoresis of isozymes in cultured *Penaeus vannamei*. Aquaculture. 85(1-4): 330.
- Hazel, J.R. and C.L. Prosser. 1974. Molecular mechanisms of temperature compensation in poikilotherms. Physiol. Rev. 54: 620 – 677.
- Hedgecock, D. 1977. Biochemical genetic markers for brood-stock identification in aquaculture. Proc. World Maricult. Soc. 8: 523 – 532.
- Hernandorena, A. and S.J. Kaushik. 1981. Ammonia excretion of *Artemia sp* (Crustacea: Branchiopoda) under axenic conditions. Mar. Biol. 63: 23-27.
- Hersko, A. and A. Ciechanover. 1992. The ubiquitin system for protein degradation. Annu. Rev. Biochem. 61: 761 – 807.
- Hochachka, P.W. and G.N. Somero. 2002. **BIOCHEMICAL ADAPTATION**. Oxford University Press.
- Hofmann, G.E. and G.N. Somero. 1996b. Interspecific variation in thermal denaturation of proteins in the congeneric mussels *Mytilus trossulus* and *M. galloprovincialis*: evidence from the heat-shock response and protein ubiquitination. Mar. Biol. 126: 65 -75.
- Horiuchi, S. 1977. Carachterization of gill Na-K-ATPase in the freshwater crayfish, *Procambarus clarkii* (Girard). Comp. Biochem. Physiol. Vol 568:135-138.

- Hughes, D.A. 1969. Responses to salinity change as a tidal transport mechanisms of pink shrimp, *Penaeus duorarum*. Biol. Bull. 136:45-53.
- Hughes, R.N. 1970. An energy budget for a tidal-flat population of the bivalve *Scrobicularia plana* (Da Costa). J. Anim. Ecol. 39(2): 357-379.
- Humm, J.J. and H.H. Hilderbrand. 1962. Marine algae from the Gulf coast of Texas and Mexico. Publ. Inst. Marine Science.8:227-228.
- Ikeda, T. and A.W. Mitchell. 1982. Oxygen uptake, ammonia excretion and phosphate excretion by krill and other antarctic zooplankton in relation to their body size and chemical composition. Mar. Biol. 71: 283-298.
- Jampol, L.M. and F.M. Epstein. 1970. Sodium-potassium activated adenosine triphosphatase osmotic regulation by fishes. Am. J. Physiol. 218:607-611.
- Jeffree, E.P. and C.E. Jeffree. 1994. Temperature and the biogeographical distributions of species. Functional Ecology. 8(5): 640 – 650.
- Johnston, I.A. *et al.* 1994. Are mitochondria subject to evolutionary temperature adaptation ? J. Exp. Biol. 195: 293 – 306.
- Kamemoto, F.I. and R.E. Tullis. 1972. Hydromineral Regulation in Decapod Crustacea. General and Comparative Endocrinology. Supplement 3: 299 – 307.
- Karl, S.A and J.C. Avise. 1992. Balancing selection at allozyme loci in oysters: implications for nuclear RFLPs. Science NY. 256: 100 -102.
- Kay, D.G. and A.E. Brafield. 1973. The energy relations of the polychaete *Neanthes* (= *Nereis*) *virens* (Sars). J. Anim. Ecol. 42(3):673-692.
- Kennish, M.J. 1986. **ECOLOGY OF ESTUARIES**. Vol. I. Physical and Chemical Aspects. CRC Press. Boca Raton Florida.
- Kevers, C., A. Pequeux and R. Gilles. 1979. Effects of hypo and hyperosmotic shocks on the volume and ion content of *Carcinus maenas* isolated axons. Comp. Biochem. Physiol. 64:427-431.
- Kilgour D.M. and R.W. McCauley. 1986. Reconciling the two methods of measuring upper lethal temperatures in fishes. Environmental Biology of Fishes. 17(4): 281 – 290.
- Kinne, O. 1967. Physiology of estuarine organisms with special reference to salinity and temperature: General aspects. In: G.F. Lauff. (Ed). **ESTUARIES**. Am. Assoc. Advan. Sci. Publ. No. 83. Washington. D.C.
- Kinne, O. 1970. Temperature: Animals-Invertebrates. In: Kinne, O. (Ed). **Marine Ecology**. Vol. I. Environmental factors. Pt. 1. Wiley Interscience London. p: 407-514.
- Kleiber, M. 1975. Metabolic turnover rate: A physiological meaning of the metabolic rate per unit body weight. J. Theor. Biol. 53:199-204.
- Klein Breteler, W.C.M. 1975b. Food consumption, growth and energy metabolism of juvenile shore crabs, *Carcinus maenas*. Neth. J. Sea. Res. 9 (3):255-272.

Klekowski, R.Z. and A. Duncan. 1975a. Physiological approach to ecological energetics. In: W. Grodzinsky, *et al.* (Eds). **METHODS FOR ECOLOGICAL BIOENERGETICS**. IBP. No. 24 Blackwell Sci. Publ. Oxford. p: 227-261.

Klekowski, R.Z. and A. Duncan. 1975b. Feeding and nutrition. In: W. Grodzinsky. *et al.* (Eds). **METHODS FOR ECOLOGICAL BIOENERGETICS**. IBP No. 24. Blackwell Sci. Publ. p: 227-261.

Koehn, R.K; R.I.E. Milkman and J.B. Mitton. 1976. Population genetics of marine pelecypods. IV. Selection, migration and genetic differentiation in the blue mussel, *Mytilus edulis*. *Evolution*. 30: 2 – 32.

Kramer, G.L. 1975. Studies on the lethal dissolved oxygen levels for young shrimp, *Penaeus aztecus* Ives. Proc. 6th. Ann. Meet. World Maric. Soc. Seattle, Wash. p: 157-167.

Krogh, A. 1965. **Osmotic Regulation in Aquatic Animals**. Dover Publication. Inc. New York. 242p.

Krueger, A.M; J.M. Armstrong; J. Plumier, H.A. Robertson and R.W. Currie. Cell specific expression of Hsp70 in neurons and glia of the rat hippocampus after hyperthermia and kainic acid-induced seizure activity. *Brain Res Mol Brain Res*. 1999 Aug 25; 71(2):265-78.

Kusunoki, T. W; González, C; Castro, R.M; Medellín, M; Hernández, I.T; Pech, A.P; Uribe-Martínez, J; Núñez, G.M. y M. Sandoval. 2005. Fundamento técnico para el establecimiento de vedas a la pesca de camarón en el Golfo de México y Mar Caribe. Dictámen Técnico. Instituto Nacional de la Pesca. SAGARPA. México. 33p.

Laird, C.E. and P.A. Haefner, Jr. 1976. Effects of intrinsic and environmental factors on oxygen consumption in the blue crab *Callinectes sapidus* (Rathbun). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 22:171-178.

Lankford, R.R. 1977. Coastal lagoons of Mexico. In: Cronin, L.E. (Ed). **Estuarine processes circulation, sediments and transfer of material in the estuary**. Vol.2. Academic Press. New York. p: 182-215.

Latournerié, C.J.R. 1997. Estado actual sobre las investigaciones en especies nativas en México. 3^a Reunión de Redes Nacionales de Investigación en Acuicultura Continental (REDACUI) y Maricultivos (REDIMAR). Octubre de 1997. Facultad de Ciencias, UNAM – Instituto Nacional de Pesca.

Latournerié, C.J.R., I.D. González Mora and H. Olvera Quezadas. 1988. Aspects of the energetic metabolism of *Penaeus aztecus* (Ives) from Tamiahua, Veracruz lagoon in relation to seasonal changes, feeding and the hour of the day. Joint Oceanographic Assembly. Acapulco, Guerrero.

Latournerié, Cervera, J.R; Nacif, Osorio, Y; Cárdenas Vázquez, R. y Romero Jarero, J. 2006. Crecimiento, producción y eficiencias de energía de crías de acocil *Cambarellus montezumae* (Saussure) alimentadas con detritus de *Egeria densa*. REDVET (España). Vol. VII. No. 12 (Diciembre 2006).

Lawton, J.H. 1993. Range, population abundance and conservation. *Trends Ecol. Evol.* 8: 409 – 413.

Leary, S. C. and Moyes, C. D. (2000). The effects of bioenergetic stress and redox balance on the expression of genes critical to mitochondrial function. In *Cell and Molecular Responses to*

Stress, vol. 1, *Environmental Stressors and Gene Repressors* (ed. K. B. Storey and J. Storey), pp.209 -229. Amsterdam, The Netherlands: Elsevier Press.

Lester, L. J. 1979. Population genetics of penaeid shrimp from the Gulf of Mexico. *The Journal of Heredity*. 70:175-180.

Lester, L.J. 1983. Developing a selective breeding program for Penaeid shrimp mariculture. *Aquaculture* 33: 41 – 50.

Levinton, J.S. 1983. The latitudinal compensation hypothesis: growth data and model of latitudinal growth differentiation based upon energy budgets. I. Interspecific comparison of *Ophryotrocha* (Polychaeta: Dorvilleidae). *Biol. Bull.* 165: 686-698.

Levinton, J.S. and R.K. Monahan. 1983. The latitudinal compensation hypothesis: growth data and model of latitudinal growth differentiation based upon energy budgets. II. Interspecific comparisons between subspecies of *Ophryotrocha puerilis* (Polychaeta: Dorvilleidae). *Biol. Bull.* 165: 699-707.

Lockwood, A.P.M. 1960. Some effects of temperature and concentration of the medium on the ionic regulation of the isopod, *Asellus aquaticus* (L). *J. Exp. Biol.* 37:614-630.

Lockwood, A.P.M. 1967. **Aspects of Physiology of Crustacea**. University Review in Biology. WH. Freeman Co. San Francisco.

Lockwood, A.P.M. 1976. Physiological adaptation to life in estuaries. In: Newell, R.C. (Ed). **Adaptation to Environment**. Butterworths London. p: 315-393.

Lowe, C.M. and V.I. Vance. 1955. Acclimation of the critical thermal maximum of the reptil *Urosaurus ornatus*. *Science*. 122: 73 -74.

Loosanoff, V.L. and C.A. Nomejko. 1951. Existence of physiologically different races of oysters, *Crassostrea virginica*. *Biol. Bull.* 101: 151 – 156.

Mangun, C.P. 1963. Studies on speciation in maldanid polychaetes of the North American Atlantic coast.III. Intra – and interspecific divergence in oxygen consumption. *Comp. Biochem. Physiol.* 10: 335 – 349.

Maldonado J.G.R; **LATOURNERIÉ, C.J.R**; Cisneros, T.S; González, M.I.D y A.M. L. Amaya-Tapia. 1990. Tolerancia y resistencia térmica a altas temperaturas del acocil *Cambarellus montezumae* (Saussure). II Simposio Regional de Hidrobiología y Acuicultura. Noviembre de 1990. Cuernavaca. Morelos.

Mangun, C.P., S.V. Silverthorn; J.L. Harris; D.W. Towle and A.R. Krall. 1976. The relationship between blood pH, ammonia excretion and adaptation to low salinity in the blue crab *Callinectes sapidus*. *J. Exp. Zool.* 195:129-136.

McFarland, W.N. and B.D. Lee. 1963. Osmotic and ionic concentrations of penaeidean shrimps of the Texas coast. *Bull. Mar. Sci. Gulf. Caribb.* 13(3):391-417.

McLaren, I.A; C.J. Corkett and E.J. Zillioux. 1969. Temperature adaptations of copepod eggs from the artic to the tropics. *Biol. Bull.* 137: 486 – 493.

Mc Millen – Jackson, A.L and T.M. Bert. 2003. Disparate patterns of population genetic structure and population history in two sympatric penaeid shrimp species (*Farfantepenaeus*

aztecus and *Lytopenaeus setiferus*) in the eastern United States. *Molecular Ecology*. 12: 2895 – 2905.

Moriarty, D.J.W. 1977. Quantification of carbon, nitrogen and bacterial biomass in the food of some penaeid prawns. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 28:113-118.

Mulley, J.C. and B.D. Latter. 1980. Genetic variation and evolutionary relationships within a group of thirteen species of penaeid prawns. *Evolution*. 34: 904 – 916.

Muus, B.J. 1967. Some problems facing the ecologist concerning races and subspecies of brackish-water animals. In: Lauff, G.H. (Ed). **ESTUARIES**. Am. Assoc. Advanc. Sci. Washington. D.C. Publ. No.83:558-563.

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

Nelson, S.G., H.W. Li and A.W. Knight. 1977b. Calorie, carbon and nitrogen metabolism of juvenile *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) (Crustacea: Palaemonidae) with special regard to trophic position. *Comp. Biochem. Physiol.* 58A:319-327.

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

Odum, E.P. and A.E. Smaley. 1959. Comparison of a population energy flow of a herbivorous and a deposit-feeding invertebrate in a salt marsh ecosystem. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 45(4): 617-622.

Opalinski, K.W. 1980. Oxygen consumption in tropical amphipods. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 27(4):513-522.

Ozuna Salazar, V. C. 2000. Metabolismo energético y regulación del medio interno en camarones del género *Penaeus* (*Penaeus duorarum*), de la laguna de Términos, Campeche. Tesis de Maestría en Ciencias. (Biología de Sistemas y Recursos Acuáticos.). División de Posgrado. Facultad de Ciencias, UNAM. 103 pp.

Ozuna Salazar, V.C. y **Latournerié Cervera, J.R.** 2001. Requerimientos energéticos del camarón rosado *Farfantepenaeus duorarum*: Patrones de aclimatización. XVI Con. Nal. Zooloía. Zacatecas. México.

Packard, G.C. and T.J. Boardman. 1988. The misuse of ratios, indexes and percentages in ecophysiological research. *Physiol. Zool.* 61(1):1-19.

Pagano, M. et R. Gaudy. 1986. Biologie d'un copépode des mares temporaires du littoral méditerranéen français : *Eurytemora velox*. *Mar. Biol.* 93: 127-136.

Pallumbi, S.R. and J.A.H. Benzie. 1991. Large mitochondrial DNA differences between morphological similar Penaeid shrimp. *Mol. MarBiol. Biotech.* 1: 27 – 34.

Panikkar, N.K. 1968. Osmotic behaviour of shrimps and prawns in relation to their biology and culture. *FAO. Fish. Rep.* 3(57):527-538.

Parsell, D.A. and S. Lindquist. 1993. The function of heat-shock proteins in stress tolerance: Degradation and reactivation of damaged proteins. *Annu. Rev. Genet.* 27: 437 – 496.

- Parsell, D.A; J. Taulien and S. Lindquist. 1993. The role of heat-shock proteins in thermotolerance. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B.* 339: 279 – 285.
- Pearson, J.C. 1939. The early life histories of some american penaeidae, the comercial shrimp, *Penaeus setiferus* (Linn.). *Bull. Bur. Fish. Wash.* 49(30):73p
- Pérez-Farfante, I. 1970. **Claves ilustradas para la identificación de camarones marinos comerciales de América Latina.** Inst. Nal. Invest. Biol. Pesq. México. Serie de Divulgación. Instructivo 3. 50pp.
- Pérez-Farfante, I. and B.F. Kensley. 1997. **Penaeoid and Sergestoid shrimps and prawns of the world: keys and diagnoses for the families and genera.** Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle. Paris. 175: 1 – 233.
- Perry, H.W; J.R. Herring; T.H. Devender, and J.R. Warren. 1974. Fisheries assessment and monitoring. Annual Report C.F.R.D.:2-215-R. Segm.1. Gulf. Coast. Res. Lab. Ocean Springs. Mississippi. (Unpubl. Manuscript).
- Phillipson, J. 1970. The “best estimate” of respiratory metabolism: Its applicability to field situations. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 17(3):31-41.
- Phillipson, J. 1975. Introduction to ecological energetics. In: W. Grodzinsky, *et al.*, (Eds). **METHODS FOR ECOLOGICAL BIOENERGETICS.** IBP No. 24. Blackwell Sci. Publ. Oxford. p:3-13.
- Place, A.R. and D.A., Powers. 1984. Purification and characterization of the lactate dehydrogenase (LDH-B₄) allozymes of *Fundulus heteroclitus*. *J. Biol. Chem.* 259: 1309 – 1318.
- Pörtner, H.O. 2001. Climate change and temperature-dependent biogeography: oxygen limitation of thermal tolerance in animals. *Naturwissenschaften.* 88: 137 -146.
- Pörtner, H.O; van Dijk, P.I; M. Hardewig, I. and A. Sommer. 2001. Levels of metabolic cold adaptation: tradeoffs in eurythermal and stenothermal ectotherms. In *Antarctic Ecosystems: Models for Wider Ecological Understanding.* Edited by W. Davidson and C. H. Williams. p: 109 – 122. Christchurch. New Zealand. Caxton Press.
- Prosser, C.L. 1958. General Summary: The nature of Physiological Adaptation. In: C.L. Prosser. (Ed). **PHYSIOLOGICAL ADAPTATION.** Am. Physiol. Soc. Washington, D.C. p: 167-180.
- Prosser, C.L. (Ed).1991. **ENVIRONMENTAL AND METABOLIC ANIMAL PHYSIOLOGY.** New York. Wiley – Liss.
- Prus, T. 1970. Calorific value of animals as an element of bioenergetic investigations. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 17(30).183-199.
- Quin, D.J. and C.E. Lane. 1966. Ionic regulation and Na-K stimulated ATPase activity in the land crab *Cordisoma guanhami*. *Comp. Biochem. Physiol.* 19:533-544.
- Rao, K.P. and T.H. Bullock. 1954. Q₁₀ as a function of size and habitat temperature in poikilotherms. *Am. Nat.* 88(838):33-44.
- Robert, M. and I. Gray. 1972. Enzymatic mechanisms during temperature acclimation of the blue crab *Callinectes sapidus* I. Oxygen consumption and activity of glucose-6-phosphate

dehydrogenase and 6-phosphogluconate dehydrogenase. *Comp. Biochem. Physiol.* 42B: 377-387.

Rodier, J. 1978. **ANÁLISIS DE LAS AGUAS**. Omega. Barcelona. 1050pp.

Rodríguez, G. 1981. Osmoregulation and total serum protein of two species of penaeid shrimps from the Pacific coast of Mexico. *J. Crust. Biol.* 1(3):392-400.

Roemmich, D. and J. McGowan. 1995. Climatic warming and the decline of zooplankton in the California Current. *Science*. 267: 1324 – 1326.

Rolfe, D.F.S. and G.C. Brown. 1997. Cellular energy utilization and molecular origin of standard metabolic rate in mammals. *Physiol. Rev.* 77: 731 – 758.

Rosas, C.V., J. Latournerié, A. Sánchez y S. Espina. 1986. Respuestas metabólicas de *Sarotherodon mossambicus* medidas experimentalmente en un gradiente térmico (Pisces: Cichlidae). *An. Inst. Cienc. Mar y Limnol. UNAM.* 13(1):243-250.

Sagarin, R.D. *et al.*, 1999. Climate-related change in an intertidal community over short and long time scale. *Ecol. Monogr.* 69: 465 – 490.

Sánchez, A. 1980. Efecto de la salinidad y temperatura sobre el balance hidrosalino de los peneidos de la laguna de Mandinga, Veracruz. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 38pp.

Sánchez Martínez, F. 1965. Estudio preliminar de la vegetación litoral de la laguna de Tamiahua, Veracruz. II Con. Nal. Oceanografía. Ensenada. B.C. México. Marzo 15-18

Sánchez, A., C. Rosas; J. R. Latournerié y S. Espina. 1984. Influencia de diferentes regímenes de temperatura sobre la asimilación, conversión alimenticia y eficiencia de crecimiento de la tilapia roja (*Sarotherodon mossambicus*). *Rev. Lat. Acui.* 22: 15-36.

Sarviro, V.S. 1981. Calculation of the net effectiveness of somatic growth in crustaceans as exemplified by *Gammarus lacustris*. *Hydrobiol. J.* 1(1):21-26.

Schulte, P.M; H.C. Glemet; A.A. Fiebig and D.A. Powers. 2000. Adaptive variation in lactate dehydrogenase-B gene expression: Role of a stress-responsive regulatory element. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 97: 6597 – 6602.

Schoffeniels, E. and R. Gilles. 1970. Osmoregulation in Aquatic Arthropods. In: Florkin, M and B.T. Scheer. (Eds). **CHEMICAL ZOOLOGY**. Vol V. Part. A. Academic Press. New York. p: 255-286.

Seddon, W. L. and C.L. Prosser. 1997. Seasonal variation in the temperature acclimation response of channel catfish, *Ictalurus punctatus*. *Physiol. Zool.* 70: 33 – 44.

Segal, E. 1967. Physiological responses of estuarine animals from different latitudes. In: G.F. Lauff. (Ed). **ESTUARIES**. Am. Assoc. Advanc. Sci. Publ. No. 83. Washington, D.C.

Shaw, J. 1959a. Salt and water balance in the east African fresh water crab *Potamon niloticus* (Milne Edwards). *J. Exp. Biol.* 36:157-176.

Shaw, J. 1959b. The absorption of sodium ions by the crayfish *Astacus pallipes* (Lereboullet): The effect of external and internal sodium concentrations. *J. Exp. Biol.* 36:126-144.

- Shaw, J. 1961. Sodium balance in *Eriocheir sinensis* (Milne Edwards). The adaptation of crustacean to fresh water. J. Exp. Biol. 38:153-162.
- Shewbart, K.L., W. Mies and P. Ludwing. 1972. Identification and quantitative analysis of the aminoacids present in protein of the brown shrimp *Penaeus aztecus*. Marine Biology. 16: 64-67.
- Sidell, B.D. 1977. Turnover of cytochrome "c" in skeletal muscle of green sunfish (*Lepomis cyanellus*, R.) during thermal acclimation. J. Exp. Zool. 199: 233 – 250.
- Smith, L.L., P.G. Lee, A.L. Lawrence and K. Strawn. 1985. Growth and digestibility by three sizes of *Penaeus vannamei* Boone: Effects of dietary protein level and protein source. Aquaculture. 46:85-96.
- Somero, G.N. 1995. Proteins and temperature. Ann. Rev. Physiol. 57: 43 – 68.
- Somero, G.N. 1997. Temperature relationships: from molecules to biogeography. **HANDBOOK OF PHYSIOLOGY**. Section 13. **COMPARATIVE PHYSIOLOGY**. Vol. II. p: 1391 -1444. Edited by W.H. Dantzler. Oxford University Press.
- Somero, G.N. 2000. Thermal physiology and vertical zonation of intertidal animals: optima, limits, and costs of living. Integr. Comp. Biol. 42: 780 – 789.
- Sommer, A; Klein, B; and H.O. Pörtner. 1997. Temperature induced anaerobiosis in two populations of the polychaete worm *Arenicola marina* (L.) J. Comp. Physiol. B. 167: 25-35.
- Southwood, T.R.G. 1966. The estimation of productivity and construction of an energy budget. Chp. 14. In: **ECOLOGICAL METHODS**. Chapman & Hall. London. p: 354-372.
- Spaargaren, D.H. 1975. On the salinity-induced changes in the organic solute composition of the shore crab. Netherland Journal of Sea Research. 9(1):121-127.
- Spaargaren, D.H; P. Richard and H.J. Ceccaldi. 1982. Excretion of nitrogenous products by *Penaeus japonicus* (Bate) in relation to environmental osmotic conditions. Comp. Biochem. Physiol. Vol 72A(4):673-678.
- Stephenson, M.J. and A.W. Knight. 1980. Growth, respiration and caloric content of larvae of the prawn *Macrobrachium rosenbergii*. Comp. Biochem. Physiol. 66a:385-391.
- Stevens, B.G.M; D.A. Armstrong and R. Cusimano. 1982. Feeding habits of the dungeness crab *Cancer magister* as determined by the index of relative importance. Mar. Biol. 72: 135-145.
- Stillman, J.H. and G.N. Somero. 1996. Adaptation to temperature stress and aerial exposure in congeneric species of intertidal porcelain crabs (genus *Petrolisthes*): correlation of physiology, biochemistry and morphology with vertical distribution. J. Exp. Biol. 199: 1845 – 1855.
- Stillman, J.H. and G.N. Somero. 2000. A comparative analysis of the upper thermal tolerance limits of east Pacific porcelain crabs (genus *Petrolisthes*): influences of latitude, vertical zonation, acclimation and phylogeny. Physiol. Biochem. Zool. 73: 200 – 208.
- Sunden, S.L.F. 1991. Population structures, evolutionary relationships and genetic effects of domestication in American penaeid shrimp. Ph.D. Thesis. Texas A&M University.
- Szaniawska, A. 1980. Oxygen consumption in *Crangon crangon* L. (Crustacea, Natantia) in dependence on temperature and body weight. Pol. Arch. Hydrobiol. 27(3):365-375.

Tomanek, L. and G.N. Somero. 1999. Evolutionary and acclimation-induced variation in the heat shock responses of congeneric marine snails (genus *Tegula*) from different thermal habitats: Implications for limits of thermotolerance and biogeography. *J. exp. Biol.* 202: 2925 – 2936.

Towle, D.W; G. Palmer and J. Harris III. 1976. Role of gill Na-K-dependent ATPase in acclimation of blue crab (*Callinectes sapidus*) to low salinity. *J. Exp. Zool.* 196(3):315-321.

Van Dijk, P.L.M; Tesch, C; Hardewig, I and H.O. Pörtner. 1999. Physiological disturbances at critically high temperatures: a comparison between stenothermal Antarctic and eurythermal temperate eelpouts (Zoarcidae). *Journal of Experimental Biology.* 202: 3611 – 3621.

Vanegas - Pérez, R.C. 1988. Preferendum final de temperatura y tolerancia térmica del camarón café *Penaeus aztecus*, Ives. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, UNAM. 51p.

Venkataramiah, A., G.J. Lakshmi and G.Gunter. 1973. The effects of salinity and feeding levels on the growth rate and food conversion efficiency of the shrimp *Penaeus aztecus*. Proc. 3rd. A Wkshop. Wld. Maric. Soc. St. Petersburg Fla. p: 267-286.

Venkataramiah, A., G.J. Lakshmi and G.Gunter. 1974. A review of effects of salinity and temperature on the comercial shrimp *Penaeus aztecus* Ives with special regards to survival limits, growth, oxygen consumption and ionic regulation. U.S. Army Corps. Engrs. Waterways. Exp. Stn. Vicksburg Mississippi. Contract. Rep. H-74-2. 134pp.

Venkataramiah, A., G.J. Lakshmi and G.Gunter. 1975a. A review of the effects of some environmental and nutritional factors on brown shrimp, *Penaeus aztecus* Ives in laboratory cultures. 10th Europ. Symp. Mar. Biol. Belgium. 1: 523-547.

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

Vernberg, F.J. 1959. Studies of the physiological variation between tropical and temperate zone fiddler crabs of genus *Uca*. II. Oxygen consumption and whole organisms. *Biol. Bull.* 117: 163-184.

Vernberg, F.J. 1962. Comparative physiology: Latitudinal effects on physiological properties of animal populations. In: Hall, V.E. (Ed). *Am. Rev. Physiol.* Vol 24:517-546.

Vernberg, F.J. 1967. Some future problems in the physiological ecology of estuarine animals. In: G.F. Lauff. (Ed). **ESTUARIES**. Am. Assoc. Advanc. Sci. Publ. No. 83. Washington. D.C.

Vernberg, F.J. 1981. Comparative studies of tropical and temperate zone coastal systems. *Bull. Mar. Sci.* 31(3):801-808.

Vidal Zepeda, R. 2005. **LAS REGIONES CLIMÁTICAS DE MÉXICO**. I.2.2. Instituto de Geografía, UNAM. 213pp.

Vincent- Marique, C. and R. Gilles. 1970a. Changes in the aminoacid concentration in blood and muscle of *Eriocheir sinensis* during hypoosmotic stress. *Life Sci.* 9(1):509-512.

Vincent- Marique, C. and R. Gilles. 1970b. Modification of the aminoacid pool in blood and muscle of *Eriocheir sinensis* during osmotic stress. *Comp. Biochem. Physiol.* 35:479-485.

- Von Oertzen, J.A. 1983. Seasonal respiration changes in *Pomatoschistus microps* and *Palaemon adspersus*: An experimental simulation. *Mar. Biol.* 74:95-99.
- Warren, C.E. and G.E. Davis. 1967. Laboratory studies on the feeding, bioenergetics and growth of fish. In: S.D. Gerking. (Ed). **THE BIOLOGICAL BASIS OF FRESHWATER FISH PRODUCTION**. Oxford and Edinburg.
- Warwick, R.M; I.R. Joint and P.J. Radford. 1977. Secondary production of the benthos in an estuarine environment. In: Jefferies and Davy (Eds). **ECOLOGICAL PROCESSES IN COASTAL ENVIRONMENTS**. p:429-450.
- Weber, R.E. and W.J.A. Van Marvewijk. 1972. Free aminoacids and isosmotic intracellular regulation in the shrimp *Crangon crangon*. *Life Sciences*. 11:589-595.
- Wengert, M.W. Jr. 1972. Dynamics of the brown shrimp *Penaeus aztecus* (Ives, 1891), in the estuarine area of marsh island, Louisiana in 1971. M.S. Thesis. Louisiana State Univ. Baton Rouge. Louisiana. USA. 94pp.
- Wickman, D.A. and F.C. Minkler, III. 1975. Laboratory observations on daily patterns of burrowing and locomotor activity of pink shrimp, *Penaeus duorarum*, brown shrimp, *Penaeus aztecus* and white shrimp, *Penaeus setiferus*. *Contr. Mar. Sci.* 19:21-35.
- Wiegert, R.G. 1968. Thermodynamic considerations in animal nutrition. *Am. Zool.* 8(1): 71-81.
- Wiesepape, L.M; D.V. Aldrich and K. Strawn. 1972. Effects of temperature and salinity on the thermal death in postlarval brown shrimp *Penaeus aztecus*. *Physiol. Zool.* 45(1): 22 -33
- Wilcox, R. and H.P. Jeffries. 1974. Feeding habits of the sand shrimp *Crangon septemspinosa*. *Biol. Bull.* 17(309):11-19.
- Williams, A. B. 1955. A contribution to the life histories of commercial shrimps (Penaeidae) in North Carolina. *Bull. Mar. Sci. Gulf. Caribb.* 5(2):117-146.
- Williams, A.B. 1960. The influence of temperature on osmotic regulation in two species of estuarine shrimps (*Penaeus*). *Biol. Bull.* 119(3):560-571.
- Winberg, G.G. 1970. Energy flow in aquatic ecological systems. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 17(30):11-19.
- Wohlschlag, D.E., J.N. Cameron and J.J. Cech, Jr. 1968. Seasonal changes in the respiratory metabolism of the pinkfish (*Lagodon rhomboids*). *Contr. Mar. Sci.* 13:89-104.
- Yañez-Arancibia, A. 1986. **ECOLOGIA DE LA ZONA COSTERA**. AGT. Ed. México.
- Yañez- Arancibia, A. and J. W. Day. 2004. Environmental sub – regions in the Gulf of México coastal zone: the ecosystem approach as an integrated management tool. *Ocean and Coastal Management.* 47: 727 -757.
- Zamer, W.E. and J.M. Shick. 1987. Physiological energetics of the intertidal sea anemone *Anthopleura elegantissima*. *Mar. Biol.* 93:481-491.
- Zar, J.H. 1974. **BIOSTATISTICAL ANALYSIS**. Prentice Hall. Englewood Cliffs. N.J. 620pp.
- Zein-Eldin, Z.P. and G.W. Griffith. 1966. The effect of temperature upon the growth of laboratory-held postlarval *Penaeus aztecus*. *Biol. Bull.* 131(1):186-196.

Zein-Eldin, Z.P. and G.W. Griffith. 1968. An appraisal of the effects of salinity and temperature on growth and survival of postlarval penaeids. *FAO. Fish. Rep.* 57(3):1015-1026.

Zhirmunsky, A. V. 1959. The thermostability of actinias and their ciliated epithelium in natural conditions and in experimentally changed environmental temperatures. *Tsitologiya.* 1: 270 -276. (In Russian).

ANEXOS.

Tabla 16.1. Parámetros físico-químicos de la zona sur de la laguna de Tamiahua, Ver. en las diferentes visitas de campo. (Media \pm IC 95%).

EPOCA	MES	T°C	ups	pH	O ₂ (mg/l)
I Fría	Enero I	20	26		
	Enero II	20	34		
	Marzo I	20	28		
	Marzo II	25	30		
	Abril	25.6 \pm 1.6	34.4 \pm 0.7	8.0 \pm 0.3	6.0 \pm 0.9
	Diciembre	24.6 \pm 0.9	30.1 \pm 1.2	7.8 \pm 0.2	6.5 \pm 0.6
II Cálida	Mayo	30	36		
	Julio I	30.7 \pm 0.7	30.9 \pm 1.6	8.9 \pm 0.1	4.5 \pm 0.7
	Julio II	30	26		
	Septiembre	28.8 \pm 0.6	12.9 \pm 3.6	7.4 \pm 0.1	5.5 \pm 0.5
	Octubre	28	34		

Tabla 16.2. Características de las colectas de camarones juveniles realizadas en esta investigación. Localidad zona sur de la laguna de Tamiahua, Ver.

EPOCA	MES	Hembras	Machos	Total	Relac. Sexos	ups	T °C	P.H.(g) IC 95%
I Fría	Enero	9	8	17	1:0.9	26	20	(5.91,10.19)
	Marzo	19	26	45	1:1.4	30	20	(5.59,6.66)
	Abril	127	94	221	1:0.7	34	25	(5.80,6.52)
	Diciembre	78	64	142	1:0.8	30	25	(3.89,4.41)
II Cálida	Mayo	24	19	43	1:0.8	36	30	(3.53,3.97)
	Julio I	57	30	87	1:0.5	22	30	(3.49,3.90)
	Julio II	87	79	166	1:0.9	26	30	(3.94,4.34)
	Octubre	18	10	28	1:0.6	30	28	(1.96,2.30)

Tabla 16.3. Relaciones alométricas de *P. aztecus* en estado juvenil.

EPOCA	MES	RELACION	B₀	β	r²
I Fría	Enero	PS-PH	0.343	0.243	1.0
		PH-LT	0.035	2.852	1.0
		LCT-LT	-0.163	0.318	1.0
	Marzo	PS-PH	0.174	0.252	0.96
		PH-LT	0.035	2.852	0.92
		LCT-LT	-0.164	0.318	0.59
	Diciembre	PS-PH	-0.027	0.234	0.99
		PH-LT	0.009	3.473	0.99
		LCT-LT	0.366	0.285	0.96
II Cálida	Julio I	PS-PH	0.441	0.161	0.88
		PH-LT	0.018	2.972	0.86
		LCT-LT	0.031	0.313	0.94
	Julio II	PS-PH	-0.110	0.262	0.99
		PH-LT	0.025	2.785	0.96
		LCT-LT	-0.411	0.367	0.95
	Octubre	PS-PH	-0.019	0.220	0.90
		PH-LT	0.018	2.973	1.0
		LCT-LT	0.029	0.313	1.0

Relaciones alométricas con las medidas morfométricas de los camarones capturados en cada salida. r^2 es el coeficiente de determinación del ajuste. β_0 para la relación **PH-LT**, es ya el coeficiente que multiplica al Peso, según la ecuación $\text{PH} = \beta_0 \text{LT}^\beta$