RESUMEN de la Tesis de Benjamín Barón Sevilla presentada como requisito parcial para la obtención del grado de **MAESTRO EN CIENCIAS** en **OCEANOLOGIA** con opción en **ECOLOGIA MARINA.** Ensenada, Baja California, México. Septiembre de 1993.

BIOENERGETICA DE *Procambarus clarkii* (GIRARD) (DECAPODA: CAMBARIDAE)

Resumen aprobado por:

Dr. Fernando Díaz Herrera.
Director de tesis.

Se utilizaron los métodos desarrollados en la bioenergética para evaluar los componentes del presupuesto energético de *Procambarus clarkii*, alimentado con dietas formuladas con cuatro niveles de proteína (20, 25, 30 y 35%), con un contenido isocalórico y una proporción lípidos carbohidratos 1:4. Se midieron los parámetros de la ecuación del balance energético y se obtuvo que la especie consumió de 38.45 a 49.15 $J \cdot h^{-1} \cdot g^{-1}$ p.s., de esta energía excretó como heces entre 2.84 y 3.85 $J \cdot h^{-1} \cdot g^{-1}$ p.s. y como amonio entre 0.89 y 1.45 $J \cdot h^{-1} \cdot g^{-1}$ p.s.; canalizó a metabolismo de rutina de 2.14 a 4.47 $J \cdot h^{-1} \cdot g^{-1}$ p.s. y al Efecto Dinámico Específico entre 0.65 y 1.45. El campo de crecimiento comprendió entre el 75.42 y 85.03% de la energía obtenida del alimento consumido y significó entre 29.0 y 40.82 $J \cdot h^{-1} \cdot g^{-1}$ p.s. Se calculó la eficiencia de asimilación, resultando de 56.53 a 62.21%. Las eficiencias de crecimiento bruto y neto tuvieron un intervalo de 75.42 a 85.03% para el K_1 y de 83.82 a 92.11% para el K_2.

Se encontró que las mejores dietas correspondieron a los tratamientos de 25 y 30% de proteína, ya que los costos metabólicos en respiración fueron los más bajos y promovieron que una mayor cantidad de la energía del alimento se canalizara para el campo de crecimiento de *Procambarus clarkii*.

Se discuten los resultados de los parámetros de la ecuación del balance energético encontrados en este trabajo y se comparan con los observados por otros autores para ésta y otras especies. También se analizan los resultados para el campo de crecimiento y los incrementos en peso y energía para los acociles expuestos a las condiciones experimentales.

Se remarca la importancia de los estudios bioenergéticos, por que permiten describir, explicar y predecir el estado fisiológico de los organismos, por lo que se propone que este tipo de estudios sean utilizados como una guía para determinar la factibilidad del cultivo de especies de importancia económica en México.

TESIS DEFENDIDA POR: **BENJAMIN BARON SEVILLA**

Y APROBADA POR EL SIGUIENTE COMITE:

DR. FERNANDO DIAZ HERRERA.- Director del Comité

DR. LUIS FERNANDO BÜCKLE RAMIREZ.- Miembro de Comité

DR. DOMENICO VOLTOLINA LOBINA.- Miembro del Comité

DR. J. FELIX AGUILAR VALDEZ.- Miembro del Comité

DR. MARCIAL LEONARDO LIZARRAGA PARTIDA.- Jefe Depto. Ecología

DR. LUIS EDUARDO CALDERON AGUILERA.- Director de Estudios de Posgrado

14 DE OCTUBRE DE 1993

CICESE

CICESE ACUICULTURA

CENTRO DE INVESTIGACION CIENTIFICA Y DE
EDUCACION SUPERIOR DE ENSENADA

DIVISION DE OCEANOLOGIA

DEPARTAMENTO DE ACUICULTURA

BIOENERGETICA DE *Procambarus clarkii* (GIRARD) (DECAPODA: CAMBARIDAE)

TESIS

que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para
obtener el grado de MAESTRO EN CIENCIAS presenta:

BENJAMIN BARON SEVILLA

Ensenada, Baja California, Octubre de 1993.

DEDICATORIA.

Quiero dedicar este trabajo a Diana mi querida esposa y a mis hijos María Fernanda y Benjamín, ya que, aunque para mi representa una faceta más de mi superación, para ellos además, a significado una serie de cambios y sacrificios, por lo que son ellos en buena medida, constructores de lo que hoy he logrado

Con amor

Benjamín

AGRADECIMIENTOS.

Deseo expresar mi mas amplio agradecimiento al Dr. Fernando Díaz Herrera, por haber fungido como mi director de tesis y por haberme orientado e impulsado en todo momento durante la realización de este trabajo.

Agradezco al Dr. Luis Fernando Bückle Ramírez sus valiosas recomendaciones y críticas, que contribuyeron para la culminación de este trabajo.

A los miembros de mi comité de tesis: Dr. Domenico Voltolina Lobina y J. Felix Aguilar Valdez por sus criticas y recomendaciones.

A mis maestros, por sus valiosas enseñanzas.

A mis compañeros y amigos por su apoyo y comprensión en todo momento, muy especialmente a Miguel Angel Cervantes Franco y Arnulfo Hernández Díaz.

A las autoridades el CIIDIR-IPN-Oaxaca y del IPN, que en su momento me otorgaron el privilegio de realizar estos estudios.

Al CONACYT por haberme distingido con una beca.

A todos aquellos que de una u otra manera contribuyeron para la culminación de este proyecto de superación.

CONTENIDO.

Página

I INTRODUCCION 1

II MATERIALES Y METODOS 6

III RESULTADOS 17

IV DISCUSION 30

V CONCLUSIONES 39

LITERATURA CITADA 41

LISTA DE FIGURAS

Figura		Página
1	Sistema de acuarios para medir el consumo de alimento y la producción de heces. Los números 20, 25, 30 y 35 corresponden al porcentaje de proteína en la dieta, así como a la distribución de los tratamientos y sus repeticiones.	8
2	Esquema del respirómetro semiabierto, que consta de 21 cámaras respirométricas de 2800 ml (a = cámara respirométrica; b = dispositivo para extracción de muestras; c = motobomba; d = válvula con control de flotador)	12
3	Eficiencia de asimilación U^{-1}, de *Procambarus clarkii*, alimentado con dietas de 20, 25, 30 y 35% de contenido de proteína.	25
4	Eficiencia de crecimiento bruta (K_1) y neta (K_2) de *Procambarus clarkii*, alimentado con dietas de 20, 25, 30 y 35% de contenido de proteína.	27
5	Distribución porcentual de la energía obtenida del alimento consumido, para *Procambarus clarkii*, alimentado con cuatro dietas.	29

LISTA DE TABLAS

Tabla		Página
I	Análisis proximal de los alimentos utilizados en los tratamientos.	9
II	Distribución al azar de los tratamientos en el sistema de experimentación.	10
III	Peso promedio inicial (húmedo y seco), por tratamiento y repetición, para los lotes de *Procambarus clarkii* utilizados en el experimento (en paréntesis aparece la desviación estandar).	15
IV	Energía extraida del alimento consumido (C) por *Procambarus clarkii*, y su distribución en producción de heces (F), metabolismo de rutina (R), efecto dinámico específico (E.D.E.) y producción de amoniaco (U), expresada como $J \cdot h^{-1} \cdot g^{-1}$ p. s. por tratamiento (en paréntesis aparece la desviación estandar).	20
V	Campo de crecimiento (P) y asimilación (A) = C - F, de *Procambarus clarkii*, calculados como $J \cdot h^{-1} \cdot g^{-1}$ p. s. y como porcentaje de la energía extraida del alimento consumido.	22
VI	Peso inicial y final promedio (húmedo y seco), por tratamiento, para los lotes de *Procambarus clarkii* utilizados en el experimento (entre paréntesis aparece la desviación estandar).	23
VII	Contenido de energía promedio de los acociles sometidos a los cuatro tratamientos durante un período de 30 días.	24
VIII	Eficiencia de asimilación (U^{-1}), eficiencia bruta (K_1) y neta de crecimiento (K_2) de *Procambarus clarkii* alimentado con dietas de 20, 25, 30 y 35% de contenido de proteína.	28

BIOENERGETICA DE *Procambarus clarkii* (GIRARD)

(DECAPODA: CAMBARIDAE)

I INTRODUCCION

El cultivo de los crustáceos es una actividad que en años recientes ha adquirido una gran importancia en nuestro país, principalmente en lo que se refiere al camarón y langostino. Sin embargo, existen especies potencialmente importantes para la acuicultura nacional, como es el caso de los cambaridos (Huner y Barr, 1984) .

Este grupo de acociles dulceacuícolas está representado practicamente en todos los continentes; sin embargo, su distribución se restringe en el hemisferio norte a una franja comprendida entre los 15 a 60° de latitud norte. En América del Sur se distribuyen a partir de los 30° de latitud sur desde Argentina y Chile. En el sur de Asia y Africa, solo se encuentran en Madagascar, Australia, Tasmania y Victoria (Villalobos, 1983).

Para México, Villalobos (1983), reporta la existencia de 37 a 40 especies de acociles, las cuales habitan en gran parte de las corrientes y lagos de la vertiente atlántica de Guatemala, México, Cuba y los Estados Unidos de America. No obstante que el trabajo realizado por Villalobos (1983), no incluyó la vertiente del Pacífico, este autor propone que, debido a las condiciones climáticas de esta región, la presencia de acociles debe ser relativamente escasa comparada con la del Atlántico.

Entre las especies de cambáridos de importancia económica, destaca *Procambarus clarkii*, ya que actualmente se cultiva y explota a nivel comercial en el estado de Louisiana, E. U. A. Recientemente, se ha dirigido la atención al desarrollo de la acuicultura de esta especie en Baja California (Cordero-Esquivel y Voltolina, 1990; Espina *et al.*, 1993).

Procambarus clarkii se distribuye de manera natural en México en los estados de Nuevo León, Chihuahua y Coahuila, y ha sido introducido con éxito en Sonora, su presencia en Baja California probablemente se debe a su introducción en el estado de California, E. U. A. (Huner y Barr, 1984; Campos y Rodríguez-Almaraz, 1992).

Uno de los factores que tienen una importancia preponderante en los sistemas de cultivo es la alimentación; a este respecto, lo que se espera es que la ración suministrada con un contenido calórico adecuado, sea transformada eficientemente en biomasa (Nelson y Knight, 1977). Sin embargo, no basta que el contenido calórico de una dieta sea alto, también son importantes las proporciones en que están presentes las proteínas, lípidos, carbohidratos y algunas sustancias esenciales como vitaminas y minerales (Lochmann, *et al.*, 1992). Los procesos digestivos fragmentan las moléculas ingeridas en compuestos más simples, que pasan a través de las paredes intestinales y son distribuidos a todo el organismo por los sistemas circulatorio y linfático. La energía así generada como producto de la oxidación de estos compuestos tiene diferentes destinos, metabolismo o crecimiento (Klekowski y Duncan, 1975).

En el campo de la bioenergética, se han desarrollado una serie de métodos para estudiar los sistemas biológicos, que permiten cuantificar la distribución y transferencia de la energía entre los diferentes compartimientos del sistema analizado (Klekowski y Duncan, 1975).

Lindeman (1942) propuso el estudio de los ecosistemas acuáticos en términos de transferencia de energía entre sus componentes y Fry (1947) extendió este concepto al estudio de la utilización calórica y de la partición de la energía en organismos acuáticos. Ivlev (1939) y Winberg (1956), desarrollaron teóricamente los conceptos de eficiencia relacionados con la ingestión de alimentos. Posteriormente, Warren y Davis (1967), aplicaron el concepto de campo de crecimiento mencionado por Fry (1947) a los estudios de crecimiento, definiendolo como la diferencia entre las calorias asimiladas y las utilizadas en procesos diferentes al crecimiento, tales como excreción y metabolismo respiratorio (Nelson y Knight, 1977).

La ecuación del balance energético integra todos estos factores en la expresión: C = P + R + U + F + E.D.E; donde C = es la energía consumida; P = es la energía canalizada a producción o crecimiento (somático o gonádico); R = energía utilizada en respiración; U = la energía usada en la producción de desechos nitrogenados; F = energía derivada a la producción de heces y E.D.E. = efecto dinámico específico o el incremento de la energía debido a la ingestión, asimilación, transporte, tratamiento bioquímico e incorporación del alimento (Klekowski y Duncan, 1975).

El estudio del balance energético ha sido aplicado en moluscos (Todd y Havenhand, 1988; Dame, 1972; y Peck *et al.* 1987), peces (Warren y Davis, 1967; Webb, 1978; Brett y Groves, 1979) y crustáceos (Breteler, 1975; Nelson y Knigth, 1977; Clifford y Brick, 1979; Zuñiga-Romero, 1983; Sanguanruang, 1988; Paul y Fuji, 1989; Kurmaly *et al.*, 1989; Villarreal, 1991; Díaz-Herrera *et al.*, 1992 y Rosas *et al.*, 1993).

El campo de crecimiento y su relación con la alimentación y las características de la dieta ha sido poco investigada para el caso de los langostinos (Forster y Gabbott, 1971; Fair *et al.*, 1980; Newman *et al.*, 1982; Clifford y Brick, 1983), camarones (Udayakumara y Ponniah, 1988), y especialmente para el grupo de los acociles, de los cuales, debido a la importancia económica que tienen, actualmente se conocen algunos de sus requerimientos nutricionales (Moshiri y Goldman, 1969; Huner *et al.*, 1974; Huner y Meyers, 1979; Wiernicki, 1984; Hubbard *et al.*, 1986; Lochmann *et al.*, 1992; Ackefors *et al.*, 1992; Celada *et al.*, 1989; Cordero-Esquivel y Voltolina, 1990).

Los crustáceos representan un grupo único de organismos para los estudios de ecología energética, porque ocupan una amplia variedad de hábitat, que va desde las profundidades del oceano hasta los lagos y corrientes de grandes altitudes (Vernberg, 1987). Sin embargo, la importancia económica que estos organismos tienen, justifica ampliamente su estudio. De aquí que muchas investigaciones en los crustáceos se refieran a especies de interes comercial como el camarón (Kurmaly *et al.*, 1989; Zuñiga-Romero,

1983), la langosta (Logan y Epifanio, 1978), el langostino (Forster y Gabbott, 1971; Fair *et al.*, 1980; Díaz-Herrera *et al.*, 1992) y los acociles (Sanguanruang, 1988; Cordero-Esquivel y Voltolina, 1990; Villareal, 1991).

El presente proyecto de tesis tuvo como objetivo medir como se distribuye la energía que *Procambarus clarkii* obtiene a partir de dietas con cuatro niveles de proteína 20, 25 30 y 35%, mediante la utilización del balance energético, la eficiencia de asimilación (U^{-1}), la eficiencia de utilización de la energía consumida (K_1) y asimilada (K_2) destinada al crecimiento de los organismos.

II MATERIALES Y METODOS

Los ejemplares de *Procambarus clarkii* se recolectaron en la presa ubicada en La Misión, Baja California (31° 48' Lat. N y 116° 37' Long. W), se transportaron en cajas aislantes con agua del medio y trozos de vegetación hasta el laboratorio, en donde se colocaron en estanques de fibra de vidrio de 500 l para aclimatarlos durante 15 días a la temperatura preferida de 23.4°C (Espina *et al.*, 1993). Los organismos fueron alimentados diariamente durante este período, con una dieta que contenía 35% de proteína, y con raciones diarias equivalentes al 3% de su peso húmedo corporal.

Transcurrido el tiempo de aclimatación, se seleccionaron 144 individuos con un intervalo de peso húmedo de 10 a 16 g, con un promedio de 13.42 ± 0.49 g. La muestra estuvo formada por 77 hembras, 30 machos tipo I (presencia de un gancho copulador en el segundo y tercer par de pereiópodos) y 37 machos tipo II (sin gancho copulador), todos en estado de intermuda. Los organismos se distribuyeron al azar en lotes de 12 animales y se colocaron en 12 acuarios de 25 l, contenidos en un estanque rectangular.

Cuando los organismos se colocaron en un gradiente térmico durante un ciclo de 24 h, seleccionaron diferentes temperaturas: durante el día 24°C y durante la noche 26°C (Bückle, *et al.*, 1993), esta fluctuación se mantuvo durante el período experimental con un calentador sumergible de 1000 W (±0.01°C), el fotoperiodo se controló a 12 h luz-12 h obscuridad,

con un período de transición entre ambos de 30 minutos. Los parámetros fisicoquímicos del agua fueron: pH de 7.9 ± 0.08 (potenciómetro ORION modelo SA 230); O_2 disuelto de 7.8 ± 0.12 $mg \cdot l^{-1}$ (Oxímetro YSI, modelo 57, provisto de un sensor polarográfico); dureza de 670 $mg \cdot l^{-1}$ como $CaCO_3$ (APHA, 1985); alcalinidad de 137 $mg \cdot l^{-1}$ como $CaCO_3$ (ORION, 700010). El sistema de acuarios se mantuvo con una tasa de recambio de agua de 1.3 $l \cdot hr^{-1}$ ± 0.6 (Fig. 1).

Los tratamientos consistieron en cuatro dietas con 20, 25, 30 y 35% de proteína; una proporción 1:4 lípidos-carbohidratos y un contenido similar de energía (Tabla I). Cada una de ellas se suministró a tres lotes de organismos, predeterminados en forma aleatoria (Tabla II). Cada lote recibió diariamente la dieta correspondiente durante 30 días, en una cantidad equivalente al 3% del peso húmedo corporal.

Para llevar a cabo la medición de los parámetros de la ecuación del balance energético C = P + R + F + U + E.D.E. (Klekowsky y Duncan, 1975), se empleó la siguiente metodología.

Las dietas suministradas permanecieron durante dos horas en los acuarios. Al finalizar este tiempo, el alimento no consumido se recolectó con un sifón, en cuyo extremo se colocó una malla de 140 µm, el alimento consumido (C), se calculó como la diferencia entre el suministrado y el remanente. Las heces producidas durante 24 horas (F), se recolectaron antes de suministrar la siguiente ración de alimento, siguiendo el procedimiento descrito anteriormente. El material recolectado se secó a peso constante en una estufa PRECISION MODELO 28, y su contenido calórico se

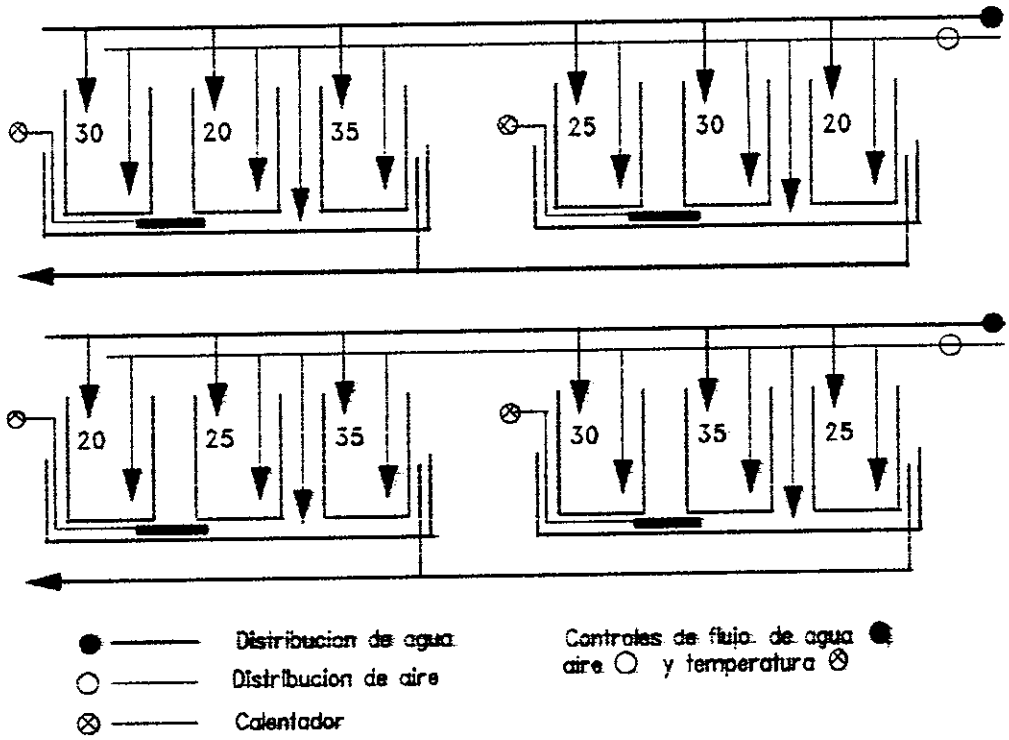

Figura 1. Sistema de acuarios para medir el consumo de alimento y la producción de heces. Los números 20, 25, 30 y 35 corresponden al porcentaje de proteína en la dieta, así como a la distribución de los tratamientos y sus repeticiones.

Tabla I. Análisis proximal de los alimentos utilizados en los tratamientos.

PROTEINAS %	20	25	30	35
LIPIDOS %	11.2	10.0	9.0	8.0
CARBOHIDRATOS %	44.0	40.0	36.4	32.0
CENIZAS %	6.6	7.6	4.5	4.5
FIBRA CRUDA %	6.5	7.6	7.8	7.8
HUMEDAD %	5.3	5.6	6	7.2
ENERGIA (KJ/g)	4.3	4.3	4.3	4.3
RAZON PROTEINAS/ENERGIA (mg/Kj)	46.51	58.14	69.76	81.40

Tabla II. Distribución al azar de los tratamientos en el sistema de experimentación.

ESTANQUES	ACUARIOS		
	1	2	3
1	25	35	30
2	35	25	20
3	20	30	25
4	35	20	30

midió en un calorímetro semimicro Parr 1425, calibrado con ácido benzoico. Los organismos que mudaron durante el experimento, se colocaron en jaulas de plástico, dentro del mismo acuario, para que se endureciera el exoesqueleto (aproximadamente tres días).

Para medir el consumo de oxígeno (R), la excreción de amoniaco (U) y el E.D.E. para los cuatro tratamientos, se utilizó un respirómetro semiabierto (Fig. 2).

Para medir el consumo de oxígeno (R), se colocaron organismos recién alimentados y mantenidos sin alimentar durante 48 horas, en estado de intermuda de manera individual en 20 cámaras respirométricas de 2800 ml, en un baño termorregulado, a una temperatura de 24°C durante el día y a 26°C durante la noche. Se permitió la circulación de agua a través de éstas durante dos horas para aclimatar a los animales a las cámaras y eliminar el efecto del estrés producido por la manipulación.

Transcurrido ese tiempo, se midió la concentración inicial de oxígeno disuelto (O_2) en cada cámara con un oxímetro YSI, modelo 57, provisto de un sensor polarográfico, en un dispositivo cerrado para evitar variaciones en el contenido de O_2. Posteriormente se cerraron las cámaras durante dos horas, al finalizar este período se tomó una muestra de agua para medir la concentración final de O_2. El consumo de oxígeno (R), se calculó como la diferencia entre el O_2 disuelto inicial y final.

La cámara 21 funcionó como control, por lo que permaneció sin organismo, para medir el consumo de O_2 de los microorganismos. El Efecto Dinámico

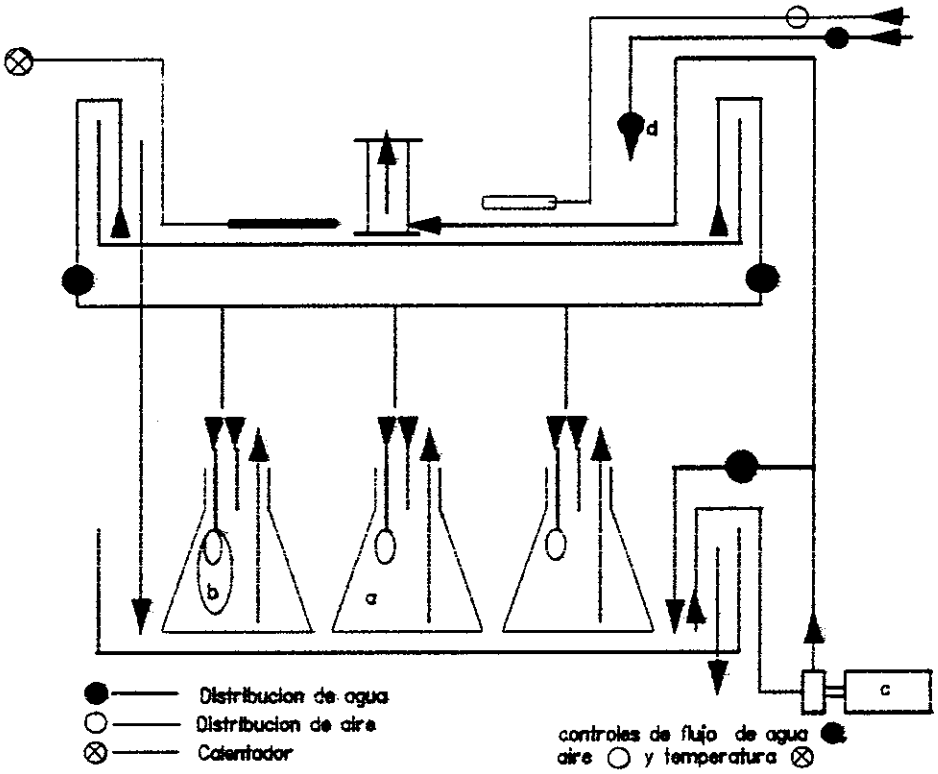

Figura 2. Esquema del respirómetro semiabierto, que consta de 21 cámaras respirométricas de 2800 ml (a = cámara respirométrica; b = dispositivo para extracción de muestras; c = motobomba; d = válvula con control de flotador)

Específico (E.D.E.), se calculó como la diferencia entre el O_2 consumido por los acociles recién alimentados y el consumo de oxígeno de los organismos mantenidos sin alimentar durante 48 horas.

La energía utilizada en la respiración (R) y en el (E.D.E.), se calculó con un equivalente oxicalorífico de 2.02×10^{-2} cal·mg^{-1} de oxígeno consumido (Brody, 1945) y fue transformado a J·mg^{-1} de O_2 con el factor de conversión de 4.1856 J = 1 cal (Gnaiger, 1983).

Las mediciones de amoniaco (U) se realizaron de manera simultánea a las de consumo de oxígeno y se hicieron con un electrodo de amoniaco ORION 95-10 conectado a un analizador de iones (ORION 901). La producción de amoniaco (NH_3), se calculó como la diferencia entre la concentración medida al final de las dos horas, menos la concentración inicial. La energía destinada a la producción de desechos nitrogenados se calculó con un equivalente nitrocalorífico de 7.73×10^{-3} J µg^{-1} de NH_3 (Logan y Epifanio, 1978).

Al concluir los experimentos de respirometría, se procedió a sacrificar a los acociles por inmersión en agua caliente durante 30 segundos y se midió su peso húmedo y seco, el contenido de cenizas y calórico de los organismos sometidos a cada condición experimental.

El campo de crecimiento (P), se calculó como:

$$P = C - (R + F + U + E.D.E.) \qquad (1)$$

La eficiencia de utilización de la energía consumida que es derivada a crecimiento K_1 y la eficiencia de utilización de la energía asimilada derivada a crecimiento K_2, se calcularon de acuerdo con las fórmulas propuestas por Klekowsky y Duncan (1975):

$$K_1 = P/C \times 100 = \text{campo de crecimiento/consumo} \quad (2)$$

$$K_2 = P/A \times 100 = \text{campo de crecimiento/asimilación} \quad (3)$$

La eficiencia de asimilación U^{-1}, se calculó mediante la ecuación propuesta por Conover (1966):

$$U^{-1} = (C'-F')/(1-F')C' \times 100 \quad (4)$$

El contenido de cenizas del alimento y de las heces se midió incinerando muestras de 1 g de peso seco a una temperatura de 500°C durante dos horas en una mufla LINDBERG MODELO 51894.

El peso seco libre de cenizas (o peso orgánico) del alimento y de las heces se calculó como la diferencia entre el peso seco del alimento o de las heces y su respectivo contenido de cenizas. Los valores C' y F' se obtuvieron como las razones entre el peso seco libre de cenizas y el peso seco del alimento y de las heces respectivamente.

Con los pesos húmedos y secos a peso constante de 31 organismos se ajustó una recta por el método de los mínimos cuadrados ($r^2 = 0.92$, $P < 0.0005$), mediante la ecuación resultante, se calcularon los valores de peso seco inicial para los organismos utilizados en el experimento (Tabla III).

Tabla III. **Peso promedio inicial (húmedo y seco), por tratamiento y repetición, para los lotes de *Procambarus clarkii* utilizados en el experimento (en paréntesis aparece la desviación estandar).**

ACUARIO	TRATAMIENTO	Peso húmedo g	Peso seco g
1-1	25	14.1 ± (1.7)	3.87 ± (0.21)
1-2	35	12.9 ± (1.2)	3.52 ± (0.06)
1-3	30	13.6 ± (1.2)	3.73 ± (0.06)
2-1	35	12.8 ± (1.3)	3.49 ± (0.09)
2-2	25	13.1 ± (1.8)	3.58 ± (0.24)
2-3	20	13.6 ± (1.6)	3.73 ± (0.18)
3-1	20	13.1 ± (1.8)	3.58 ± (0.24)
3-2	30	13.5 ± (1.4)	3.70 ± (0.12)
3-3	25	13.8 ± (1.6)	3.78 ± (0.18)
4-1	35	12.9 ± (1.7)	3.52 ± (0.21)
4-2	20	14.0 ± (1.0)	3.84 ± (0.002)
4-3	30	13.4 ± (1.5)	3.67 ± (0.15)

Siguiendo la técnica de cajas en paralelo, se aplicó el análisis exploratorio de datos (Tukey, 1977) a los resultados obtenidos para el consumo de alimento (C), la producción de heces (F), la respiración (R), la producción de amoniaco (U), y el efecto dinámico específico (E.D.E.). Posteriormente se utilizó un análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis (Zar, 1984), ya que los datos no tuvieron una distribución normal y se hicieron comparaciones múltiples con el fin de detectar las diferencias entre los tratamientos (Zar, 1984).

III RESULTADOS

La energía extraida del alimento consumido por dia (C) por *Procambarus clarkii*, tuvo una variación entre 40.17-64.46; 33.50-69.24; 30.27-56.74 y; 27.59-47.72 $J \cdot h^{-1} \cdot g^{-1}$ p. s., para acociles alimentados con las dietas de 20, 25, 30 y 35% de contenido de proteína respectivamente.

Los valores de (C) disminuyeron al incrementarse el contenido de proteína en la dieta (Tabla IV), y fueron diferentes entre sí ($P < 0.001$). Una prueba de comparaciones multiples por rangos evidenció que el consumo de alimento fue mayor con la dieta de 20% de contenido de proteína y difirió del obtenido para las dietas del 30% y 25%, entre las cuales no hubieron diferencias ($\alpha = 0.05$); el valor más bajo se obtuvo con la dieta del 35% de contenido de proteína, y fue significativamente diferente de los anteriores ($\alpha = 0.05$).

Al comparar la cantidad de alimento ingerido con respecto al contenido de energía corporal de los organismos, la tasa diaria de consumo de alimento representó el 1.0, 0.95, 0.96 y 0.97% del contenido de energía promedio de los organismos sometidos a los cuatro tratamientos, considerando un período de alimentación de 2 h con raciones equivalentes al 3% del peso húmedo del organismo.

La energía excretada como heces (F), varió durante los 30 dias del experimento entre 1.38-5.96; 1.54-11.33; 0.77-9.1; 1.96-11.45 $J \cdot h^{-1} \cdot g^{-1}$ p. s.,

para los cuatro tratamientos. La producción de heces se incrementó con el contenido de proteína en la dieta, desde 2.84 hasta 3.58 $J \cdot h^{-1} \cdot g^{-1}$ p. s. (Tabla IV) y se encontraron diferencias significativas entre los cuatro tratamientos ($P < 0.001$). Los valores de (F) para los acociles alimentados con las dietas de 25 y 30% de contenido de proteína son diferentes de aquellos a los que se les suministró 20 y 35%, y estos últimos difieren entre sí ($\alpha = 0.05$). Las heces representaron el 5.77, 7.68, 8.62 y 10.02% del alimento consumido para cada uno de los cuatro tratamientos.

La energía derivada al metabolismo respiratorio (R), medido en animales sin alimentar fue diferente entre los cuatro tratamientos ($P < 0.001$), y fue mayor (4.03 y 4.47 $J \cdot h^{-1} \cdot g^{-1}$ p. s.) para los organismos alimentados con las dietas con un contenido de proteína de 20 y 35% respectivamente, que las madidas con dietas de 25 y 30% (2.14 y 2.5 $J \cdot h^{-1} \cdot g^{-1}$ p. s.) (Tabla IV). Los consumos de O_2 de los acociles para los tratamientos de 20 y 35% resultaron iguales, pero diferentes de los consumos para 25 y 30%, que también son iguales entre sí ($\alpha = 0.05$). El consumo de oxígeno de los acociles correspondió al 8.2, 5.12, 6.03 y 11.62% de la energía extraida del alimento consumido para los cuatro tratamientos.

La energía derivada por los acociles al efecto dinámico específico fue significativamente diferente entre los cuatro tratamientos ($P = 0.0003$). La tendencia fue semejante a la observada para el consumo de oxígeno (Tabla IV). Los valores del (E.D.E.) para los organismos alimentados con 25 y 35% fueron 0.89 y 1.13 $J \cdot h^{-1} \cdot g^{-1}$ p. s. y resultaron semejantes entre sí, pero difieren de 1.45 y 0.65 $J \cdot h^{-1} \cdot g^{-1}$ p. s., observados para los sometidos a los

tratamientos con 20 y 30% de contenido de proteína, que a su vez fueron diferentes entre sí (α = 0.05). El incremento en el consumo de oxígeno de los acociles debido a la digestión del alimento (E.D.E.), correspondió al 35.73, 41.59, 26.0 y 25.27% para cada tratamiento respectivamente.

En todos los casos la energía excretada como amoniaco fue baja en comparación con los demas gastos energéticos ($U < 0.02\ J \cdot h^{-1} \cdot g^{-1}$ p. s.), y representó menos del 0.03% de la energía extraida del alimento consumido (Tabla IV). Los valores de 0.014 y 0.018 $J \cdot h^{-1} \cdot g^{-1}$ p. s., para los organismos alimentados con las dietas con 20 y 25% de contenido de proteína no fueron diferentes entre sí, pero difieren de 0.001 y 0.003 $J \cdot h^{-1} \cdot g^{-1}$ (p.s.), para los mantenidos con 30 y 35%, que a su vez no resultaron diferentes entre sí (α = 0.05).

Los valores calculados para el campo de crecimiento de *P. clarkii* (Tabla V), disminuyeron al incrementarse el porcentaje de proteína en la dieta, de 40.8 a 29.0 $J \cdot h^{-1} \cdot g^{-1}$ p. s.. Sin embargo, cuando se consideró como porcentaje del alimento consumido, el campo de crecimiento (P), representó el 85.03%, para los organismos alimentados con la dieta con 25% de proteína, que fue ligeramente mayor que los valores de 83.05 y 83.79% obtenidos para los alimentados con las dietas de 20 y 30%; con la dieta del 35% se obtuvo el valor más bajo, equivalente al 75.42%.

Los pesos finales después de 30 días de tratamiento no fueron significativamente diferentes, pero al comparar los incrementos se observó que la mayor ganancia en peso fue la de los organismos alimentados

Tabla IV. Energía extraida del alimento consumido (C) por *Procambarus clarkii*, y su distribución en producción de heces (F), metabolismo de rutina (R), efecto dinámico específico (E.D.E.) y producción de amoniaco (U), expresada como $J \cdot h^{-1} \cdot g^{-1}$ p. s. por tratamiento (en paréntesis aparece la desviación estandar).

TRATAMIENTOS (% PROTEINAS)	20	25	30	35
C	49.15 [a] ±(5.52)	41.82 [b] ±(5.23)	41.52 [b] ±(5.81)	38.45 [c] ±(4.63)
F	2.84 [a] ±(1.21)	3.21 [b] ±(2.03)	3.58 [b] ±(2.15)	3.85 [c] ±(1.73)
R	4.03 [a] ±(1.20)	2.14 [b] ±(0.60)	2.50 [b] ±(0.70)	4.47 [a] ±(1.54)
EDE	1.45 [a] ±(0.67)	0.89 [b] ±(0.29)	0.65 [b] ±(0.23)	1.13 [c] ±(0.80)
U	0.014 [a] ±(0.007)	0.018 [a] ±(0.028)	0.001 [b] ±(0.0001)	0.003 [b] ±(0.002)

Los valores en el mismo renglón seguidos por la misma letra no son diferentes (α=0.05)

con la dieta del 30% (0.51 g), mientras que los tratamientos del 20 y 25%, produjeron incrementos en peso de 0.40 y 0.19 g respectivamente (Tabla VI). El tratamiento con 35% dió como resultado un crecimiento negativo equivalente a -0.73 g; sin embargo, las diferencias entre los pesos promedio iniciales y finales no resultaron significativas ($t_{0.05}$).

Después de 30 días de tratamiento, el contenido de energía de los acociles resultó progresivamente menor (de 12.39 a 11.26 $KJ \cdot g^{-1}$), para las dietas con mayor contenido proteico (Tabla VII). Con respecto al valor inicial, se observó un incremento correspondiente al 17.9, 11.2, 11.2 y 7.2% para los organismos a los que se les suministraron los tratamientos del 20, 25, 30 y 35% de contenido de proteína respectivamente.

Igualmente, se notó una disminución de la cantidad de energía asimilada (C-F) (de 46.3 a 34.6) al incrementarse el contenido de proteína de la dieta. Estos valores fueron equivalentes al 94.2, 92.3, 91.4 y 90.0% de la energía obtenida del alimento consumido para cada uno de los cuatro tratamientos (Tabla V).

La eficiencia de asimilación (U^{-1}) no presentó una tendencia lineal (Fig. 3), el valor más alto (62.2%) resultó para los acociles alimentados con la dieta de 20% de contenido de proteína (Tabla VIII). La eficiencia más baja (56.5%), se observó para los organismos a los que se les proporcionó la dieta del 25%, a partir de este punto, la eficiencia de asimilación se incrementó con respecto al aumento de proteína en la dieta hasta un 59.9% para la dieta del 35% de proteína.

Tabla V. Campo de crecimiento (P) y asimilación (A) = C - F, de *Procambarus clarkii*, calculados como $J \cdot h^{-1} \cdot g^{-1}$ p. s. y como porcentaje de la energía extraida del alimento consumido.

TRATAMIENTO (% PROTEINAS)	P	A
25	40.82 (83.05%)	46.31 (94.22%)
25	35.55 (85.03%)	38.61 (92.32%)
30	34.79 (83.79%)	37.94 (91.38%)
35	29.00 (75.42%)	34.60 (89.99%)

Tabla VI. Peso inicial y final promedio (húmedo y seco), por tratamiento, para los lotes de *Procambarus clarkii* utilizados en el experimento (entre parentesis aparece la desviación estandar).

TRATAMIENTO (% PROTEINAS)	Peso inicial (g)		Peso final (g)	
	húmedo	seco	húmedo	seco
20	13.56 ±(1.53)	3.71 ±(0.45)	14.00 ±(1.72)	3.77 ±(0.50)
25	13.74 ±(1.67)	3.77 ±(0.49)	13.93 ±(1.94)	3.75 ±(0.56)
30	13.49 ±(1.34)	3.69 ±(0.07)	14.0 ±(1.20)	3.77 ±(0.35)
35	12.87 ±(1.34)	3.51 ±(0.40)	12.14 ±(1.95)	3.32 ±(0.49)

Tabla VII. Contenido de energía promedio de los acociles sometidos a los cuatro tratamientos durante un período de 30 días.

TRATAMIENTO * (% PROTEINAS)	CONTENIDO DE ENERGIA $KJ \cdot g^{-1}$
20	12.39 ± 0.3
25	11.68 ± 0.6
30	11.68 ± .02
35	11.26 ± .02

* El contenido de energía de organismos que no fueron sometidos a las condiciones experimentales fue 10.51 ± 0.38 KJ/g.

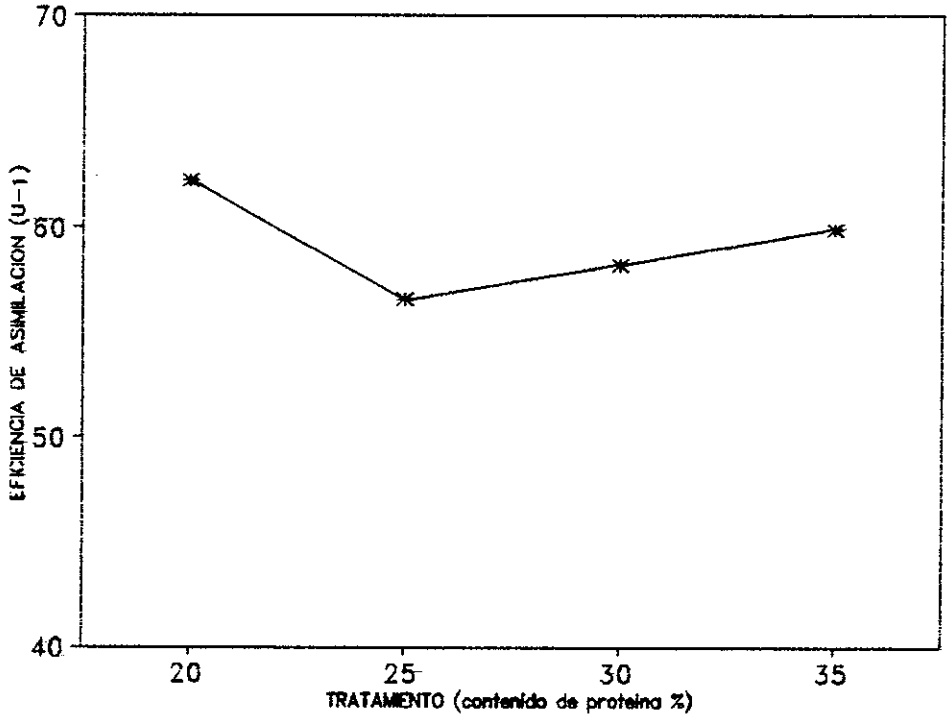

Figura 3. Eficiencia de asimilación U^{-1}, de *Procambarus clarkii*, alimentado con dietas de 20, 25, 30 y 35% de contenido de proteína.

Las eficiencias de crecimiento neto y bruto, también tuvieron un comportamiento no lineal. Sin embargo, este fue inverso con respecto a la eficiencia de asimilación (Fig. 4), el valor más alto corresponde al tratamiento del 25% (K_1=85; K_2=92.1%), mientras que los más bajos se observaron en los alimentados con las dietas con el 20 y 35% de proteína (Tabla VIII).

El análisis del presupuesto energético para los cuatro tratamientos, tomando como base el 100% de la energía obtenida del alimento se derivó principalmente al campo de crecimiento (P) (75.42-85.03%); mientras que la suma de la energía derivada a otros componentes del balance energético representó entre el 14.97 y el 24.58%; de estos, (R) representó del 5.12 al 11.62%, el (E.D.E.) del 1.56 al 2.95%, (F) del 5.77 al 10.02% y (U) del 0.001 al 0.04% (Fig. 5).

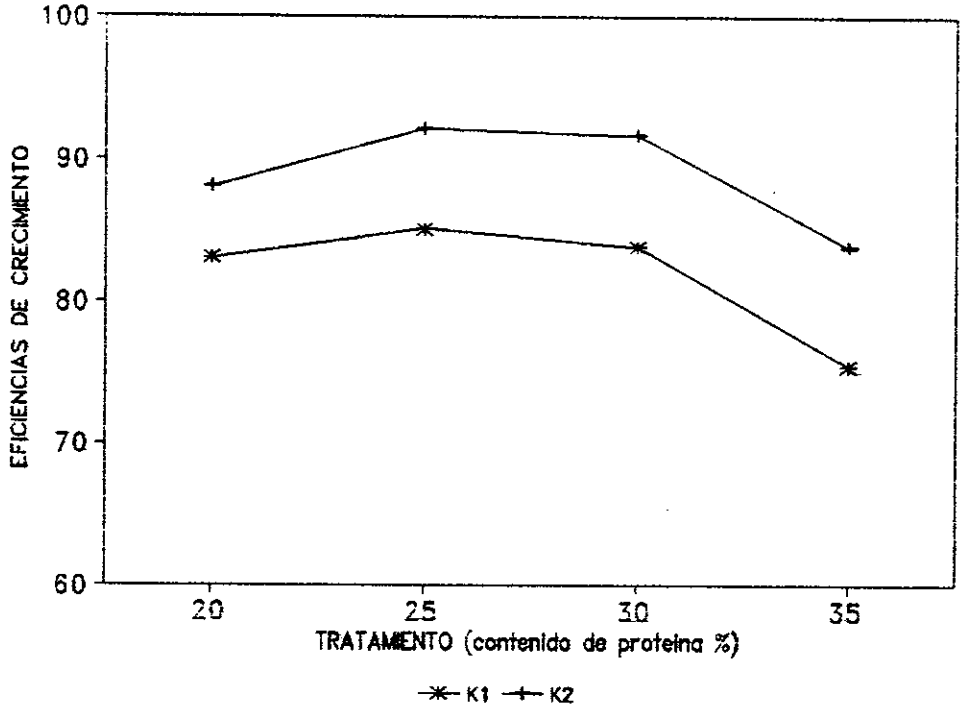

Figura 4. Eficiencia de crecimiento bruta (K_1) y neta (K_2) de *Procambarus clarkii*, alimentado con dietas de 20, 25, 30 y 35% de contenido de proteína.

Tabla VIII. Eficiencia de asimilación (U^{-1}), eficiencia bruta (K_1) y neta de crecimiento (K_2) de *Procambarus clarkii* alimentado con dietas de 20, 25, 30 y 35% de contenido de proteína.

TRATAMIENTO PROTEINA %	U^{-1}	K_1	K_2
20	62.21	83.05	88.14
25	56.53	85.03	92.11
30	58.14	83.79	91.70
35	59.87	75.42	83.82

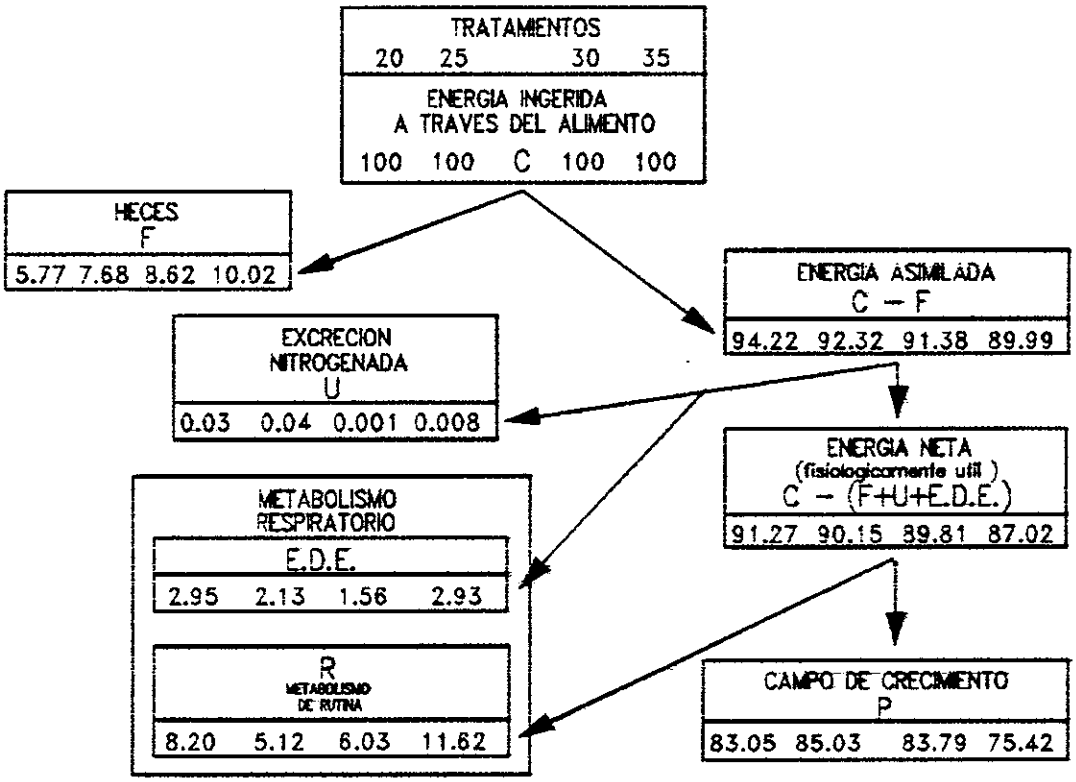

Figura 6. Distribución porcentual de la energía obtenida del alimento consumido, para *Procambarus clarkii* alimentado con cuatro dietas.

IV DISCUSION

La tasa diaria de consumo de alimento de *Procambarus clarkii* fue del 0.95 al 1% del contenido total de energía de un organismo promedio para los tratamientos utilizados. Estos valores son inferiores a los observados por Sanguanruang (1988), quien encontró que el consumo de alimento para *P. clarkii* alimentado con detritus de arroz (3.4% de contenido de proteína), fue 1.6%, mientras que con una dieta a base de lombrices (48% de contenido de proteína), la tasa fue del 5.8%. Villarreal (1991), obtuvo en *Cherax tenuimanus* tasas de consumo de alimento equivalentes al 2.1% para dietas con 17 y 33% de contenido de proteína, mientras que para una dieta con 48%, la tasa ascendió al 2.8%.

Las diferencias entre las tasas de consumo obtenidas en esta investigación, con respecto a las informadas por los otros autores, son probablemente explicadas por el alto contenido calórico de las dietas. Según Hubbard *et al.* (1986), el contenido óptimo de energía en el alimento para *P. clarkii*, es de 2.5 KCal/g. El contenido calórico de las dietas usadas en este trabajo (4.3 KCal/g), probablemente tuvo como consecuencia una menor ingestión de alimento, ya que los acociles consumieron unicamente la cantidad necesaria que les permitio cubrir sus requerimientos de energía (Brett y Groves, 1979).

La energía derivada a la producción de heces por *P. clarkii*, tuvo una relación directa con respecto al contenido de proteína en la dieta y representó entre el 5.77 y el 10.02% de la energía extraida del alimento consumido, que en general coincide con lo observado para otras especies de acociles. En *Cherax tenuimanus*, la producción fecal estuvo relacionada inversamente con el tamaño de los organismos, con la cantidad de alimento ingerido y con el contenido de proteína en la dieta (de 17 a 48%), la tasa de producción fecal diaria fue de 0.318±0.031 $mg \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$, equivalente al 7% del alimento ingerido (Villarreal, 1991). Diaz-Herrera *et al.* (1992), encontraron para *Macrobrachium rosenbergii* que la energía perdida a través de las heces fue menor para las postlarvas (11.65 y 5.95%), que para los juveniles (26.59 y 8.59%), alimentados con dos dietas comerciales con contenidos de proteína de 37.5 y 44.16% respectivamente. Para *Penaeus brasiliensis*, alimentado con *Artemia* o peletizado de *Tivela mactroides*, la producción de heces fue ligeramente mayor para los camarones a los que se les proporcionó alimento peletizado (13.58-16.06%), que con alimento vivo (7.28-8.7%), (Zuñiga-Romero, 1983).

Sanguanruang (1988), informó que *P. clarkii* y *P. acutus acutus*, tuvieron tasas de eliminación fecal del 0.5% cuando fueron alimentados con detritus de arroz y algas (bajo contenido protéico) y del 1.3% cuando se suministró arroz (alto contenido protéico). Aunque estos resultados difieren de los encontrados en este trabajo para *P. clarkii* las diferencias pueden ser atribuidas al tipo y calidad de los alimentos proporcionados, ya que se comparan dietas formuladas a base de vegetales contra dietas

balanceadas. Al respecto, Moshiri y Goldman (1969) informaron que en los organismos herbívoros, del alimento consumido, un porcentaje mayor es excretado como heces, comparado con la producción de heces de los organismos omnívoros o carnívoros, como *P. clarkii*.

Los organismos alimentados con las dietas con contenidos de proteína de 25 y 30%, tuvieron los valores más bajos relacionados con el metabolismo de rutina (R), de 5.12 y 6.03%, mientras que con las dietas del 20 y 35% los consumos de oxígeno resultaron equivalentes al 8.2 y 11.62% de la energía obtenida del alimento consumido, respectivamente.

Sanguanruang (1988) encontró que *Procambarus clarkii* puede utilizar, según la dieta que se le proporciona, entre 45 y 322 $cal \cdot g^{-1}$ $ps \cdot d^{-1}$ (de 188 a 1348.1 $J \cdot g^{-1}$ $ps \cdot d^{-1}$), en metabolismo respiratorio, que corresponde al 42.8 y 82.56% de la energía obtenida del alimento consumido. Villarreal (1991) calculó la tasa metabólica de rutina del acocil australiano *Cherax tenuimanus*, como la energía del alimento menos la derivada a crecimiento y excreción. Los valores de consumo de oxígeno que reporta para los organismos alimentados con contenidos de proteína de 17 a 48% fueron de 5.6 ± 0.77 a 5.75 ± 0.86 $J \cdot h^{-1} \cdot g^{-1}$ respectivamente, que son similares a los obtenidos para *P. clarkii* en este estudio. Las diferencias observadas con respecto a los resultados de Sanguanruang (1988), se deben en parte a que en ese trabajo no se consideró para el cálculo del balance de energía, el efecto dinámico específico (E.D.E.), el cual puede representar hasta un 50% de incremento con respecto al metabolismo de rutina (Hewitt e Irving, 1990; Beamish y Trippel, 1990).

El incremento de la tasa metabólica como consecuencia de la ingestión de alimento ha sido investigado por diferentes autores (Warren y Davis, 1967; Nelson *et al.*, 1977; Nelson *et al.*, 1985; Tandler y Beamish, 1979; Jobling, 1983; Beamish y Trippel, 1990). Sin embargo, hasta el momento no hay una explicación satisfactoria para este fenómeno. Jobling (1983) ha planteado que existen basicamente tres teorías que intentan explicarlo:

1) trabajo intestinal (componente mecánico).

2) oxidación de aminoacidos/síntesis de desechos nitrogenados (componente bioquímico).

3) síntesis protéica/crecimiento (componente bioquímico)

Tandler y Beamish (1979), investigaron el Efecto Dinámico Específico y sus componentes mecánico y bioquímico en *Micropterus salmoides*, y encontraron una relación positiva entre cada uno de estos y la energía obtenida del alimento, cuando se incrementó el tamaño de la ración. También observaron que el componente mecánico es una fracción pequeña del E.D.E., mientras que el componente bioquímico representó la mayor parte del incremento en la tasa de consumo de oxígeno. Es probable que en *P. clarkii*, el E.D.E. tenga estos dos componentes aunque, debido a que esta especie consume dietas con un alto contenido de materia vegetal, el componente mecánico pudiera ser mayor.

En este trabajo se observó que en *P. clarkii* el consumo de oxígeno se incrementó entre 25.2 y 41.6% con respecto al metabolismo de rutina,

cuando el alimento consumido tuvo porcentajes progresivamente mayores de proteínas, desde 20 hasta 35%, aunque este incremento no ocurrió en forma lineal, en razón del aumento de contenido protéico de la dieta.

La producción de amonio, no fue proporcional a la concentración de proteína, sin embargo, fue mayor para los tratamientos de 20 y 25%, comparados con los de 30 y 35%. Nelson *et al.* (1985) no encontraron evidencia de que el E. D. E. estuviera relacionado con la sintesis de proteínas, ya que observaron que en *Macrobrachium rosenbergii* la tasa metabólica se incrementó de 7.1 a 39.4% cuando este organismo fue alimentado con diferentes dietas; sin embargo, las tasas de producción de amonio no mostraron la misma tentencia. En contraste con lo observado por Nelson *et al.* (1985) y los resultados encontrados en el presente estudio, Udayakumara y Ponniah (1988), encontraron para *Penaeus indicus* una correlación significativa entre la cantidad de proteínas consumidas y la tasa de excreción de amonio.

Por que existe una grán variabilidad en el comportamiento de la producción de amonio con respecto a la cantidad de proteínas en la dieta, diferentes autores han sugerido que el E.D.E. no puede ser explicado unicamente como producto del catabolismo de las proteínas (Nelson y Knigth, 1977; Tandler y Beamish, 1979; Nelson *et. al.*, 1985).

Los resultados de Huner y Meyers (1979) indicaron que en *P. clarkii* no hubo diferencias significativas en el crecimiento cuando se le alimentó con dietas con diferentes contenidos de proteína, entre 26.4 y 44%; sin embargo, una reducción en el contenido de proteína en la dieta hasta el

15% causó una disminución significativa de su crecimiento. En este trabajo, los valores más altos del campo de crecimiento de *Procambarus clarkii* se observaron en acociles alimentados con las dietas de 25 y 30% de contenido de proteína y, ya que los costos metabólicos en respiración (R y E.D.E.) fueron los más bajos, estas dietas promovieron que una mayor cantidad de energía se canalizara hacia el campo de crecimiento.

Es probable que el nivel de proteína en la dieta no sea el unico factor ni el más importante a considerar para la formulación de una dieta. Lochman *et al.* (1992) encontraron que dietas para *P. clarkii* elaboradas con contenidos similares de proteína, pero de diferentes calidades, promueven diferentes tasas de crecimiento. Al medir el contenido de aminoácidos en los alimentos que utilizaron, comprobaron que los rendimientos más bajos correspondieron a dietas con deficiencias de lisina, metionina y treonina. También observaron que otros elementos produjeron alteraciones en el crecimiento, mejorandolo (vitaminas, carotenos y lecitina), o suprimiendolo (colesterol). Las dietas empleadas en este estudio, fueron formuladas con proporciones 1:1 de proteína animal y vegetal por lo que, de acuerdo a lo mencionado por Lochmann *et al.* (1992), no debieron existir deficiencias de aminoácidos, de tal forma que el campo de crecimiento resultante se atribuye al contenido de proteína o a su relación con los otros componentes de la dieta.

El contenido de lípidos de las dietas suministradas a *P. clarkii* disminuyó de 11.2 a 8.0% con respecto al incremento de proteína. Ackefors *et al.* (1992) observaron que una alta concentración de lípidos (13%) en una dieta con 31% de contenido de proteína y 16.6% de carbohidrátos provocó un efecto

negativo en el crecimiento de *Astacus astacus*, comparado con alimentos que contenian el 7% de lípidos. Sin embargo, una dieta con 13% de lípidos y 25.8% de carbohidratos dió un mejor resultado. En el presente trabajo, el campo de crecimiento más alto se observó con una proporción de 10.0-9% de lípidos y 40-36.4% de carbohidratos para las dietas con 25 y 30% de proteínas. La dieta con 20% de proteína dió como resultado un campo de crecimiento similar, probablemente debido al efecto de reserva de proteínas generado por el alto contenido de carbohidratos (44%), ya que éstos son utilizados como sustrato metabólico y en consecuencia las proteínas son canalizadas hacia la síntesis de tejidos (Hubard *et al.*, 1986; Ackefors, *et al.*, 1992).

Los incrementos en peso seco (1.62-2.17%) y energía (7.14-17.88%) fueron pequeños con respecto a los observados por Lochman et al. (1992), Hubbard *et al.* (1986) y Sanguanruang (1988) para la misma especie . Las diferencias se pueden deber a que posiblemente la mayor parte de la energía obtenida en este experimento por *P. clarkii* para el campo de crecimiento, se canalizó hacia la maduración sexual, como en el caso descrito por Huner y Meyers (1979) quienes, al investigar el crecimiento de *P. clarkii*, observaron que el 62.5 al 100% de los machos (Tipo I) resultaron sexualmente activos. Esta etapa se caracteriza por un cese en el crecimiento (Avault y Huner, 1985) y fue registrada para organismos con tallas entre 8.87 y 13.86 g, muy similares a las observadas para los machos utilizados en este estudio (12.14-14.0 g de peso húmedo).

La eficiencia de asimilación medida para *P. clarkii* en este estudio fue de 56.5 a 62.21. Otros autores han encontrado para la misma especie eficiencias de asimilación que van de 20.1 hasta 93.5% (Wiernicki, 1984; Sanguanruang, 1988; Cordero-Esquivel y Voltolina, 1990). Fair *et al.* (1980) investigaron el efecto que el contenido de fibra en la dieta tuvo sobre la eficiencia de asimilación y encontraron que disminuye de 96 a 79%, cuando la cantidad de fibra en el alimento aumenta de cero a 30%. Forster y Gabbott (1971), midieron la eficiencia de asimilación de nitrógeno en los langostinos *Palaemon serratus* y *Pandalus platyceros*, utilizando un método indirecto, y señalan que los organismos absorbieron el material inerte usado como indicador, por lo que la eficiencia calculada de 89.0% probablemente se esté sobreestimando. Moshiri y Goldman (1969) indican que la eficiencia de asimilación disminuye con respecto a la talla, de 64% para los organismos de 4 cm a 43% para animales de 11 cm. Las diferencias en las eficiencias de asimilación discutidas, probablemente se deben a las diferentes formulaciones de las dietas, a los métodos de análisis utilizados y a las tallas de los organismos.

Esta investigación señala que para mantener a *Procambarus clarkii* en un balance energético adecuado que se refleja en un campo de crecimiento positivo, es necesario alimentarlo con una dieta constituida con 25-30% de proteína, por lo que se recomienda esta formulación para la alimentación de este organismo en condiciones de cultivo.

En este trabajo, las eficiencias de crecimiento para *P. clarkii* fueron de 75.4 a 85% para K_1 y de 83.8 a 92.1% para K_2. Sanguanruang (1988) obtuvo para *P. clarkii* eficiencias de crecimiento de 22 a 40% para K_1 y de 25 a 46% para K_2. Los valores observados en el presente estudio demuestran que los acociles alimentados con las dietas utilizadas en este trabajo, destinaron la mayor parte de la energía obtenida del alimento consumido y asimilado hacia el campo de crecimiento, mientras que en caso de Sanguanruang (1988) la mayor parte de la energía se canalizó al metabolismo de rutina y al efecto dinámico específico. Estas diferencias son explicadas por el tipo de dieta empleado, ya que Sanguanruang (1988), utilizó dietas constituidas exclusivamente a base de proteína animal o de orígen vegetal, por lo que es posible que fueran deficientes en algún elemento, lo cual pudiera haber limitado el crecimiento de los acociles (Lochmann *et al.*, 1992).

Los estudios bioenergéticos como el realizado con *Procambarus clarkii*, son importantes, ya que permiten describir, explicar y predecir el estado fisiológico de los organismos, por lo que se propone que este tipo de estudios debieran ser utilizados como una guía para determinar la factibilidad del cultivo de especies de importancia económica en México.

V CONCLUSIONES

La tasa diaria de consumo de alimento fue de 0.95 a 1% del contenido total de la energía de los organismos, e inversamente dependiente del contenido de energía de la dieta.

La producción de heces tuvo una relación directa con respecto al contenido de proteína en al dieta y representó del 5.77 al 10.02% de la energía extraida del alimento consumido.

Los costos más bajos del metabólismo de rutina correspondieron a las dietas con 25 y 30% de proteína, y equivalen a 5.12 y 6.03% de la energía obtenida del alimento consumido.

El incremento en el consumo de oxígeno que resulta de la ingestión del alimento equivalió al 25.2 y 41.6% de la energía canalizada al metabolismo de rutina, y representa entre el 1.56 y 2.95% de la energía extraida del alimento consumido con contenidos de proteína de 20 y 35% respectivamente.

La producción de amonio en todos los casos fue menor a 0.02 $J \cdot h^{-1} \cdot g^{-1}$ p. s. y correspondió al 0.04% de la energía extraida del alimento consumido.

Los valores más altos del campo de crecimiento resultaron con las dietas del 25 y 30% de proteína, por lo que se recomienda esta formulación para la alimentación de *Procambarus clarkii* en condiciones de cultivo.

En relación a las eficiencias, la de asimilación fue de 56.5 a 62.21% para las cuatro dietas, y las de crecimiento fueron de 75.4 a 85% para K_1

y de 83.8 a 92.1% para K_2, lo que demuestra que la mayor parte de la energía obtenida del alimento consumido y asimilado es destinada hacia campo de crecimiento.

VI LITERATURA CITADA

Ackefors, H., J. D. Cstell, L. D. Boston, P. Räty, y M. Svensson. 1992. Standard experimental diets for crustacean nutrition research. II. Growth and survival of juvenile crayfish Astacus astacus (Linné) fed diets containing various amounts of protein, carbohydrate and lipid. Aquaculture. 104:341-356

APHA-AWWA-WPCF. 1975. Standard methods for the examination of water and wastewater. American Public Healt Association, Washington, D.C. U.S.A. 1193 p.

Avault, J. W. Jr. y J. V. Huner. 1985. Crawfish culture in the United States. In: Crustacea and mollusk aquaculture in the United States. J. W. Huner y E. E. Brown (Eds.). AVI Publishing Co. Wesport, Conn. p. 2-54.

Beamish, F. W. H. y E. A. Trippel. 1990. Heat increment: A static or dynamic dimension in bioenergetic models?. Trans. Am. Fish. Soc. 119:649-661

Breteler, W. C. M. K. 1975. Food consumption, growth and energy metabolism of juvenile shore crabs *Carcinus maenas*. Neth. J. Sea Res. 9:255-272

Brett J. R. y T. D. D. Groves. 1979. Physiological energetics. In: Fish physiology: bioenergetics and growth. Vol. VIII. Hoar W. S., Randal J. J. y Brett J. R. (Eds). Academic Press, New York. p. 252-279

Brody, D. S. 1945. Bioenergetics and growth: with special reference to the efficiency complex in domestic animals. Herman Frasch Foundation. Reinhold Publishing Corporation, New York, U.S.A. p. 307-313

Bückle-Ramírez, L. F., F. Díaz-Herrera y F. Correa-Sandoval. 1993. Circadian thermoregulation of the crawfish *Procambarus clarkii* (Crustacea, Cambaridae). J. therm. Biol. en revisión.

Campos E. y G. A. Rodríguez-Almaraz. 1992. Distribution of the red swamp crayfish *Procambarus clarkii* (Girard, 1852)(Decapoda: Cambaridae) in México: an update. J. Crust. Biol. 12:627-630.

Celada, J. D., J. M. Carral, V. R. Gaudioso, C. Temiño y R. Fernández. 1989. Response of juvenile freshwater crayfish (*Pacifastacus leniusculus* Dana) to several fresh and artificially compounded diets. Aquaculture. 76:67-78

Clifford III, H. C. y R. W. Brick. 1979. A physiological approach to the study of growth and bioenergetics in the freshwater shrimp, *Macrobrachium rosembergii*. Proc World Maric. Soc. 10:701-719

Clifford III, H. C. y R. W. Brick. 1983. Nutritional physiology of the freshwater shrimp *Macrobrachium rosembergii* (De Man) - I. Substrate metabolism in fasting juvenile shrimp. Comp. Biochem. Physiol. 74A(3):561-568

Conover, R. J. 1966. Assimilation of organic matter by zooplankton. Limnol. Oceanogr. 11:338-345

Cordero-Esquivel B y D. Voltolina. 1990. Short-term evaluation of three pelletized diets for red swamp crayfish *Procambarus clarkii*. An. Inst. Cienc. Mar y Limnol. Univ. Nal. Auton. México. 17:147-152

Dame R. F. 1972. The ecological energies of growth, respiration and assimilation in the intertidal American oyster *Crassostrea virginica*. Mar. Biol. 17:243-250

Díaz-Herrera, F., G. Juárez-Castro, E. Pérez-Cruz y L. F. Bückle-Ramírez. 1992. Balance energético de postlarvas y juveniles del langostino malayo *Macrobrachium rosenbergii* De Man (Crustacea: Palaemonidae). Ciencias Marinas. 18(2):19-32

Espina S., F. Díaz-Herrera y L. F. Bückle-Ramírez. 1993. Preferred and avoided temperatures in the crawfish *Procambarus clarkii* (Decapoda, Cambaridae). J. therm. Biol. 18(1):35-39

Fair, H. P., A. R. Fortner, R. M. Millikin y V. L. Sick. 1980. Efects of dietary fiber on growth, assimilation and cellulase activity of the prawn (*Macrobrachium rosenbergii*). Proc. World Maric. Soc. 11:369-381

Forster, M. R. J., y P. A. Gabbott. 1971. The assimilation of nutrients from compounded diets by the prawns *Palaemon serratus* and *Pandalus platyceros*. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 51:943-961

Fry, F. E. J. 1947. Effects of the environment on animal activity. Univ. Toronto Studies. Biol. Ser. 55:1-62

Gnaiger, E. 1983. Calculation of energetic and biochemical equivalents of respiratory oxygen consumption. In: Polarographic oxygen sensors. E. Gnaiger y H. Forstner (Eds.). Springer, Berlin. pp 337-345

Hewitt, D. R. y M. G. Irving. 1990. Oxygen consumption and ammonia excretion of the brown tiger prawn *Penaeus esculentus* fed diets of varying protein content. Comp. Biochem. Physiol. 96A(3):373-378

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

Huner, J. V. y J. E. Barr. 1984. Red swamp crawfish: Biology and exploitation. Sea Grant Publication Number LSU-T-80-001. Louisiana University, Baton Rouge, U.S.A. 135 pp

Huner, J. V. y Meyers, S. P. 1979. Dietary protein requirements of the red crawfish, *Procambarus clarkii* (Girard) (Decapoda: Cambaridae), grown in a closed system. Proc. World Mar. Soc. 10:751-760

Huner, J. V., S. P. Meyers y J. W. Avault. 1975. Response and growth of freshwater crawfish to an extruded, water-stable diet. Paper from the Second International Symposium of Freshwater crawfish, Baton Rouge, Louisiana, U. S. A., 149-157.

Ivlev, V. S. 1939. Balance of energy in carps. Zool. Zh. 18:303-318

Jobling, M. 1983. Towards an explanation of specific dynamic action (SDA). J. Fish Biol. 23:549-555

Klekowski, R. Z. y A. Duncan. 1975. Physiological approach to ecological energetics. In: Methods for Ecological Bioenergetics. IBP Handbook No. 24. Grodzinski Z. R. y Duncan A. (eds). Blackwell Scientific Publications, Oxford. p. 15-64

Kurmaly K., A. B. Yule y D. A. Jones. 1989. An energy budget for the larvae of *Penaeus monodon* (Fabricius). Aquaculture. 81:13-25

Lindeman, R. L. 1942. The trophic dynamic aspect of ecology. Ecology 23:399-418

Lochmann, R., McClain, W. R., y Gatlin III, D. M. 1992. Evaluation of practical feed formulations and dietary supplements for red swamp crayfish. J. World Aquac. Soc. 23:217-227

Logan, D. T. y C. E. Epifanio. 1978. A laboratory energy balance for the larvae and juvenile of the American lobster *Homarus americanus*. Mar. Biol. 7:381-389

Moshiri, g. A., y Ch. R. Goldman. 1969. Estimation of assimilation efficiency in the crayfish, *Pacifastacus leniusculus* (Dana) (Crustacea:Decapoda). Arch. Hydrobiol. 66:298-306

Nelson, S. G. y A. W. Knight. 1977. Ecological energetics and its application to the evaluation of diets for aquatic species, with special regard to the giant malaysian prawn, *Macrobrachium rosenbergii*. Proc. World Maric. Soc. 8:779-785

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

Nelson, S. G., M. A. Simmons y A. W. Knight. 1985. Calorigenic effect of diet on the grass shrimp *Crangon franciscorum* (Crustacea: Crangonidae). Comp. Biochem. Physiol. 82(2):373-376

Newman, M. W., P. L. Lutz y S. C. Snedaker. 1982. Temperature effects on feed ingestion and assimilation efficiency of nutrients by the malaysian prawn, *Macrobrachium rosembergii* (De Man). J. World Maric. Soc. 13:95-103

Paul, A. J. y A. Fuji. 1989. Bioenergetics of the alaskan crab *Chionoecetes bairdi* (Decapoda: Majidae). J. Crust. Biol. 9:25-36

Peck, S. C., M. B. Culley y M. M. Helm. 1987. A laboratory energy budget for the ormer *Haliotis tuberculata* L. J. exp. mar. Biol. Ecol. 106:103-123

Rosas, C., C. Vanegas, I. Tabares y J. Ramírez. 1993. Energy balance of *Callinectes rathbunae* Contreras 1930 in floating cages in a tropical coastal lagoon. J. World Aquac. Soc. 24(1):71-79

Sanguanruang, M. 1988. Bioenergetics of red swamp crawfish (*Procambarus clarkii*) and white river crawfish (*Procambarus acutus acutus*) in cultivated, noncultivated and wooded ponds in South Louisiana. Ph. D. Thesis. Louisiana State University, Baton Rouge, Louisiana, U. S. A. 118 p.

Tandler, A. y F. W. H. Beamish. 1979. Mechanical and biochemical components of apparent specific dynamic action in largemouth bass, *Micropterus salmoides* Lacépède. J. Fish Biol. 14:343-350

Todd, Ch. D. y J. N. Havenhand. 1988. Physiological ecology of *Adalaria proxima* (Alder et Hancock) and *Onchidoris muricata* (Muller) (Gasteropoda:Nudibranchia). III energy budgets. J. exp. mar. Biol. Ecol. 118:191-205

Tukey, J. W. 1977. Exploratory Data Analysis. Addison-Wesley Publ. Co., Mass., U. S. A. 688 pp.

Udayakumara, K., y A. G. Ponniah. 1988. Physiological response of *Penaeus indicus* fed on different artificial and natural feeds. In: The First Indian Fisheries Forum, Proceedings. Asian Fisheries Society. M. Monan Joseph (Ed.). Indian Branch, Mangalore. pp. 95-98

Vernberg, F. J. 1987. Crustacea. In: Animal Energetics, Vol. I. Pandian, T. J. y Vernberg, F. J. (Eds.). Academic Press. New York. p. 301-372

Villalobos, A. 1983. Crayfishes of Mexico (Crustacea:Decapoda). Amerind Publishing Co. Pot. Ltd. Nueva Delhi, India. p:1-25

Villareal, H. 1991. A partial energy budget for the australian crayfish *Cherax tenuimanus*. J. World Aquac. Soc. 22:252-259

Warren, Ch. E. y G. E. Davis. 1967. Laboratory studies on the feeding, bioenergetics, and growth of fish. In: The biological basis of freshwater fish production. Gerking S. D. (Eds). Blackwell Scientific Publications, Oxford. p. 175-213

Wiernicki, C. 1984. Assimilation eficiency by *Procambarus clarkii* fed elodea (*Egera densa*) and its products of decomposition. Aquaculture. 36:203-215

Webb, P. W. 1978. Chapter 8: Partitioning of energy into metabolism and growth. In Ecology of freshwater fish production. Gerking, S. D. (Eds). Blackwell Scientific Publications, London. p. 184-214,

Winberg, G. G. 1956. Rate of metabolism and food requirements of fishes. Fish. Res. Bd Canada Translation Ser. 194:202 pp

Zar, J. H. 1984. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, London. 718 pp.

Zuñiga-Romero, O. 1983. Distribución de la energía en juveniles *Penaeus brasiliensis* alimentados con dietas diferentes. Cienc. y Tec. Mar. Cona. 7:27-45