



Universidad Austral de Chile

Escuela de Acuicultura y Pesquerías

Respuestas fisiológicas a la carnivoría y herbivoría durante el desarrollo bentónico del cangrejo *Taliepus dentatus* (Milne Edwards, 1834) (Decapoda, Majidae), una aproximación bioenergética.

**Tesis para optar al Título de Ingeniero en
Acuicultura**

**Profesor Patrocinante: Dr. Kurt Paschke L.
Instituto de Acuicultura**

**JUAN PABLO CUMILLAF NENEN
PUERTO MONTT, CHILE
2010**

AGRADECIMIENTOS

Es muy difícil tan solo imaginar lo que significa para mí el término de esta etapa, ha sido la piedra en mi zapato durante estos numerosos pero cortos años de constante aprendizaje.

Quiero aprovechar esta oportunidad para agradecer de manera especial al Dr. José Luis Iriarte, Dra. Sandra Madariaga y Oscar Barría por su apoyo invaluable en esta última etapa de pregrado, a mis amigos del Laboratorio de Ecofisiología de Crustáceos (LECOFIC),,, ha sido para mí un verdadero placer trabajar con ustedes. Agradezco también a la Dra. Paulina Gebauer por su disponibilidad y paciencia en la revisión de esta tesis y como no al Dr. Kurt Paschke, que ha sido un amigo, ejemplo de persona y de profesional. A todos gracias por su apoyo no solo en esta tesis, sino también en mi formación como profesional. Y, por supuesto, el agradecimiento más profundo y sentido va para mi familia, Pablo y Andrea , que simplemente.... son la razón de vida...por ellos y para ellos!

Tesis financiada por el proyecto DID UACH S-2003- 45; Fondef D02i1163, D05i10217

INDICE

Índice de figuras	iii-iv
Índice de tablas	v
Abstract	vi
Resumen	vii
1. Introducción	8
2. Materiales y Métodos	13
2.1. Animales experimentales y aclimatación.....	13
2.2. Cuantificaciones fisiológicas.....	15
2.2.1. Tasa de ingestión.....	15
2.2.2. Tasa de biodeposición.....	17
2.2.3. Eficiencia de asimilación.....	17
2.2.4. Tasa de asimilación.....	18
2.2.5. Tasa de respiración.....	19
2.2.6. Tasa de excreción.....	20
2.2.7. Razón O/N.....	21
2.2.8. Potencial de crecimiento (SFG).....	21
2.2.9. Cociente bruto y neto de producción.....	22
2.3. Análisis estadístico.....	24

3. Resultados	25
3.1. Tasa de ingestión.....	25
3.2. Tasa de biodeposición.....	26
3.3. Eficiencia de asimilación.....	28
3.4. Tasa de asimilación.....	29
3.5. Tasa de respiración.....	30
3.6. Tasa de excreción.....	32
3.7. Razón O/N.....	33
3.8. Potencial de crecimiento (SFG).....	35
3.9. Cociente bruto y neto de producción.....	38
4. Discusión	40
5. Conclusión	48
6. Bibliografía	49

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1: <i>Taliepus dentatus</i>	14
Figura 2: Cámaras respirométricas utilizadas en las mediciones de oxígeno.....	19
Figura 3: <i>T. dentatus</i> . Energía ingerida (C) ($\text{KJ} \cdot \text{día}^{-1} \cdot \text{individuo}^{-1}$) en diferentes dietas y tallas. Valores promedio + desviación estándar. Letras distintas sobre barras indican diferencias estadísticamente significativas ($P < 0,05$) entre los tratamientos.....	26
Figura 4: <i>T. dentatus</i> . Tasa de biodeposición (F) ($\text{J} \cdot \text{día}^{-1} \cdot \text{individuo}^{-1}$) en diferentes dietas y tallas. Valores promedio + desviación estándar. Letras distintas sobre barras indican diferencias estadísticamente significativas ($P < 0,05$) entre los tratamientos.....	27
Figura 5: <i>T. dentatus</i> . Eficiencia de asimilación (AE) (%) en diferentes dietas y tallas. Valores promedio + desviación estándar. Letras distintas sobre barras indican diferencias estadísticamente significativas ($P < 0,05$) entre los tratamientos.....	28
Figura 6: <i>T. dentatus</i> . Tasa de asimilación (A) ($\text{KJ} \cdot \text{día}^{-1} \cdot \text{individuo}^{-1}$) en diferentes dietas y tallas. Valores promedio + desviación estándar. Letras distintas sobre barras indican diferencias estadísticamente significativas ($P < 0,05$) entre los tratamientos.....	30
Figura 7: <i>T. dentatus</i> . Tasa de respiración (R) ($\text{KJ} \cdot \text{día}^{-1} \cdot \text{individuo}^{-1}$) en diferentes dietas y tallas. Valores promedio + desviación estándar. Letras distintas sobre barras indican diferencias estadísticamente significativas ($P < 0,05$) entre los tratamientos.....	31
Figura 8: <i>T. dentatus</i> . Tasa de excreción (U) ($\text{J} \cdot \text{día}^{-1} \cdot \text{individuo}^{-1}$) en diferentes dietas y tallas. Valores promedio + desviación estándar. Letras distintas sobre barras indican diferencias estadísticamente significativas ($P < 0,05$) entre los tratamientos.....	33
Figura 9: <i>T. dentatus</i> . Relación O/N en diferentes dietas y tallas. Valores promedio + desviación estándar. Letras distintas sobre barras indican diferencias estadísticamente significativas ($P < 0,05$) entre los tratamientos.....	34
Figura 10: <i>T. dentatus</i> . Potencial de crecimiento (SFG) (P) ($\text{KJ} \cdot \text{día}^{-1} \cdot \text{individuo}^{-1}$) en diferentes dietas y tallas. Valores promedio + desviación estándar. Letras distintas sobre barras indican diferencias estadísticamente significativas ($P < 0,05$) entre los tratamientos.....	36
Figura 11: Porcentaje de pérdida en respiración, excreción y energía destinada a potencial de crecimiento en base a la energía asimilada, correspondiente a la dieta alga.....	37
Figura 12: Porcentaje de pérdida en respiración, excreción y energía destinada a potencial de crecimiento en base a la energía asimilada, correspondiente a la dieta pescado.....	37

Figura 13: *T. dentatus*. Cociente de producción bruto expresado en porcentaje. Valores presentados corresponden a la media \pm desviación estándar. Letras distintas sobre barras indican diferencias estadísticamente significativas ($P < 0,05$) entre los tratamientos.....38

Figura 14: *T. dentatus*. Cociente de producción neto expresado en porcentaje. Valores presentados corresponden a la media \pm desviación estándar. Letras distintas sobre barras indican diferencias estadísticamente significativas ($P < 0,05$) entre los tratamientos.....39

ÍNDICE DE TABLA

Tabla 1: Composición proximal de las dietas evaluadas en relación al peso húmedo (<i>Macrocystis pyrifera</i> y <i>Odonthestes regia</i>).....	13
---	----

ABSTRACT

The type of feeding in decapods crustaceans is quite broad. *Taliepus dentatus*, commonly known as "Panchote" is able to feed on algae and meat, however, this could change over its benthic development. In the present study, the effect of diet (algae v/s fish meat) and five sizes, which cover a large part of its benthic life, over the physiological processes that allowed establishing the energy balance of this species, are evaluated. The consumed oxygen/excreted nitrogen ratio was used as index of stress and metabolic substrate. Ingestion rates, biodeposition, assimilation, respiration and excretion showed a significant body size dependence, being higher in larger sizes for both diets. In sizes 4 and 5 with algae diet, the ingestion rate decreases and biodeposition increases compared to fish diet. Assimilation efficiency in sizes 3, 4 and 5 was 48 and 70% for algae and fish meat diet respectively, while in sizes 1 and 2 was approximately 94% for both diets. The O/N rate values in algae were over 200 for sizes 1, 2 and 3, and close to 17.5 and 4.5 in sizes 4 and 5 respectively. Fish diet O/N rate is close to 25 in all sizes. In this scenario the SFG changes considerably depending on diet and size, reaching negative values for algae diet in larger individuals (size 4 and 5). The results suggest that *T. dentatus* is physiologically adapted to eat fish during benthic life and algae in small sizes while, in larger individuals, the algae would be a nutritional supplement.

Keywords: *Taliepus dentatus*, omnivory, ecophysiology, growth potential.

RESUMEN

El tipo de alimentación en crustáceos decápodos es bastante amplio. *Taliepus dentatus*, conocido comúnmente como “panchote”, es capaz de alimentarse de algas y carne, sin embargo, esto podría cambiar a lo largo de su desarrollo bentónico. En el presente estudio se evaluó en cinco tallas que abarcan gran parte de su vida bentónica el efecto de la dieta (alga v/s carne de pescado) sobre los procesos fisiológicos que permitieron establecer el balance energético de esta especie. La razón Oxígeno respirado/Nitrógeno excretado (O:N) fueron utilizados como índices de estrés y sustrato metabólico. Las tasas de ingestión, biodeposición, asimilación, respiración y excreción mostraron una significativa dependencia con el tamaño corporal, siendo mayores en las tallas mas grandes y en ambas dietas. En la talla 4 y 5 con dieta alga, la tasa de ingestión disminuye y la biodeposición aumenta en comparación a la dieta pescado. La eficiencia de asimilación en las tallas 3, 4 y 5 fue de 48 y 70% con dieta alga y carne respectivamente, mientras que en las tallas 1 y 2 fue de 94% aprox. para ambas dietas. La razón O/N presenta valores con alga sobre 200 en las tallas 1, 2 y 3, y cercanos a 17,5 y 4,5 en las tallas 4 y 5 respectivamente. Con dieta pescado la razón O/N es cercana a 25 en todas las tallas. Frente a este escenario el SFG cambia considerablemente en función de la dieta y talla, registrando valores negativos con dieta alga en individuos grandes (talla 4 y 5). Los resultados sugieren que *T. dentatus* está fisiológicamente adaptado a consumir pescado durante su vida bentónica y algas en las tallas pequeñas, mientras que en individuos grandes, las algas serían un complemento nutricional.

Palabras clave: *Taliepus dentatus*; omnivoría; Ecofisiología; Potencial de crecimiento.

1. INTRODUCCION

El tipo de alimentación en crustáceos decápodos es bastante amplia, siendo posible encontrar especies carnívoras (Elner & Hughes, 1978), herbívoras (Kennish *et al*, 1996; Linton & Greenaway, 2007), detritívoras (Camilleri, 1989; Dudgeon *et al*, 1990) y omnívoras (Williams, 1982; Wear & Haddon, 1987; Dahdouh-Guebas, 1997; Pennings *et al*, 1998; Jonhnston & Freeman, 2005; Cannicci *et al*, 2007). En los estudios de selección de dietas los individuos puestos a prueba a menudo son clasificados por el alimento que se presenta como predominante en su alimentación, considerándolos en una sola amplia categoría. Sin embargo, ante factores como por ejemplo oportunidad y requerimientos nutricionales, especies que se identifican comúnmente como herbívoras, o detritívoras pueden incluir alimentos de origen animal en sus dietas, así como especies carnívoras pueden llegar a ingerir vegetales, debido a que muchos son en realidad omnívoros en un mayor o menor grado (Dahdouh-Guebas *et al*, 1997; Buck *et al*, 2003).

Los organismos omnívoros tienen más opciones de alimentación y por tanto una mayor capacidad para optimizar su equilibrio nutricional en comparación con organismos de dietas más restringidas (Bjorndal, 1991). La capacidad de poder alimentarse de una dieta de origen animal o vegetal implica varias adaptaciones fisiológicas, como por ejemplo actividad enzimática de acuerdo al tipo de alimento (Jonhnston & Freeman, 2005), de no ser así, se generaría variaciones considerable en la eficiencia de asimilación, y adaptaciones de tipo morfológicas. Por ejemplo, individuos pequeños podrían no tener acceso o necesidad nutricional de ciertos componentes

alimenticios que sí tendrían individuos más grandes (Buck *et al*, 2003), lo que podría generar, incluso, una ontogenia enzimática en estas especies (Jones, 1998; Cuzón *et al*, 2004; Saborowski *et al*, 2006; Rotllant *et al*, 2008; Sainz & Cordova, 2009; Andrés *et al*, 2010). El tamaño corporal sin duda es uno de los factores endógenos más importantes y determinantes en la tasa metabólica de los animales (McMahon & Bonner, 1983; Peters, 1983; Calder, 1984; Schmidt-Nielsen, 1984; Gillooly *et al*, 2001; White & Seymour, 2005).

Interrogantes sobre carnivoría y herbivoría, y en general sobre alimentación en crustáceos, han sido foco de una amplia variedad de estudios, en los que se han utilizado diversos enfoques para analizarlas. Dentro de estos, los más comunes son actividad enzimática (Harms *et al*, 1991), carga de adenilatos, composición nucleotídica, (Harms & Anger, 1990; Harms, 1992) e índices para cuantificar estados fisiológicos (Anger, 2001). Las conclusiones de estos trabajos sin embargo, no siempre coinciden, por ejemplo la carga de adenilatos es considerada sensible al tipo de dieta por algunos autores, mientras que otros consideran este índice mas bien conservador (Harms, 1992). Aproximaciones bioenergéticas, aunque más complejas de llevar a cabo por el número de parámetros a cuantificar, tienden a conclusiones más confiables (Rosas *et al*, 1995). La bioenergética es una rama de la fisiología que se puede definir como la cuantificación de los intercambios y transformaciones del alimento en energía, y cómo ésta es utilizada en los distintos procesos metabólicos del organismo (Guillaume *et al*, 2001).

La nutrición juega un rol crucial en la bioenergética, en donde la presentación, calidad y cantidad del alimento deben ser adecuados para las necesidades del organismo, ya que este será el

combustible para realizar sus actividades externas (natación, locomoción, búsqueda, captura y manipulación del alimento) e internas (metabolismo) (Schmidt- Nielsen, 1990).

Uno de los principios básicos de la bioenergética es la relación costo beneficio, lo cual puede cuantificarse a través del balance de energía. El balance de energía se compone por el proceso de adquisición de energía (ingestión) y pérdidas de energía (biodeposición, respiración y excreción) la diferencia entre la adquisición de la energía y sus pérdidas se describe como potencial de crecimiento (Wieser, 1986). Cuando esta diferencia es positiva, la energía queda disponible para crecimiento y reproducción (Van Harén & Kooijman, 1993) y en el caso de valores negativos, el animal no satisface los requerimientos mínimos para la mantención e incluso debe utilizar las reservas de energía acumuladas en los tejidos (Widdows *et al*, 1995).

El intercambio de materia y energía entre los animales acuáticos y su ambiente implica intercambio respiratorio, lo que involucra consumo de oxígeno, liberación de agua y CO₂ al medio externo. Este último muy difícil de medir debido a que la solubilidad de este gas en el agua es muy alta, por este motivo la actividad respiratoria se mide frecuentemente como consumo de oxígeno (Rosas *et at*, 2006). Esta variable fisiológica es la principal pérdida metabólica en un balance de energía y junto al CO₂ y nitrógeno excretado (medido como amonio, el que constituye el mayor porcentaje de excreción, de 57 a 87% aprox., en crustáceos (Parry, 1960; Prosser & Brown, 1968)), pueden ser expresados o transformados a un coeficiente oxicalórico (RQ , NQ y O/N). Estos permiten conocer aspectos como el sustrato metabólico utilizado (lípidos, proteínas y carbohidratos) y eventualmente el estado de estrés que presentan los animales (Paine, 1971; Gnaiger & Forstner, 1983; Mayzaud & Conover, 1988; Lucas, 1996).

Taliepus dentatus, (Milne Edwards, 1834) (Fig. 1) es un cangrejo talicuno perteneciente a la familia Majidae, conocido comúnmente como “panchote”. Se distribuye desde el Callao en Perú, hasta Puerto Bueno en Chile, incluyendo Islas San Félix y Juan Fernández (Retamal, 1999). Esta especie se encuentra vinculada a los bosques de algas y es capaz de alimentarse de algas laminariales (Manriquez & Cancino, 1991) y de carne (briozoos, Manriquez & Cancino, 1991; mitílidos, cápsulas incubatrices de gastrópodos, obs. personal) en condiciones naturales.

Esta especie presenta un creciente interés comercial, siendo en la actualidad capturada principalmente por pescadores artesanales, por medio de trampas o por buceo, presentando un incremento en su desembarque en los últimos años (Sernapesca, 2008).

Si bien no existen antecedentes de cultivo para esta especie, la plasticidad alimenticia dado por la capacidad de digerir tanto alimento de origen vegetal como animal, se presentaría como una gran ventaja frente a la mayoría de crustáceos de importancia comercial, y sería un buen modelo para trabajar en problemáticas asociadas a alimentación.

HIPOTESIS

Existen procesos compensatorios entre las variables del balance de energía producto de la ingestión de alimento (vegetal v/s animal), durante el desarrollo bentónico de *T. dentatus*.

OBJETIVO GENERAL

Evaluar el efecto de la dieta animal v/s vegetal sobre el presupuesto energético de *Taliepus dentatus* y sus variaciones durante la fase bentónica.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS:

- Cuantificar las variables fisiológicas del modelo de presupuesto energético en base a alimento vegetal (macroalga *Macrocystis pyrifera*) y animal (músculo de pejerrey, *Odontheistes regia*).
- Evaluar el efecto del tamaño de los animales sobre el balance de energía
- Evaluar el efecto de la interacción entre dieta (animal v/s vegetal) y tamaño corporal en el balance de energía.

2. MATERIALES Y METODO

2.1. ANIMALES EXPERIMENTALES Y ACLIMATACIÓN

Se recolectaron individuos machos de *Taliepus dentatus* del intermareal y submareal de la costa de Puerto Montt, los cuales fueron trasladados al laboratorio de ecofisiología de crustáceos de la Universidad Austral de Chile (Sede Puerto Montt), donde fueron aclimatados durante 30 días aproximadamente a las dietas contempladas en el diseño experimental.

Se seleccionaron 5 rangos de tallas, cada uno de los rangos de talla contaba con 10 individuos, los que se dividieron al azar en dos grupos de acuerdo al tipo de dieta: 5 individuos alimentados con Alga (*Macrocystis pyrifera*) y 5 con pescado (*Odonthestes regia*).

Tabla 1: Composición proximal de las dietas evaluadas en relación al peso húmedo (*Macrocystis pyrifera* y *Odonthestes regia*)

COMPOSICION	PEJERREY (<i>Odonthestes regia</i>) (FAO,1998)	Alga (<i>Macrocystis pyrifera</i>) (Westermeier, datos no publicados)
Humedad (%)	80,77	87,8
Lípidos (%)	2,4	0,655
Proteínas (%)	19,6	9,73
Carbohidratos solubles (%)	0	4

Durante la aclimatación, los animales fueron colocados individualmente en estanques de acuerdo al rango de talla, y mantenidos con flujo abierto de agua de mar filtrada a 1um y esterilizada con UV, con salinidad de 30 ± 1 PSU, temperatura $12 \pm 0,5$ °C y alimentados *ad libitum* con sus

respectivas dietas. Los valores promedios de las tallas (medido desde la espina del rostro hasta la sutura del cefalotórax) fueron los siguientes: talla 1: $21,1 \pm 0,66$ mm y $21,6 \pm 1,09$ mm, talla 2: $33,18 \pm 1,48$ mm y $34,2 \pm 3,5$ mm, talla 3: $48,18 \pm 0,75$ mm y $48,5 \pm 0,82$ mm, talla 4: $74,4 \pm 7,8$ mm y $73,4 \pm 3,8$ mm y talla 5: $92,6 \pm 2,5$ mm y $91 \pm 3,2$ mm para las dietas alga y pescado, respectivamente.



Figura 1. *Taliepus dentatus*.

Luego de la aclimatación a la dieta por 30 días aproximadamente, se realizaron las mediciones fisiológicas. Durante este periodo los individuos fueron alimentados y controlados durante la tarde de cada día. La mañana siguiente se retiraron los restos de alimento y paralelamente las fecas, a continuación los individuos fueron colocados en las cámaras respirométricas para la cuantificación de consumo de oxígeno. Posterior a estas mediciones a los individuos se les cuantificó la excreción de amonio, luego fueron retornados a su estanque para la cuantificación de ingestión del día siguiente. Este procedimiento se realizó por 5 días seguidos.

2.2. CUANTIFICACIONES FISIOLÓGICAS

Las variables fisiológicas que se cuantificaron para establecer el balance energético fueron: la tasa de ingestión, de asimilación, de excreción y de respiración, las que se midieron bajo metabolismo rutinario, definido como el nivel de metabolismo de mínima actividad (pero normal y sin restricciones) (Wilmer *et al*, 2000). Las tasas fisiológicas de las variables fueron transformadas a equivalentes energéticos ($J \cdot \text{unidad de tiempo}$) para ser utilizadas en la ecuación del balance energético para el cálculo de potencial de crecimiento “scope for growth” y el cociente de crecimiento bruto (K_1) y neto (K_2).

2.2.1. TASA DE INGESTION

Para cálculos de la tasa de ingestión, los animales fueron mantenidos en estanques de aclimatación con un flujo de agua suficiente que aseguraba la buena calidad, pero no permitía la pérdida de material fecal ni restos de alimento. En el fondo de cada recipiente, una malla impedía el contacto entre las biodeposiciones y los animales experimentales con el fin de descartar una eventual coprofagia que pudiera alterar las estimaciones de ingestión, asimilación y biodeposición.

La cuantificación de la tasa de ingestión se realizó por diferencia de peso entre la cantidad de alimento ofrecido y la cantidad de alimento no ingerido luego de un periodo de tiempo determinado (14 horas aproximadamente). El alimento suministrado fue siempre en cantidades mayores a las consumidas (observaciones realizadas durante la aclimatación de los individuos), de manera de evitar subestimar el consumo, producto de la escasez de alimento.

El alimento fue pesado húmedo antes de ser suministrado y paralelamente fueron guardadas muestras de alimentos en proporciones similares a las suministradas diariamente para la construcción de curvas de calibración (peso seco versus el peso húmedo de las dietas) para los cálculos de porcentaje de humedad de ambas dietas y por tanto cálculos del alimento entregado en peso seco. Con el fin de evitar sobrestimar la tasa de ingestión, se corrigieron los gramos de alimento sobrante con curvas de calibración hechas para estabilidad de cada alimento, para lo cual se colocaron trozos de dietas de similar tamaño, paralelamente con los individuos sometidos a ingestión en las mismas condiciones pero en estanques sin animales. Estas muestras fueron colectadas simultáneamente con el alimento sobrante de la ingestión. Transcurridas 14 horas aprox., los restos de alimento no consumido (alimento sobrante) fueron retirados, lavados con agua destilada y colocados en pocillos de foil aluminio pre-pesados y pre-incinerados para posteriormente ser secados por 48 horas a 60° C hasta lograr peso constante. La tasa de ingestión se expresó como $\text{mg de peso seco} \cdot \text{dia}^{-1} \cdot \text{individuo}^{-1}$ y luego transformada a su equivalente energético ($\text{KJ} \cdot \text{dia}^{-1} \cdot \text{ind}^{-1}$).

2.2.2. TASA DE BIODEPOSICION

Al final de cada cuantificación de la ingestión, se colectó con una pipeta el total de fecas o heces producidas durante el período experimental. Al igual que con el alimento y restos no ingeridos de alimento, las biodeposiciones colectadas fueron lavadas con agua destilada y depositadas en pocillos de foil aluminio pre-pesados y pre-incinerados y secadas con el mismo procedimiento que en la ingestión. Las muestras generadas de la ingestión, curvas de calibración para peso seco y estabilidad del alimento así como las de biodeposición y muestras mufladas fueron pesadas en una balanza PRECISA 92SM-202A (0,01 mg de precisión) previo enfriado de las muestras en un desecador. La tasa de biodeposición se expresó como $\text{mg de peso seco} \cdot \text{día}^{-1} \cdot \text{individuo}^{-1}$ y luego transformada a su equivalente energético ($\text{J} \cdot \text{día}^{-1} \cdot \text{ind}^{-1}$), utilizando la materia orgánica de las fecas como proporción de alimento para el cálculo de energía.

2.2.3. EFICIENCIA DE ASIMILACION

La eficiencia de asimilación (AE) (*sensu* Wieser, 1986) fue determinada siguiendo el método de Conover (1966), bajo el supuesto que solo el componente orgánico es afectado por los procesos digestivos.

$$\text{Eficiencia de Asimilación \% (AE)} = [(F-E) / (1-E) * F] * 100$$

Donde:

F= peso seco libre de cenizas del alimento/ peso seco total del alimento

E= peso seco libre de cenizas de las fecas / peso seco total de las fecas

Para calcular la eficiencia de asimilación se requiere conocer la proporción de materia orgánica presente en el alimento y las fecas, para lo cual se deben pesar las muestras secas y después de mufladas (materia inorgánica), la diferencia es la materia orgánica de las muestras. Para determinar la cantidad de materia orgánica e inorgánica de las fecas y alimento, las muestras fueron calcinadas en un horno mufla a 500° Celsius durante 4 horas.

2.2.4. TASA DE ASIMILACION

La tasa de asimilación fue calculada multiplicando la eficiencia de asimilación, expresada como fracción, por la cantidad de alimento ingerida por el animal. La tasa de asimilación se expresó como mg de peso seco*dia⁻¹*individuo⁻¹ y luego transformada a su equivalente energético (KJ*dia⁻¹*ind⁻¹).

2.2.5. TASA DE RESPIRACION

Para determinar el consumo de oxígeno, los animales fueron incubados en cámaras respirométricas y frascos de volumen conocido dependiendo de la talla (Fig. 2). Los volúmenes aprox. utilizados fueron: 0,35, 1, 1, 28 y 28 litros para la talla 1, 2, 3, 4 y 5, respectivamente con incubaciones de 3,5- 4 horas aproximadamente para las tallas 1, 2, 4 y 5, y 1,5 a 2 hrs. aprox. para la talla 3. Los frascos con los animales fueron tapados bajo agua, con el fin de evitar la presencia de burbujas durante la incubación. En cada cámara de incubación fue medida la concentración inicial y final de oxígeno. Además, fueron utilizados controles para cada tratamiento con el fin de conocer disminución o incremento de O_2 producto de la posible permeabilidad del envase. El agua fue previamente filtrada ($1\mu m$) y esterilizada con UV. La cuantificación del oxígeno en el agua se realizó mediante un sensor de tecnología óptica NTH, conectado a un oxigenómetro PreSens MICROX TX3. La tasa de respiración se expresó como $mg O_2 \cdot dia^{-1} \cdot individuo^{-1}$ y luego transformada a su equivalente energético ($KJ \cdot dia^{-1} \cdot ind^{-1}$).



Figura 2. Cámaras respirométricas utilizadas en las mediciones de oxígeno.

2.2.6. TASA DE EXCRECION

Para la cuantificación de la tasa de excreción se midió amonio como producto más representativo de excreción. Los animales fueron puestos en frascos de vidrio y estanques plásticos tapados dependiendo de la talla con volúmenes conocidos de agua, con las mismas características de salinidad y temperatura (30 ± 1 PSU y $12 \pm 0,5$ °C, respectivamente). Los volúmenes utilizados fueron: 0,15, 0,3, 0,5, 3 y 8 lt. para la talla 1, 2, 3, 4 y 5 respectivamente con incubaciones de 3 horas aproximadamente para las tallas 1, 2, 3 y 1.5 a 2.5 hrs. aprox. para las tallas 4 y 5. El agua fue previamente filtrada ($1\mu\text{m}$) y esterilizada con UV. La concentración de amonio se midió en un espectrofotómetro de absorción, Spectronic® modelo Génesis 5™, siguiendo la metodología Indofenol descrita por Koroleff & Grasshoff (1983). La tasa de excreción se expresó como $\text{mg NH}_4\text{-N} \cdot \text{dia}^{-1} \cdot \text{individuo}^{-1}$ y luego transformada a su equivalente energético ($\text{J} \cdot \text{dia}^{-1} \cdot \text{ind}^{-1}$).

2.2.7. RAZÓN O/N

Se calculo la razón Oxígeno respirado / Nitrógeno excretado en equivalentes atómicos. Los mg O₂ *h⁻¹ se dividieron por el peso atómico (16), los mg de NH₄-N *h⁻¹ excretados se dividieron por el peso atómico del nitrógeno (14), siguiendo el procedimiento descrito por Widdows, (1985).

2.2.8. POTENCIAL DE CRECIMIENTO (SFG)

Este índice fisiológico representa la energía disponible para el crecimiento somático y reproducción después de que todas las demandas metabólicas han sido suplidas a partir de la asimilación del alimento. El SFG fue calculado después de convertir todas las tasas fisiológicas en equivalentes de energía (KJ*d⁻¹*ind⁻¹) usando la ecuación de balance de energía descrita por Wieser (1986).

$$P = C - F - U - R \quad \text{y} \quad A = C - F$$

Donde:

C= Energía proveniente de la ingestión o consumo de alimento (J*d⁻¹*ind⁻¹).

F= Energía perdida en fecas (J*d⁻¹*ind⁻¹).

U= Energía perdida por Excreción (J*d⁻¹*ind⁻¹).

R= Energía perdida por Respiración (J*d⁻¹*ind⁻¹).

$A = (C - F)$ = Es la energía asimilada, la cual corresponde a la energía ingerida menos la energía contenida en las heces ($J \cdot d^{-1} \cdot ind^{-1}$).

El consumo de oxígeno fue transformado a equivalentes en Joules utilizando el siguiente factor de conversión: $1 \text{ mg O}_2 = 14,06 \text{ J}$ (Gnaiger & Forstner, 1983).

La tasa de excreción fue transformado a equivalentes en Joule utilizando el siguiente factor de conversión: $1 \text{ mg NH}_4 - \text{N} = 24,87 \text{ J}$ (Elliot & Davison, 1975).

El aporte de energía proveniente del alimento se calculo en base al análisis de composición proximal de las dietas experimentales siendo estos porcentajes multiplicados por los índices equivalentes a energía (J) según Lucas (1996):

Lípidos (1gr) = 39,37 KJ

Proteínas(1gr) = 23,4 KJ

Carbohidratos (1gr) = 17,2 KJ

2.2.9. COCIENTE BRUTO Y NETO DE PRODUCCION

El cociente de crecimiento o cociente de conversión, es la proporción con la que el alimento es convertido en tejidos corporales por el animal (Calow, 1977).

El cociente de producción bruto (K_1), es la relación que existe entre el SFG y la energía consumida, el cociente de producción neto K_2 es la relación que existe entre el SFG y la energía asimilada (A). Entonces a partir de esta definición obtenemos:

$$K_1 (\%) = \left[\frac{P}{C} \right] * 100 \quad \text{y} \quad K_2 (\%) = \left[\frac{P}{A} \right] * 100$$

Donde:

$$P = A - (R + U)$$

$A = (C - F)$ = Es la energía asimilada, la cual corresponde a la energía ingerida menos la energía contenida en las fecas ($J * d^{-1} * ind.^{-1}$).

C = Energía proveniente de la ingestión o consumo de alimento ($J * d^{-1} * ind.^{-1}$).

F = Energía perdida en fecas ($J * d^{-1} * ind.^{-1}$).

U = Energía perdida por Excreción ($J * d^{-1} * ind.^{-1}$).

R = Energía perdida por Respiración ($J * d^{-1} * ind.^{-1}$).

2.3. ANALISIS ESTADISTICO

Los datos se analizaron por medio de un análisis de varianza (ANDEVA) a dos vías paramétrico para evaluar el efecto del tipo alimento y tamaño corporal sobre las variables cuantificadas. Los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza de los datos se probaron por medio del test de Kolmogorov-Smirnov y de Levene, respectivamente. Tratamientos diferentes fueron identificados mediante test *a posteriori* de Tukey. A los datos que no pasaron algún supuesto, se les aplicaron transformaciones. Las diferencias se consideraron significativas con un valor de $P < 0,05$ (Zar, 1999).

3. RESULTADOS

3.1. TASA DE INGESTION

Se observaron diferencias significativas entre tallas ($F= 195,5$; $P< 0,001$), entre ambas dietas ($F= 29,7$; $P< 0,001$) e interacción entre dietas y tallas ($F= 20,7$; $P< 0,001$). En general, la tasa de ingestión de ambos alimentos aumentó significativamente con la talla, sin embargo entre las tallas 3 y 4 con dieta alga la ingestión fue similar, al igual que entre las tallas 4 y 5 en la dieta pescado (Fig.3). La energía promedio ingerida por día en la talla 1 fue similar entre ambas dietas bordeando los $0,5 \pm 0,1$ KJ, al igual que en la talla 2 con valores cercanos a $1,4 \pm 0,29$ KJ. A partir de la talla 3 se observaron diferencias en la energía ingerida, registrándose valores promedio de $2,75 \pm 0,6$ KJ y $1,99 \pm 0,7$ KJ para la dieta alga y pescado, respectivamente. La energía ingerida en la talla 4 fue de $2,7 \pm 1,1$ KJ con dieta alga y $9,9 \pm 2,2$ KJ con dieta pescado y en la 5 de $5,03 \pm 1,7$ KJ y $14,7 \pm 5$ KJ para la dieta alga y pescado, respectivamente.

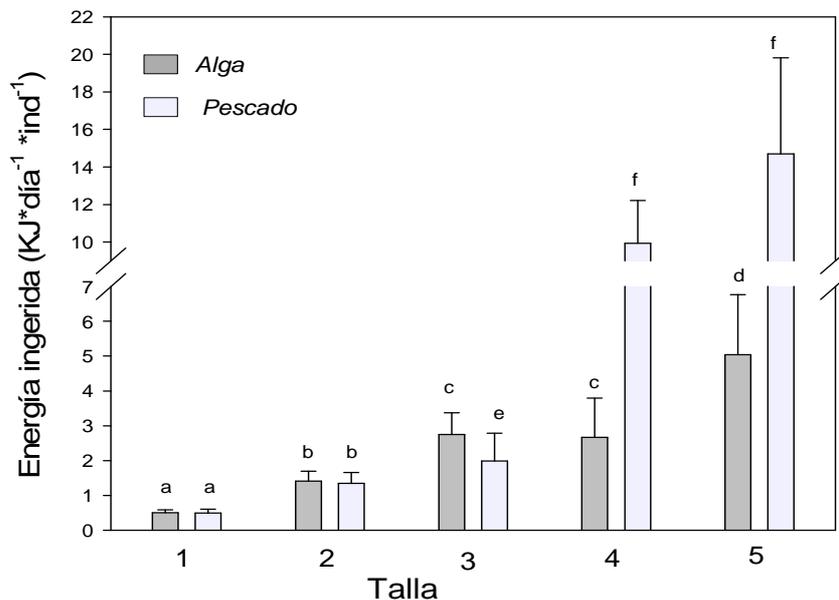


Figura 3: *T. dentatus*. Energía ingerida (C) (KJ*día⁻¹ *individuo⁻¹) en diferentes dietas y tallas. Valores promedio + desviación estándar. Letras distintas sobre barras indican diferencias estadísticamente significativas (P<0,05) entre los tratamientos.

3.2. TASA DE BIODEPOSICION

Se observaron diferencias significativas entre tallas (F= 284,6; P< 0,001), entre ambas dietas (F= 14,3; P< 0,001) e interacción dieta talla (F= 6,7; P< 0,001). La tasa de biodeposición de los animales de ambas dietas aumentó significativamente con la talla (Fig. 4), sin embargo entre las tallas 4 y 5 en igual dieta, la energía perdida por fecas fue similar. La energía perdida por biodeposición no mostró diferencias entre dietas, pero si entre tallas 1, 2 y 3 (talla1: 1,53 ± 0,4 J y

1,48 ± 0,48 J, talla 2: 8,3 ± 5,4 J y 5,8 ± 2,7 J y talla 3: 26,3 ± 7,2 J y 37,5 ± 10 J con alga y pescado, respectivamente). En general, en las tallas 4 y 5 las pérdidas por biodeposición fueron mayores con la dieta alga que con la pescado (talla 4: 120,3 ± 72,3 J y 53,9 ± 16,1 J y talla 5: 179 ± 32,3 J y 56,8 ± 17,2 J para la dieta alga y pescado, respectivamente).

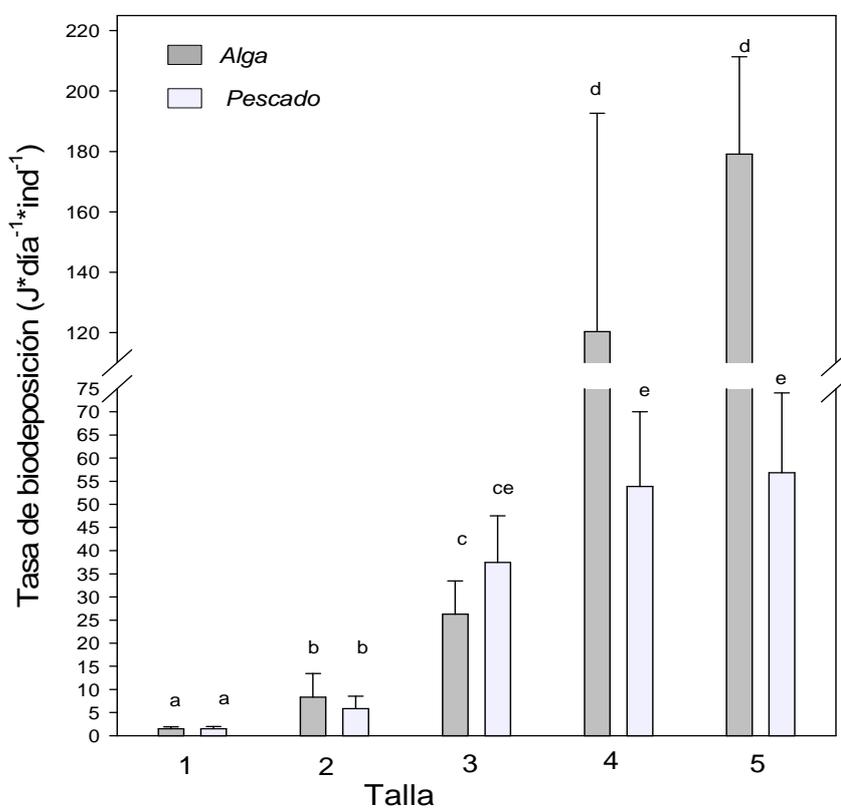


Figura 4: *T. dentatus*. Tasa de biodeposición (F) ($\text{J}\cdot\text{d}\text{a}\text{a}^{-1}\cdot\text{ind}^{-1}$) en diferentes dietas y tallas. Valores promedio + desviación estándar. Letras distintas sobre barras indican diferencias estadísticamente significativas ($P < 0,05$) entre los tratamientos.

3.3. EFICIENCIA DE ASIMILACION

En general, la eficiencia de asimilación disminuyó con el aumento del tamaño corporal en ambas dietas ($F= 39,132$; $P< 0,001$) registrando valores promedios en las tallas 1 y 2 de 94% y de 76% en las tallas 3, 4, y 5 para la dieta animal (Fig. 5). En la dieta alga la eficiencia de asimilación disminuyó drásticamente de valores desde 84% en las tallas 1 y 2 a 48% aproximadamente para las tallas 3, 4 y 5. Además dentro de las mismas tallas se observaron diferencias estadísticamente significativa en la eficiencia para asimilar la dieta alga respecto a la de pescado en las cinco tallas ($F= 89,816$; $P= 0,054$).

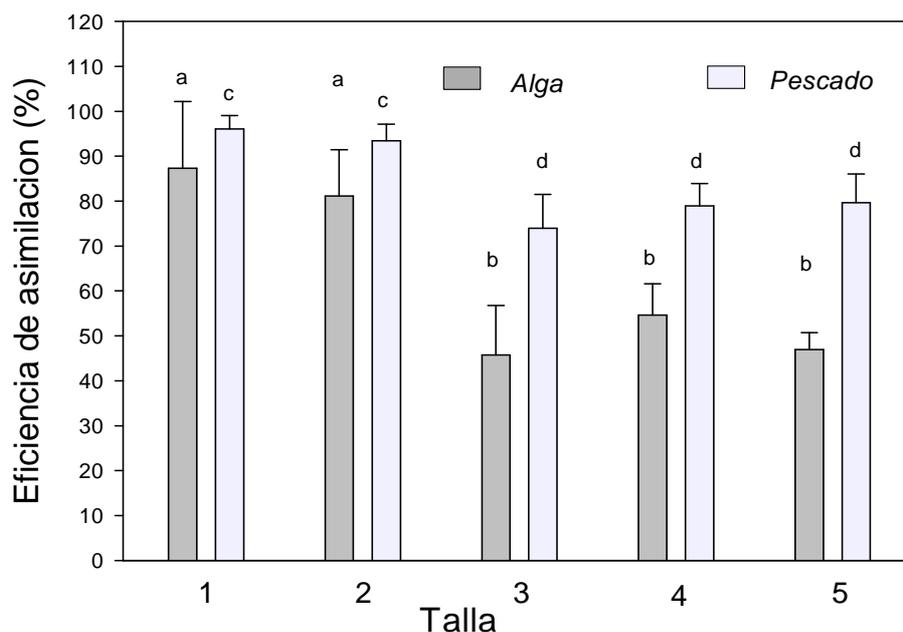


Figura 5: *T. dentatus*. Eficiencia de asimilación (AE) (%) en diferentes dietas y tallas. Valores promedio + desviación estándar. Letras distintas sobre barras indican diferencias estadísticamente significativas ($P<0,05$) entre los tratamientos.

3.4. TASA DE ASIMILACION

Se observaron diferencias significativas entre tallas ($F= 187,577$; $P< 0,001$), dietas ($F= 31,116$; $P< 0,001$) y la interacción entre dietas y tallas ($F= 21,456$; $P< 0,001$) en la tasa de asimilación. En general, la tasa de asimilación de ambos alimentos aumentó significativamente con la talla, sin embargo entre las tallas 3 y 4 de dieta alga, la tasa de asimilación fue similar, al igual que entre las tallas 2 y 3 así como entre la 4 y 5 de la dieta pescado (Fig. 6). La energía promedio asimilada por día en la talla 1 fue similar entre ambas dietas, bordeando los $0,49 \pm 0,08$ KJ, al igual que en la talla 2 con valores cercanos a $1,37 \pm 0,29$ KJ. A partir de la talla 3 se observaron diferencias en la energía asimilada, registrándose valores promedio de $1,95 \pm 0,79$ KJ con pescado, y $2,7 \pm 0,6$ KJ para la dieta alga. La talla 4 presentó valores muy cercanos a la talla 3 con dieta alga ($2,55 \pm 1,1$ KJ). En la talla 5 con alga se observó una tasa de asimilación de $4,86 \pm 1,72$ KJ esto fue bajo en comparación a lo observado para la dieta pescado de la talla 4 y 5 con valores medios de $9,8 \pm 2,3$ y $14,6 \pm 5,1$ KJ respectivamente, entre las cuales no se observó diferencias.

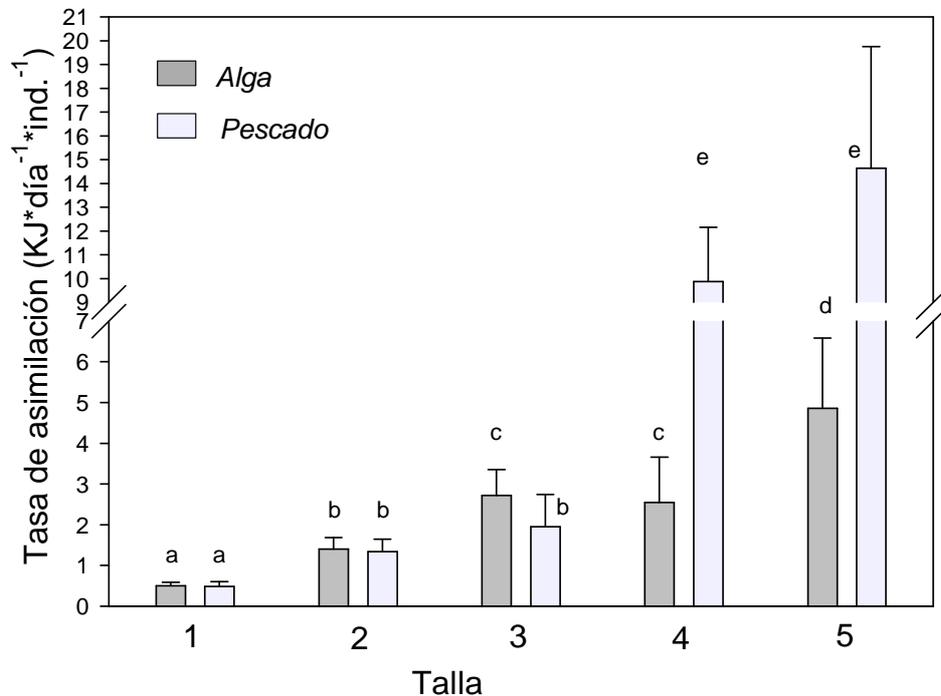


Figura 6: *T. dentatus*. Tasa de asimilación (A) ($\text{KJ} \cdot \text{día}^{-1} \cdot \text{individuo}^{-1}$) en diferentes dietas y tallas. Valores promedio + desviación estándar. Letras distintas sobre barras indican diferencias estadísticamente significativas ($P < 0,05$) entre los tratamientos.

3.5. TASA DE RESPIRACIÓN

Se observaron diferencias significativas en la tasa respiratoria entre tallas ($F = 359,178$; $P < 0,001$), dietas ($F = 3,886$; $P = 0,054$) y en la interacción de ambas ($F = 8,857$; $P < 0,001$). La pérdida de energía por respiración de ambas dietas aumentó significativamente con la talla, excepto en las tallas 4 y 5 de dieta alga (Fig. 7). La energía promedio respirada por día en la talla

1 fue de $0,12 \pm 0,044$ KJ y $0,051 \pm 0,021$ KJ para la dieta alga y pescado, respectivamente. No se observaron diferencias en la energía respirada en la talla 2 para ambas dietas bordeando los $0,39 \pm 0,17$ KJ, diferente a lo observado para la talla 3 en donde la pérdida de energía con la dieta alga superó significativamente la pérdida con pescado ($1,15 \pm 0,080$ KJ y $0,625 \pm 0,101$ KJ, respectivamente). En la talla 4 no se encontraron diferencias en la tasa respiratoria con dietas alga y carne ($2,77 \pm 1,1$ KJ y $3,536 \pm 0,514$ KJ respectivamente), mientras que la talla 5 registra valores de energía respirada de $4,53 \pm 0,51$ KJ con dieta alga y $7,27 \pm 0,73$ KJ con pescado.

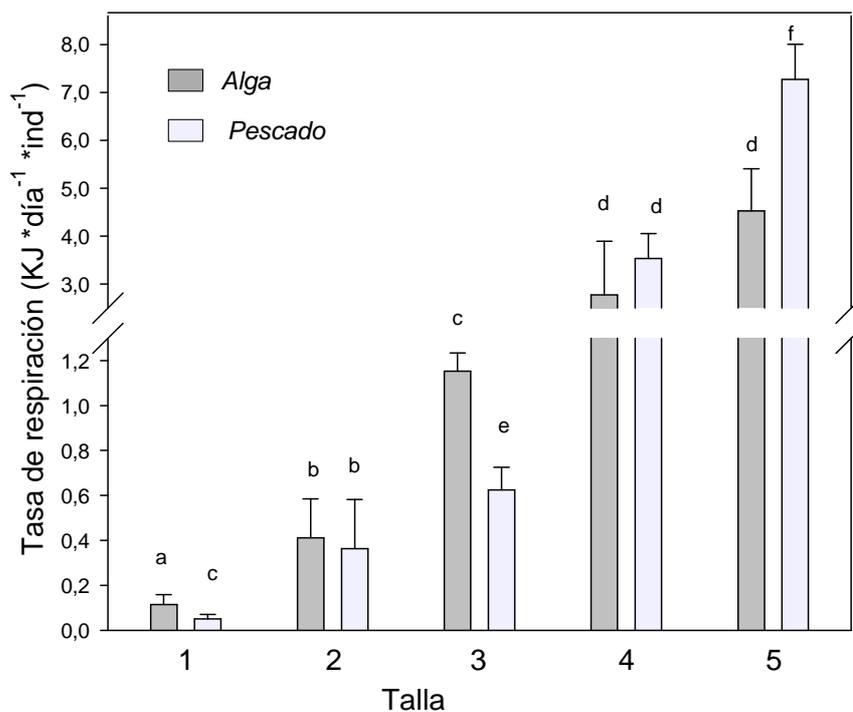


Figura 7: *T. dentatus*. Tasa de respiración (R) (KJ*día⁻¹*individuo⁻¹) en diferentes dietas y tallas. Valores promedio + desviación estándar. Letras distintas sobre barras indican diferencias estadísticamente significativas (P<0,05) entre los tratamientos.

3.6. TASA DE EXCRECIÓN

Se observaron diferencias significativas en la tasa de excreción entre tallas ($F= 839,430$; $P< 0,001$), dietas ($F= 133,463$; $P= 0,054$) e interacción entre ambas ($F= 44,980$; $P< 0,001$). La pérdida de energía diaria por excreción de ambas dietas aumentó significativamente con la talla (Fig. 8). En general, hasta la talla 3 se observó una tasa de excreción significativamente mayor con la dieta pescado (talla 1 de $0,48 \pm 0,13$ J y $3,1 \pm 0,8$ J, talla 2 de $2,22 \pm 1,18$ J y $18,9 \pm 6,4$ J y la talla 3 con 9 ± 4 J y $45 \pm 6,8$ J con dieta alga y pescado, respectivamente). En la talla 4 la excreción, con ambas dietas, resultó ser similar (256 ± 56 J para alga y 200 ± 77 J para pescado). La tasa de excreción en la talla 5 fue mayor cuando los individuos consumieron alga 1563 ± 284 J y de 899 ± 230 J con pescado.

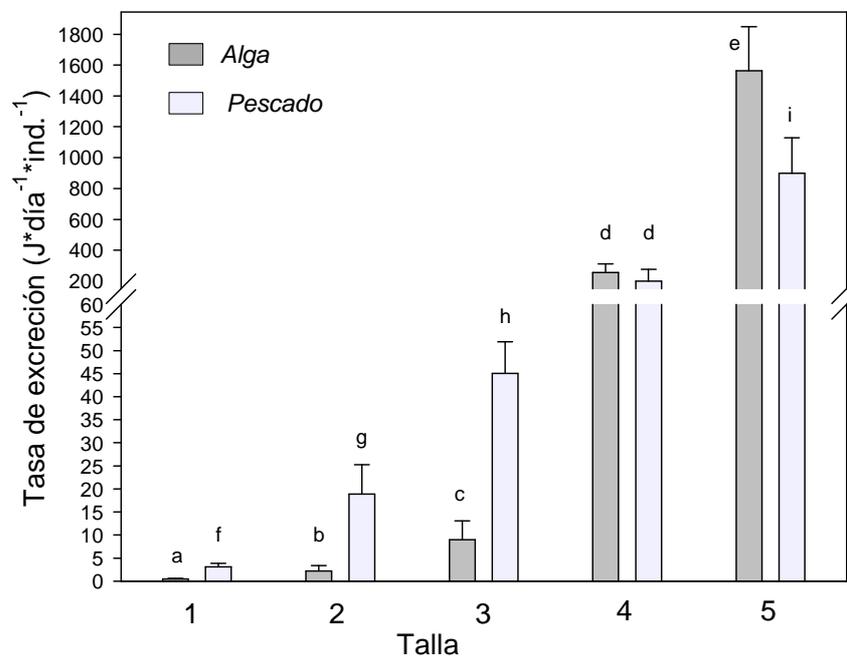


Figura 8: *T. dentatus*. Tasa de excreción (U) ($J \cdot \text{día}^{-1} \cdot \text{individuo}^{-1}$) en diferentes dietas y tallas. Valores promedio + desviación estándar. Letras distintas sobre barras indican diferencias estadísticamente significativas ($P < 0,05$) entre los tratamientos.

3.7. RAZON O/N

La relación O/N mostró diferencias significativas entre tallas ($F = 88,87$; $P < 0,001$) y dietas ($F = 128,048$; $P < 0,001$). En la relación oxígeno/nitrógeno se observaron valores altos para la dieta alga, superiores a 200 en las tallas 1, 2 y 3 y significativamente más bajos en la talla 4 y 5 (17,5

y 4,5, respectivamente) (Fig. 9). La relación O/N en los individuos alimentados con pescado, hasta la talla 4, bordeó valores de 25. Diferentes a los observados en la talla 5 con pescado, con un valor de este índice de 13.

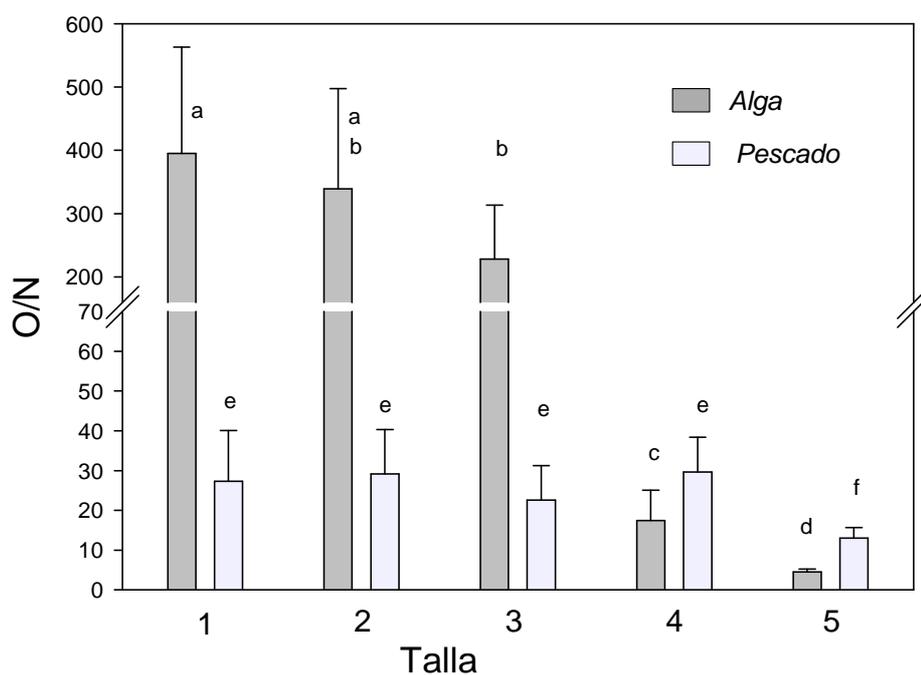


Figura 9: *T. dentatus*. Relación O/N en diferentes dietas y tallas. Valores promedio + desviación estándar. Letras distintas sobre barras indican diferencias estadísticamente significativas ($P < 0,05$) entre los tratamientos.

3.8. POTENCIAL DE CRECIMIENTO (SFG)

Se observaron diferencias significativas en el potencial de crecimiento entre tallas ($F= 9,478$; $P< 0,001$) y dietas ($F= 41,063$; $P= 0,054$). El potencial de crecimiento aumentó con la talla en los animales alimentados con pescados (Fig. 10), sin embargo, no se observaron diferencias entre las tallas 2 y 3 además de las tallas 4 y 5 para esta dieta. En los individuos alimentados con alga se observaron diferencias entre la talla 1 y 2 pero no entre la 2 y 3. Del mismo modo, no se observaron diferencias entre la talla 4 y 5, las que presentaron potencial de crecimiento negativo, sin diferencias estadísticas con el SFG de la talla 1. Se obtuvieron valores similares SFG entre individuos alimentados con dieta alga y pescado dentro de la talla 1 ($0,385 \pm 0,103$ KJ y $0,434 \pm 0,115$ KJ respectivamente). En la talla 2 y 3 no se observó diferencia entre ambas dietas, ($0,987 \pm 0,366$ KJ y $0,955 \pm 0,404$ KJ, $1,560 \pm 0,651$ KJ y $1,280 \pm 0,833$ KJ; talla 2, 3 dieta alga y pescado, respectivamente). En las tallas 4 y 5 se observó potencial de crecimiento similar para cada dieta, ambas tallas presentaron potenciales de crecimiento negativo cuando fueron alimentadas con dieta alga ($-0,486 \pm 2,115$ KJ y $-1,236 \pm 1,450$ KJ respectivamente) y positivo cuando los individuos fueron alimentados con pescado ($6,144 \pm 2,650$ KJ y $6,474 \pm 5,161$ KJ, tallas 4 y 5 respectivamente). Se analizaron los datos anteriores para obtener proporciones de SFG respecto a la energía asimilada en cada talla obteniéndose que los individuos de *T. dentatus* alimentados con dieta alga en general disminuyen el potencial de crecimiento a medida que la talla aumenta (Fig. 11) registrando proporciones, respecto a la energía asimilada aproximadas a un 77%, 70.5%, 57.3%, -14% y -17% para las tallas 1, 2, 3, 4 y 5, respectivamente. Los

tratamientos alimentados con pescado también presentaron una disminución en el potencial de crecimiento con el aumento de la talla (Fig. 12) aunque esta disminución porcentual fue menor, observándose valores en porcentaje respecto al total de energía asimilada de 88,9%, 71%, 66%, 62% y 44% para las tallas 1, 2, 3, 4 y 5, respectivamente.

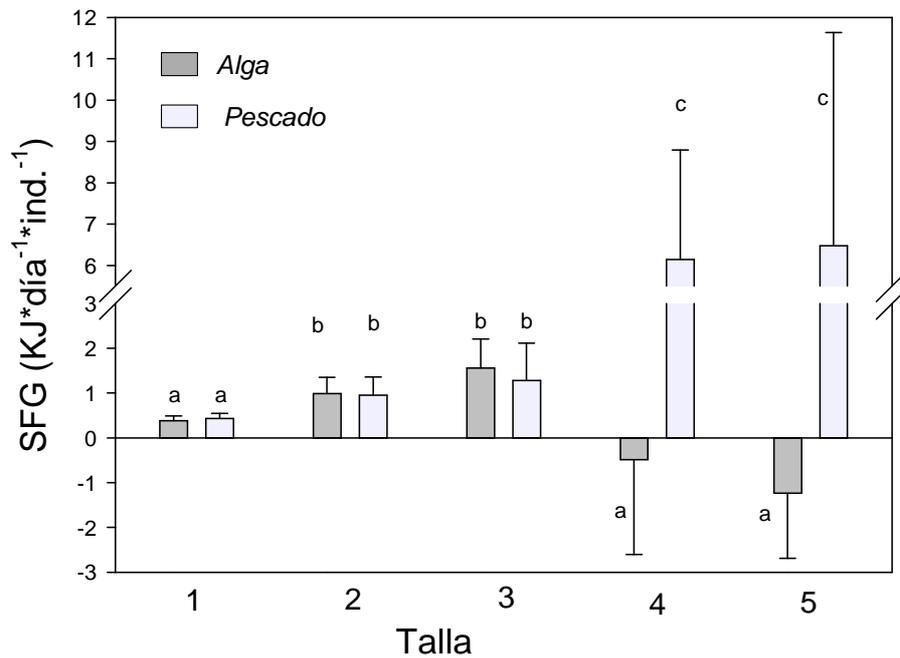


Figura 10: *T. dentatus*. Potencial de crecimiento (SFG) (P) (KJ*día⁻¹ *individuo⁻¹) en diferentes dietas y tallas. Valores promedio + desviación estándar. Letras distintas sobre barras indican diferencias estadísticamente significativas (P<0,05) entre los tratamientos.

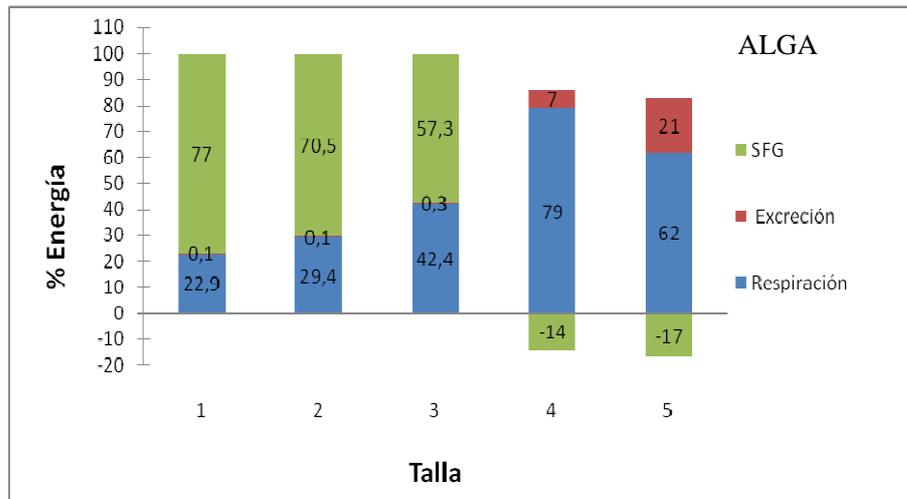


Figura 11: Porcentaje de pérdida en respiración, excreción y energía destinada a potencial de crecimiento en base a la energía asimilada, correspondiente a la dieta alga.

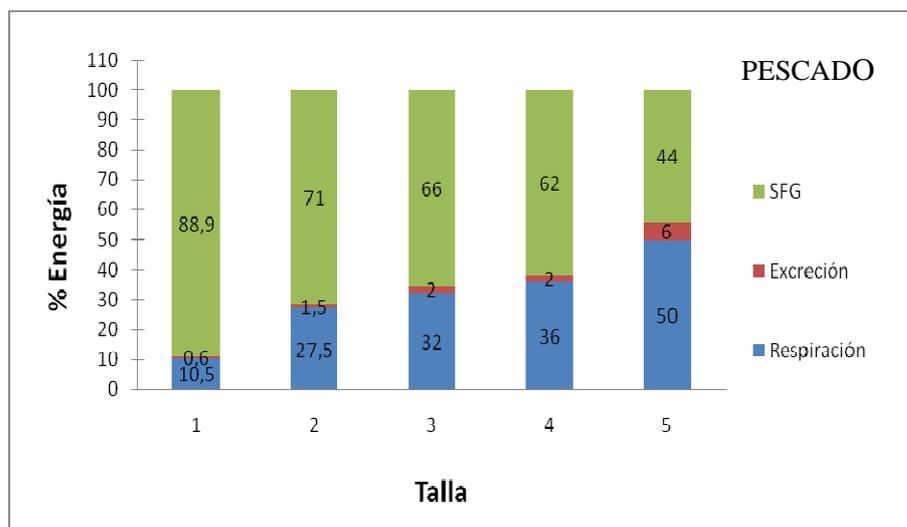


Figura 12: Porcentaje de pérdida en respiración, excreción y energía destinada a potencial de crecimiento en base a la energía asimilada, correspondiente a la dieta pescado.

3.9. COCIENTE BRUTO Y NETO DE PRODUCCION

En general, los índices K_1 y K_2 disminuyen con el aumento de la talla del individuo (K_1 : $F=18,978$; $P<0,001$ y K_2 : $F=18,143$; $P<0,001$) y variaron según la dieta (K_1 : $F=26,790$; $P<0,001$ y K_2 : $F=26,185$; $P<0,001$). El K_1 y K_2 fueron muy similares debido a que las pérdidas de energía por fecas no fueron importantes. Las tallas 4 y 5 alimentadas con dieta vegetal registraron valores negativos de eficiencia -18%, -24% en K_1 (Fig. 13) y -19%, -25% en K_2 (Fig. 14). Para las tallas 1, 2 y 3 no existieron diferencias entre las dietas ni entre tallas para ambos índices. Además se observaron en ambos índices diferencias entre las tallas 1 y 5 de los tratamientos con pescado ($88,7 \pm 4,8\%$ y $44 \pm 26\%$, respectivamente).

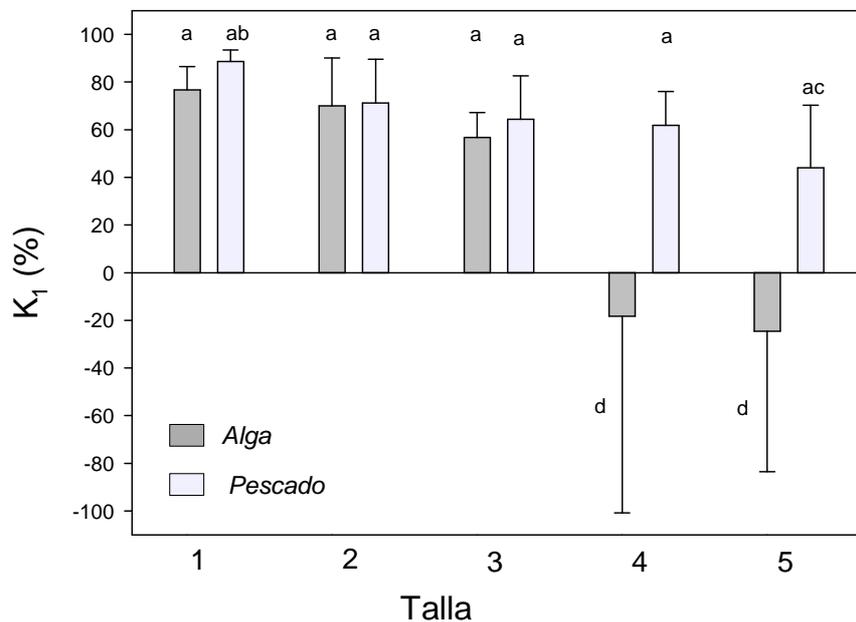


Figura 13: *T. dentatus*. Cociente de producción bruto expresado en porcentaje. Valores presentados corresponden a la media \pm desviación estándar. Letras distintas sobre barras indican diferencias estadísticamente significativas ($P<0,05$) entre los tratamientos.

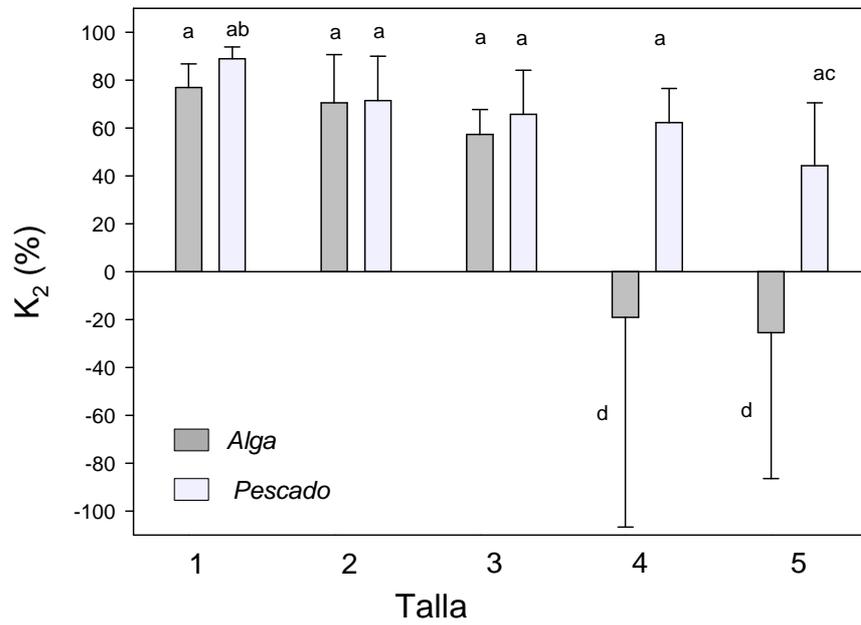


Figura 14: *T. dentatus*. Cociente de producción neto expresado en porcentaje. Valores presentados corresponden a la media \pm desviación estándar. Letras distintas sobre barras indican diferencias estadísticamente significativas ($P < 0,05$) entre los tratamientos.

4. DISCUSION

La transición de estadios planctónicos a bentónicos provoca cambios drásticos en los hábitos de alimentación, en *Litopenaeus vannamei*, solo las primeras etapas de vida (larval a juvenil) tienen tendencia a la herbivoría (Lemos & Rodriguez, 1998). Algo similar se observa en los diferentes estadios de desarrollo bentónico de *T. dentatus*. En las tallas pequeñas (talla 1 y 2) la tasa de ingestión de energía de los individuos alimentados con alga es similar a los con pescado, en la talla 3 se observó un aumento significativo de ingestión de alga respecto al pescado de un 27%, sin embargo la ingestión en la talla 4 y 5 aumenta considerablemente con la dieta pescado, la ingesta con dieta alga representa solo un 26% de lo que *T. dentatus* consume de pescado en la talla 4 y un 34% de lo que consume en pescado en la talla 5. Se ha demostrado que si no hay requerimiento energético de carbohidratos como azúcares simples, estos podrían tener un efecto nocivo para algunas especies, como para juveniles de *L. vannamei* (Cuzón *et al*, 2004, Rosas *et al*, 2006), lo que eventualmente podría estar sucediendo en estas tallas mayores de *T. dentatus*.

Los lípidos en *L. vannamei* no son necesarios en niveles por sobre los 8.5% en juveniles, este porcentaje es suficiente para cubrir los requerimientos de ácidos grasos esenciales y fosfolípidos (Cuzón *et al*, 2004). Frente a esto, dado que se desconocen los requerimientos nutricionales de *T. dentatus*, se puede decir que ambas dietas utilizadas en el experimento son bajas en el contenido de lípidos cuya proporción podría ser más importante en las tallas mayores dónde se ha demostrado que la concentración de lípidos es importante para la reproducción, tejido, y hormonas (Giese, 1966; Rosas *et al*, 2006).

El aporte proteico de la dieta pescado es el doble que el de alga, sin embargo, aunque la cantidad de proteína de *M. pyrifera* no es alta, es importante destacar que la calidad de la misma es adecuada, ya que contiene nueve de los diez aminoácidos considerados como esenciales para los crustáceos (Casas *et al*, 2002).

Diferentes tipos de alimento requieren distintos tiempos para la digestión (Williams, 1981). Un incremento en la tasa de ingestión con niveles más bajos de proteína en la dieta, como es el caso de la talla 3 con *M. pyrifera* (ingestión de 3,9 y 2,8 mg peso seco* h^{-1} *ind $^{-1}$), podría provocar un gasto de energía alto y al mismo tiempo una disminución en la absorción de aminoácidos producto de un paso más rápido del alimento por el sistema digestivo por la alta tasa de biodeposición en comparación a la dieta pescado, lo que afecta la asimilación de nutrientes (Pascual *et al*, 2004). Si bien los individuos sometidos a la dieta alga en la talla 4 y 5 ingirieron una menor cantidad de alimento en proporción a la dieta pescado, la tasa de bideposición es 4,4 y 6,5 veces mayor respectivamente, así como también en las tallas 1, 2 y 3 se observó una tasa de bideposición 1.5, 2.3 y 1.6 veces mayor cuando los individuos eran alimentados con alga. Sin embargo, en todas las tallas, las pérdidas de energía producto de la bideposición no fué considerable, las perdidas no superaron el 5% de la ingestión.

La eficiencia de asimilación o proporción de los alimentos ingeridos que no se pierden en fecas depende del tipo de alimentación de cada especie donde animales carnívoros presentan mayores eficiencias de asimilación (> 85%) (Welch, 1968). En general, altos valores de eficiencia de

asimilación son comunes en crustáceos carnívoros como *Palaemon serratus* (90,5 y 83,2 % encontrados por Forster & Gabbott (1971)) o *Palaemonetes pugio* (88,2 y 81,4 % encontrados por Morgan (1980)), frente a los animales acuáticos herbívoros ectotermos, que consumen macrófitas, los que tienen una eficiencia de asimilación entre 30 a 60 % (Wilmer *et al*, 2000). La eficiencia de asimilación con pescado coincide con la literatura observándose valores de eficiencia sobre el 90% en las tallas 1 y 2 y muy cercanos a 80% en las tallas 3, 4 y 5 para la dieta pescado. Para la dieta alga en la talla 1 y 2 la eficiencia de asimilación también fue alta para ser una dieta vegetal (>80%), sin embargo, en las tallas 3, 4 y 5 la eficiencia de asimilación disminuyó considerablemente a valores cercanos al 50%. Esto podría deberse a que ciertos organismos adaptan su fisiología digestiva a diferentes estrategias de alimentación durante su desarrollo, siendo algunas dietas más importantes en ciertas etapas de vida (Harms *et al*, 1991,1994; Jones, 1998).

La baja eficiencia de asimilación que se muestra en las tallas 4 y 5 con la dieta alga podría deberse a una variación en la actividad enzimática durante el desarrollo de los animales descrito para un importante número de especies (Dall & Moriarty, 1983; Harms, 1991; Jones, 1998; Cuzón *et al*, 2004; Tesche & Saborowski, 2005; Navarrete *et al*, 2006; Saborowski *et al*, 2006; Rotllant *et al*, 2008; Sainz & Cordova, 2009; Andrés *et al*, 2010). Por ejemplo, *Maja brachydactyla* presenta variaciones en la actividad de la quitinasa durante la ontogenia larval y postlarval (Andrés *et al*, 2010), los jugos gástricos en *L. santolla* mostraron alta actividades de una variedad de enzimas digestivas incluyendo fosfatasas, carbohidrasas, así como endo y

exopeptidasas que varían con los estadios de vida, lo que les permite digerir eficazmente y utilizar una gran variedad de recursos alimenticios (Saborowski *et al*, 2006). Harms *et al*, (1991) describe que todos los estadios larvales de *Hyas araneus* son capaces de consumir microalgas, pero esta eficiencia disminuye claramente en estadios de postlarvas y juvenil, por lo que se presume que para estos estadios es solo una fuente adicional de energía, como lo postulado para *T. dentatus* en las tallas 4 y 5 alimentados con alga, estas compensaciones alimenticias se han observado en crustáceos herbívoros y carnívoros (Cruz-Rivera & Hay, 2000a, 2001; Thongtham & Kristensen, 2005; Prince *et al*, 2006).

Un factor endógeno determinante en la tasa metabólica es el tamaño corporal (Gillooly *et al*, 2001). En general, los individuos más grandes tienen una menor tasa metabólica que los individuos más pequeños cuando estas son expresadas por gramo de animal. Si observamos las pérdidas energéticas producto de la respiración vemos que el consumo de oxígeno varía según la dieta y aumenta significativamente con la talla, además esta pérdida energética aumenta proporcionalmente a mayores tamaños corporales. La respiración disminuyó con respecto a un incremento en los niveles de proteína de la dieta, lo que indica que los individuos alimentados con elevados niveles de proteína son metabólicamente más eficientes porque utilizan menos energía para mantener la tasa metabólica rutinaria, como lo descrito para *Penaeus vannamei* (Pascual *et al*, 2004).

En la fisiología energética de invertebrados, los costos de la excreción representan sólo una pequeña porción de las pérdidas energéticas de los organismos. Estas tasas de excreción están

influenciadas por una serie de factores endógenos y exógenos como la temperatura, peso corporal, tasa de alimentación, sexo entre otras. (Quarmby, 1985; Crear & forteth, 2002). Las pérdidas energéticas producto de la excreción de amonio en general no fueron elevadas. Los animales de las tallas 4 y 5 alimentados con pescado registraron valores de energía perdida de 2 y 6% respectivamente y los individuos alimentados con alga presentaron valores de 7 y 21% de pérdida en relación a la energía asimilada. Los valores mas bajos en general, con la dieta pescado evidencian que *T. dentatus* utiliza las proteínas, que se encuentran en mayor proporción en el pescado, como sustrato metabólico. Las demás tallas no superaron el 1% de perdidas por excreción en relación a la energía asimilada.

La relación O/N en las tallas 1, 2 y 3 de los animales alimentados con alga fué muy alta, superando valores de 200. El estrés causa como efecto secundario un aumento en la tasa respiratoria, reacción agresiva y un exceso de utilización de reservas de energía como glicógeno (Lucas, 1996). En este caso la relación O/N tan elevada en estas tallas podría estar generado por efecto del estrés descrito anteriormente o por efecto de la utilización de carbohidratos como sustrato energético (Mayzaud & Conover, 1988; Lucas, 1996; Brown, 2006). En Rosas *et al*, (2001) se observa que una dieta alta en carbohidratos genera una alta tasa de respiración lo que generaría O/N más grandes. En este trabajo no se consideró la cuantificación de un índice fisiológico específico que permita directamente dar cuenta del metabolismo de carbohidratos como sustrato energético, como sería la cuantificación de un índice *RQ*. Las tallas 1, 2, 3 y 4 de la dieta pescado presentaron valores entre 23 y 29 evidenciando la utilización principalmente de

proteína y parcialmente lípido como sustrato energético, la talla 5 reporta un valor O/N de 13 lo que indica que el sustrato que metaboliza es mayoritariamente proteína. Dall & Smith, (1986) observaron que la excreción de amonio de *Penaeus esculentus* aumenta considerablemente cuando los animales son mantenidos en ayuno por 5 días, lo que provoca una disminución en la relación O/N, quedando en evidencia el uso de las proteínas como fuente de energía metabólica de reserva. La glándula digestiva o hepatopáncreas es el principal órgano de absorción y reserva de nutrientes (Cuzón *et al*, 2004), frente a una insuficiencia nutricional o ayuno prolongado se comenzaría a ser uso de este órgano. Esta situación es la que parece estar ocurriendo con los individuos experimentales. Al parecer la mala nutrición o aprovechamiento de energía provocada por la ingesta de algas durante el periodo de aclimatación y medición (35 días aprox.) provocó, en la talla 4 y principalmente en la 5, un aumento en la excreción de amonio en *T. dentatus* y por tanto una disminución de la relación O/N a valores cercanos de 4,5, por lo que estaría consumiendo sus proteínas de reserva. Esto se corrobora con el SFG negativo para estas tallas.

Las dietas vegetales son difíciles de digerir, sin embargo, los crustáceos herbívoros son capaces de utilizar eficientemente material vegetal como su principal fuente de nutrientes, debido a la variedad de enzimas además de la actividad bacteriana simbiótica mantenida en el intestino que permite que los alimentos queden disponibles para la absorción (Gulmann & Mullineaux, 2001; Zimmer *et al*, 2001; Kimura *et al*, 2002; Linton & Greenaway, 2007). Sin embargo cuando los animales presentan tendencia omnívora, una mono dieta a base de algas por periodos prolongados podría generar inconvenientes en el individuo. Lo que queda manifiesto en las tallas 4 y 5 de los animales alimentados con alga, en las que se observa una baja tasa de

ingestión así como de eficiencia de asimilación producto de el aumento de la tasa de bideposición, además de perdidas en respiración y excreción por sobre la energía ingerida, genera como consecuencia un potencial de crecimiento negativo para estas tallas de un -14 y -17% respectivamente en proporción a la energía asimilada. No así en las tallas 1, 2 y 3, en esta misma dieta, en donde los potenciales de crecimiento son positivos registrándose un 77, 70.5 y 57.3% respectivamente de energía destinada a crecimiento en proporción a la energía asimilada. El potencial de crecimiento registrado en los animales alimentados con pescado fue positivo en todas las tallas lo que quiere decir que el pejerrey resulta ser un alimento adecuado energéticamente. Cuando una dieta no cumple las demandas nutricionales de energía, en camarones peneidos por ejemplo, se utilizan siempre los aminoácidos como fuente de energía metabólica. Esto genera un crecimiento limitado ya que en este caso podrían incluso utilizarse los aminoácidos esenciales como fuente de energía metabólica o perderse en el exceso de fecas (Rosas, 2006), incluso el sistema inmune podría verse disminuido debido a que si los niveles de proteína en la hemolinfa son sub-óptimos la cantidad de hemocitos disminuye y con esto la capacidad de fagocitosis celular (Pascual *et al*, 2004).

Uno de los principales costos en la producción intensiva de especies acuícolas es el alimento para la engorda, debido al encarecimiento de sus componentes, principalmente la proteína animal. *T. dentatus* se presenta como un crustáceo ideal para poner a prueba las tolerancias a los diferentes niveles de composición nutricional tanto de origen vegetal como animal. La fabricación de pellet de bajo costo para el cultivo como lo sería con proteína vegetal, a la cual *T. dentatus* demostró

tolerancia por lo menos hasta la talla 3, es una gran ventaja pensando en su posible cultivo, tal como se ha incluido proteínas vegetales en dietas de salmones y camarones peneidos.

Finalmente, con los resultados obtenidos podemos decir que, existen procesos compensatorios entre las variables del balance de energía producto de la ingestión de alimento (vegetal v/s animal), durante el desarrollo bentónico de *T. dentatus*. Si bien, esta afirmación no es generalizada para todas las tallas, si lo es en la talla 3 en la que se observó claramente un aumento en la tasa de ingestión de la dieta con menos energía (alga) y una disminución de la biodeposición. Lo anterior es importante puesto que, aún con la baja eficiencia de asimilación, la tasa de asimilación es superior a la dieta pescado. Y aún con la alta energía perdida en respiración producto de la elevada ingesta, el balance de energía se compensó, por lo que el potencial de crecimiento fue muy similar a la dieta de pescado. A pesar de que la ingesta en peso seco de alga es levemente superior a la de pescado, en las tallas 1 y 2 los individuos parecen no necesitar compensar el balance ingiriendo mas alga, debido a que las capacidades digestivas son suficientes para aprovechar este alimento y lograr un SFG similar que con la dieta pescado.

5. CONCLUSION

T. dentatus presenta adaptaciones fisiológicas para el aprovechamiento de *M. pyrifera* como energía nutricional, sin embargo en determinadas tallas (4 y 5) la ingestión exclusivamente de este alimento genera un potencial de crecimiento negativo. Esto no ocurre con la dieta de *O. regia*, la que presentó valores positivos en todas las tallas pero disminuyendo la proporción a medida que aumenta el tamaño corporal.

El presente trabajo entrega información valiosa para un eventual cultivo, tal como la estimación de potencial de crecimiento de *T. dentatus* en las condiciones y tallas evaluadas, volúmenes de alimento necesario por unidad de tiempo y animal, impacto ambiental asociado a tasas de biodeposición y eficiencias de asimilación dependiendo de la dieta, requerimientos mínimos de oxígeno en el agua, dimensionamiento de biofiltros para sistemas de recirculación, entre otras.

6. BIBLIOGRAFIA

Andrés, M., Gisbert, E., Díaz, M., Moyano, F., Estévez, A. & Rotllant, G. 2010. Ontogenetic changes in digestive enzymatic capacities of the spider crab, *Maja brachydactyla* (Decapoda: Majidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 389: 75–84.

Anger, K. 2001. The Biology of Decapod Crustacean Larvae. Von, R. (Ed.). *Crustacean Issues*

Bjorndal, K.A. 1991. Diet mixing: nonadditive interactions of diet items in an omnivorous freshwater turtle. *Ecology* 72: 1234–1241.

Brown A.C. 2006. Effect of natural and laboratory diet on O : N ratio in juvenile lobsters (*Homarus americanus*). *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 144. 93– 97.

Buck, T.L., Breed, G.A., Pennings, S.C., Chase, M.E., Zimmer, M. & Carefoot, T.H. 2003. Diet choice in an omnivorous salt-marsh crab: different food types, body size, and habitat complexity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 292: 103–116.

Calder, III W.A. 1984. *Size, Function, and Life History*. Harvard

Calow, P. 1977. Conversion efficiencies in heterotrophic organisms. *Biological Reviews* 52: 85-409.

Camilleri, J. 1989. Leaf choice by crustaceans in a mangrove forest in Queensland. *Marine Biology* 102: 453– 459.

Cannicci, S., Gomei, M., Dahdouh-Guebas, F., Rorandelli, R. & Terlizzi, A. 2007. Influence of seasonal food abundance and quality on the feeding habits of an opportunistic feeder, the intertidal crab *Pachygrapsus marmoratus*. *Marine Biology* 151(4): 1331-1342.

Casas, M., Hernández, C., Aguila, R., González, B., Marín, A., Rodríguez, S., Carrillo, S., Pérez, F., Cruz, E., Rique, M. & Tapia, M. 2002. *Sargassum spp.* como fuente potencial de alimento para camarón. Informe Técnico Final. CGPI. Instituto Politécnico Nacional, 34 pp.

Conover, R.J. 1966. Assimilation of organic matter by zooplankton. *Limnology and Oceanography* 11: 338- 345.

Crear, B.J. & Forteath, G.N. 2002. Feeding has the largest effect on the ammonia excretion rate of the southern rock lobster, *Jasus edwardsii*, and the western rock lobster, *Panulirus cygnus*. *Aquacultural Engineering* 26: 239 – 250.

Cruz-Rivera, E., Hay, M. 2000. Can quantity replace quality? Food choice, compensatory feeding, and fitness of marine mesograzers. *Ecology* 81, 201–219.

Cruz-Rivera, E., Hay, M. 2001. Macroalgal traits and the feeding and fitness of an herbivorous amphipod: the roles of selectivity, mixing, and compensation. *Mar. Ecol., Prog. Ser.* 218, 249–266.

Cuzon, G., Lawrence, A., Gaxiola, G., Rosas, C. & Guillaume, J. 2004. Nutrition of *Litopenaeus vannamei* reared in tanks or in ponds. *Aquaculture* 235: 513–551.

Dahdouh-Guebas, F., Vernier, M., Tack, J.F. & Koedam, N. 1997. Food preferences of *Neosarmatium meinerti* de Man (Decapoda: Sesarminae) and its possible effect on the regeneration of mangroves. *Hydrobiologia* 347: 83–89.

Dall, W. & Moriarty, D. 1983. Functional aspects of nutrition and digestion. In: Mantel LH, editor. *The biology of Crustaceans*, Vol. 5. Internal anatomy and physiological.

Dall, W., Smith, D.M. 1986. Oxygen consumption and ammonia-N excretion in fed and starved tiger prawns *Penaeus esculentus* Haswell. *Aquaculture* 55, 23–33.

Dudgeon, D., Ma, H. & Lam, P. 1990. Differential palatability of leaf litter to four sympatric isopods in a Hong Kong forest. *Oecologia* 84: 398–403.

Elliot, J.M. & Davison, W. 1975. Energy equivalents of oxygen consumption in animal energetics. *Oecologia* 19: 195-201.

Elnor, R.W. & Hughes, E.N. 1978. Energy maximization in the diet of the shore crab, *Carcinus maenas*. *Journal of Animal Ecology* 47: 103–116.

FAO. 1998. Composición química. In: El pescado fresco; su calidad y cambios de su calidad. Documento técnico de pesca. N° 348. (ed. Huss, H.H.). Roma.

Forster, J.M. & Gabbott, P.A. 1971. The assimilation of nutrients from compounded diets by the prawns *Palaemon serratus* and *Pandalus platyceros*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 51: 943-961.

Giese, A.C. 1966. Lipids in the economy of marine invertebrates. *Physiol. Rev.* 46, 244–291.

Gillooly, J.F., Brown, J.H., West, G.B., Savage, V.M. & Charnov, E.L. 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science* 293: 2248–2251.

Gnaiger, E. & Forstner, H. 1983. Polarographic Oxygen Sensors. Aquatic and Physiological Applications. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York: 370 pp.

Guillaume, J., Kaushik, S., Bergot, P. & Métailler, R. 2001. Nutrition and Feeding of fish and crustaceans. Praxis Publishing Ltd, Chichester, UK. 408 p.

Gulmann, L.K., Mullineaux, L.S. 2001. Exploring the role of gut microbiota in the fiddler crab, *Uca pugilator*. Abstr. Pap. Am.Chem. Soc. 221, U542.

Harms, J. 1992. Effects of nutrition (herbivore vs carnivore) on energy charge and nucleotide composition in *Hyas araneus* larvae. Helgoländer Meeresunters46: 29-44.

Harms, J. & Anger, K. 1990. Effects of nutrition (herbivore vs carnivore) on the energy budget of a brachyuran megalopa. Thermochim. Acta 172: 229-240.

Harms, J., Anger, K., Klaus, S. & Seeger, B. 1991. Nutritional effects on ingestion rate, digestive enzyme activity, growth and biochemical composition of *Hyas araneus*. (Decapoda: Majidae) larvae. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 145: 233–265.

Harms, J., Meyer-Harms, B., Dawirs, R.R. & Anger, K. 1994. Growth and physiology of *Carcinus maenas* (Decapoda, Portunidae) larvae in the field and in laboratory experiments. Marine Ecology Progress Series 108: 107–118.

Jones, D.A. 1998. Crustacean larval microparticulate diets. Reviews in Fishery Science 6(1&2): 41-54.

Johnston, D. & Freeman, J. 2005. Dietary preference and digestive enzyme activities as indicators of trophic resource utilization by six species of crab. Marine Biological Laboratory 208: 36–46.

Kennish, R., Williams, G. & Lee, S. 1996. Algal seasonality on an exposed rocky shore in Hong Kong and the dietary implications for the herbivorous crab *Grapsus albolineatus*. Marine Biology. 155: 55-64.

Kimura, H., Harada, K., Hara, K., Tamaki, A. 2002. Enzymatic approach to fungal association with arthropod guts: A case study for the crustacean host, *Nihonotrypaea harmandi*, and its foregut fungus, *Enteromyces callianassae*. Marine Ecology 23, 157–183.

Koroleff, F. & Grasshoff, K. 1983. Determination of nutrients. Determination of ammonia. In: Methods for Seawater Analysis (ed. Grasshoff, K. Ehrhardt, M. and Kremling, K.). Weinheim, Germany. Verlag Chemie GmbH.

Lemos, D. & Rodriguez, A. 1998. Nutritional effect on body composition and trypsin activity of *Penaeus japonicus* during early postlarva development. Aquaculture 160: 103–116.

Linton, S.M. & Greenaway, P. 2007. A review of feeding and nutrition of herbivorous land crabs: adaptations to low quality plant diets. Journal of Comparative Physiology B 177:269–286.

Lucas, A. 1996. Bioenergetics of Aquatic Animals. Taylor and Francis, London. 169 pp.

Manriquez, P. & Cancino, J. 1991. Depredacion de *Membranipora isabelleana* (Bryozoa) por *Taliepus dentatus* (Crustacea, Decapoda). Revista de Biología Marina y Oceanografía 26(2): 309-323.

Mayzaud, P. & Conover, R. 1988. O:N atomic ratio as a tool to describe zooplankton metabolism. Marine Ecology Progress Series 45: 289- 302.

McMahon, T.A. & Bonner, J.T. 1983. On Size and Life. Scientific American, New York. University Press, Cambridge.

Morgan, M.D. 1980. Grazing and predation of the grass shrimp *Palaemonetes pugio*. *Limnology and Oceanography* 25: 869- 902.

Navarrete, M., García, F., López, M., Celis, L. & Saborowski R. 2006. Aspartic proteinases in the digestive tract of marine decapod crustaceans. *Journal of Experimental Zoology Part A: Comparative Experimental Biology* 305(8): 645-54.

Paine, R. 1971. The measurement and application of the calorie to ecological problems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 145-164.

Parry, G. 1960. Excretion. In: *The Physiology of Crustacea* (ed. T. H. Waterman) Academic Press New York. (1): 341- 366.

Pascual, C., Zenteno, E., Cuzon, G., Sánchez, A., Gaxiola, G., Tabeada, G., Suárez, J., Maldonado, T. & Rosas, C. 2004. *Litopenaeus vannamei* juveniles energetic balance and immunological response to dietary protein. *Aquaculture* 236: 431–450.

Pennings, S.C., Carefoot, T.H., Siska, E.L., Chase, M.E. & Page, T.A. 1998. Feeding preferences of a generalist salt-marsh crab: relative importance of multiple plant traits. *Ecology* 79: 1968–1979.

Peters, R.H. 1983. The Ecological Implications of Body Size. Cambridge University Press, Cambridge.

Prince, E.K., Lettieri, L., McCurdy, K.J., Kubanek, J. 2006. Fitness consequences for copepods feeding on a red tide dinoflagellate: deciphering the effects of nutritional value, toxicity, and feeding behavior. *Oecologia* 147, 479–488.

Prosser, C.L. & Brown F.A. 1968. Fisiología comparada. Editorial Interamericana, S.A. 2 da ed., 728 pp.

Quarmby, L.M. 1985. The influence of temperature and salinity on the nitrogenous excretion of the spot prawn, *Pandalus platyceros*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 87: 229-239.

Retamal, M. 1999. Decápodos de Chile. CD-Rom. ETI- U de C. Springer-Verlag.

Rosas, C., Bolongaro, A., Sánchez, A., Gaxiola, G., Soto, L. & Escobar, E. 1995. Role of Digestive Gland in the Energetic Metabolism of *Peneus setiferus*. *The Biological Bulletin* 189: 168-174.

Rosas, C., Cuzon, G., Gaxiola, G., Le Priol, Y., Pascual, C., Rossignol, J., Contreras, F., Sánchez, A., Van Wormhoudt, A. 2001. Metabolism and growth of juveniles of *Litopenaeus vannamei*: effect of salinity and dietary carbohydrate levels. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 259, 1–22.

Rosas, C., Carrillo, O., Wilson, R. & Andreatta, E. 2006. Estado actual y perspectivas de la nutrición de los camarones peneidos cultivados en Iberoamérica. Subprograma II: Acuicultura Red Tematica II.C.

Rotllant, G., Moyano, F.J., Andrés, M., Díaz, M., Estévez, A. & Gisbert, E. 2008. Evaluation of fluorogenic substrates in the assessment of digestive enzymes in a decapod crustacean *Maja brachydactyla* larvae. *Aquaculture* 282 (1–4): 90–96.

Saborowski, R., Thatje, S., Calcagno, J.A., Lovrich, G.A. & Anger, K. 2006. Digestive enzymes in the ontogenetic stages of the southern king crab, *Lithodes santolla*. *Marine Biology* 149 (4): 865–873.

Sainz, J.C. & Cordova, J.H. 2009. Activity of trypsin from *Litopenaeus vannamei*. *Aquaculture* 290: 190–195

Schmidt-Nielsen, K. 1984. Scaling why is animal size is so important? Cambridge University Press, Cambridge.

Schmidt-Nielsen, K. 1990. Fisiología Animal. Adaptación al Medio Ambiente. Omega S.A. Barcelona. Schmidt-Nielsen, K. Animal Physiology. Adaptation and Environment. Fourth Edition. Cambridge University Press. pp. 170-179.

Servicio Nacional de Pesca. 2008. Anuario Estadístico de Pesca. Republica de Chile. Ministerio de Economía, Fomento y Reconstrucción. 231 páginas.

Tesche, M., Saborowski, R. 2005. Cysteine proteinases substitute for serine proteinases in the midgut glands of *Crangon crangon* and *Crangon allmani* (Decapoda: Caridea). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 316: 213–229.

Thongtham, N., Kristensen, E. 2005. Carbon and nitrogen balance of leaf-eating sesarimid crabs (*Neopisesarma versicolor*) offered different food sources. Estuar. Coast. Shelf Sci. 65, 213–222.

Van Haren, R.J. & Kooijman, S.A. 1993. Application of a dynamic budget model to *Mytilus edulis*. Netherlands Journal of Sea Research 31(2): 119-133.

Wear, R.G. & Haddon, M. 1987. Natural diet of the crab *Ovalipes catharus* (Crustacea, Portunidae) around central and northern New Zealand. Marine Ecology Progress Series 35: 39–49.

Welch, H.E. 1968. Relationships between assimilation efficiencies and growth efficiencies for aquatic consumers. *Ecology* 49:755–759.

White, C.R. & Seymour, R.S. 2005. Sample size and mass range effects on the allometric exponent of basal metabolic rate. *Comparative Biochemistry and Physiology (A)* 142: 74–78.

Widdows, J. 1985. Physiological Procedures. In: Bayne BC, DA. Brown, K Burns, A Ivanovici, DR Livingtone, DM Lowe, MN Moore, ARD Steabbing & J Widdows. The effects of stress and pollution on marine animals. . New York, USA. Praeger Publishers. pp. 161–178.

Widdows, J., Donkin, P., Brinsley, M., Evans, S., Salkeld, P., Franklin, A., Law, R. & Waldock, M. 1995. Scope for growth and contaminant levels in North Sea mussels *Mytilus edulis*. *Marine Ecology Progress Series* 127: 131-148.

Wieser, W. 1986. Bioenergetik. Energietransformationen bei Organismen. 1st edition. New York: Georg Thieme Verlag Stuttgart. 245 pp.

Williams, M.J. 1981. Methods for analysis of natural diet in portunid crabs (Crustacea: Decapoda: Portunidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 52: 103–113.

Williams, M.J. 1982. Natural food and feeding in the commercial sand crab *Portunus pelagicus* Linnaeus, 1766 (Crustacea: Decapoda: Portunidae) in Moreton Bay, Queensland. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 59: 165–176.

Wilmer, P., G. Stone & Johnston. 2000. *Environmental Physiology of Animals*. Blackwell Science Ltd. Oxford. 641pp.

Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*, 4th edition. Prentice Hall International, Inc., Upper Saddle River, NJ, USA.

Zimmer, M., Danko, J.P., Pennings, S.C., Danford, A.R., Ziegler, A., Uglow, R.F., Carefoot, T.H. 2001. Hepatopancreatic endosymbionts in coastal isopods (Crustacea: Isopoda), and their contribution to digestion. *Marine Biology*. 138, 955–963.