

BALANCE DE ENERGIA EN JUVENILES DE *MUGIL CUREMA* V.

J. BRICEÑO M.

Centro de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad de Panamá, Panamá, Rep. de Panamá.;

B. J. VENABLES

TRAC Laboratories, Inc. 113 Cedar St., Denton, Texas 76201, USA.

y

L. C. FITZPATRICK

Department of Biological Sciences, North Texas State University, P. O. Box 5218, Denton, Texas 76203, USA.

RESUMEN: Se presenta para ejemplares juveniles de *Mugil curema* V. el balance de energía con la finalidad de establecer la relación existente entre la distribución de la energía en cada componente de la ecuación bioenergética y el crecimiento de los ejemplares. Los principales gastos energéticos fueron detectados en Metabolismo (R), Productos de Excreción (F + U), y Crecimiento (Pg). En cada componente de la ecuación se estimaron las tasas individuales con la finalidad de integrar sobre tiempo el presupuesto de energía. El modelo presentado indica que en aproximadamente 40 días son requeridas 35,000 cal/día en C las cuales se distribuyen en la forma siguiente: 19,000 cal/día en R; 2,800 cal/día en F; 1,800 en U; y 1,700 en Pg. El parámetro más sensitivo y con mayor variación durante la experiencia fue Crecimiento (14 - 119 cal/día) indicando respuestas individuales a la dieta utilizada. Finalmente se presenta una completa discusión acerca de la falta de balance en el modelo sugiriendo que los gastos energéticos no cuantificados resultan de una subestimación en Metabolismo (R de actividad y SDA).

ABSTRACT : An energy budget of white mullet (*Mugil curema* V.) was constructed for juveniles to determine energy allocation in the bioenergetic equation due to allometric variations. Metabolism (R), Wastes Products (F + U) and Growth (Pg) were the major sources of energy expenditure. In each component of the equation individual rates were calculated in order to integrate the energy budget over time; the complete energy budget for the juvenile stage indicated that 35,000 cal/day intake as Consumption would be allocated as follow: 19,000 cal/day in R; 2,800 in F; 1,800 in U; and 1,700 in Pg. It is suggested that Pg is the most sensitive parameter at this stage due to the fact of wide variation founded (14 - 119 cal/day) during the assay. Finally, a full discussion of the lack of balance in the model is presented suggesting that SDA, and Metabolism of Activity can account for underestimation of energy expenditure in the juvenile stage of the species.

INTRODUCCION

Los estudios de presupuestos energéticos en peces se inician con los trabajos de IVLEV (1945, 1961). Posteriormente WINBERG (1956, 1961) actualiza la información existente despertando con su "ecuación balanceada" una nueva perspectiva a este tipo de estudios sobre todo a nivel de poblaciones naturales.

En su mayoría los estudios energéticos en peces se fundamentan en la terminología descrita por RICKER (1971), en donde se define el balance de energía para un individuo o población de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$C = F + U + R + Pg$$

donde, en base a la unidad de tiempo seleccionada C corresponde a el valor calórico de la ración, FyU a las calorías perdidas en los productos de excreción, R es el requerimiento metabólico y Pg el crecimiento medido en términos de energía.

En la literatura los estudios de presupuestos energéticos a nivel individual se han concentrado en aquellas especies de importancia pesquera (ELLIOT, 1975a; NIIMI y BEAMISH, 1974); siendo la "Lisa" un constituyente importante en las pesquerías del Oriente Venezolano con prometedoras perspectivas de cultivo (actualmente bajo estudio en el Centro de Investigaciones de la U.D.O en Boca de Río, Edo. Nueva Esparta), resulta imperativo acrecentar el conocimiento biológico que asegure el adecuado manejo del recurso. De acuerdo a la Carta Pesquera de Venezuela (GINES, 1972) la extracción de las distintas especies de lisas se encontraba en el año 1970 en el orden del millón de kilogramos.

El presente trabajo evalúa el balance de energía en ejemplares juveniles de *Mugil curema*, haciendo énfasis en la distribución de la energía en cada uno de los componentes de la ecuación bioenergética. Igualmente se comprueba la existencia de variaciones en la distribución de la energía en cada uno de los tamaños analizados.

MATERIALES Y METODOS

Los juveniles de *Mugil curema*, fueron capturados en el área comprendida entre la estación de Turpialito y la población de La Chica, estado Sucre, Venezuela (10°27' N; 64°05' W). Los arrastres se efectuaron con redes de malla fina (1.5 cm de nudo a nudo), en la desembocadura de quebradas próximas al Golfo, durante la estación seca de 1980.

Una vez capturados los ejemplares fueron transportados en cavas isotérmicas al laboratorio en donde fueron colocados en acuarios y sometidos a un período de aclimatación por un lapso mínimo de una semana. Durante esta etapa se les procuró alimento dos veces al día (temperatura de 25° y salinidad de 35‰). El diseño experimental implicó registros continuos de cada uno de los componentes de la

ecuación en tres grupos seleccionados de acuerdo a la diferencia en pesos. El primer ensayo se efectuó con individuos de un rango de peso comprendido entre 0.6-1.3 g peso fresco (N=5), el segundo con rango entre 4.4-6.9 g peso fresco (N=7) y el tercero de 33.8-42.3 g peso fresco (N=3).

Cada experimento fue ejecutado en forma independiente; los ejemplares se colocaron en acuarios individuales siguiendo la relación peso volumen recomendada por SPRAGUE (1973) para bioensayo con peces.

Consumo y eficiencia alimenticia:

Para cuantificar el consumo (C) se utilizó como alimento hojuelas de "Serapan" producto comercial para alimentar peces tropicales; de acuerdo a la composición del fabricante éste posee 45% de proteína, 6% de grasa y 8% de ceniza. Su valor calórico fue estimado en $4,292 \pm 22.8$ ($X \pm DS$; N = 8) cal/gramo utilizando el calorímetro adiabático (PARR modelo 1243), siguiendo el método estándar (PAINE, 1971). El alimento en los dos primeros grupos fue aceptado a los pocos días de ofrecido, sin embargo el tercer grupo demoró más de una semana en aceptar la ración.

Durante todo el experimento se procuró que la ración estuviera cerca del consumo máximo (Cmáx.), es decir aproximadamente cerca al 10% del peso fresco (SPRAGUE, 1973). Esta era ofrecida en dos porciones entre las 08:00 y las 15:00 horas. El exceso no ingerido era retirado antes de agregar la próxima ración del día y cuantificado a la 0.1 de mg. Las heces (F) se colectaron en cada acuario mediante un sifón, luego se procesaron de acuerdo a la metodología recomendada por WINDELL & BOWEN (1978) para obtener su valor calórico en la bomba calorimétrica. El porcentaje de aparente asimilación se evaluó mediante la relación, % de Asimilación = $1 - \text{material de heces} / \text{material ingerido} \times 100$

Productos de excreción:

De acuerdo a ELLIOT (1976 b) el amonio constituye entre un 80 - 90% de los productos de excreción en peces teleosteos. Por lo tanto se determinó la acumulación de amonio en los acuarios

cada 24 horas con la finalidad de cuantificar su producción durante el experimento. Un acuario control fue utilizado para establecer un factor de corrección que considerara el incremento de amonio por la acción bacteriana y la degradación de los residuos de alimentos en los acuarios. Al tercer día el agua de los acuarios era reemplazada en un 75%. El amonio fue cuantificado siguiendo el método de Solórzano detallado en STRICKLAND y PARSONS (1972). Las calorías perdidas en productos de excreción se obtuvieron utilizando el coeficiente de conversión calórica de 5.94 cal/mg de Nitrógeno en forma de amonio presentado por ELLIOT y DAVISON (1975).

Tasa respiratoria:

La energía invertida en metabolismo (R) se midió como consumo de oxígeno dividido entre el número de días de cada experimento. Considerando que esta medida incluye parte del metabolismo de actividad y digestión (sobre todo si es cuantificado después de comer) se denominó al consumo de oxígeno medido como "metabolismo de rutina" (ELLIOT, 1979). Procurando no aumentar el "stress" experimental los registros se efectuaron utilizando un sistema estático. Durante el experimento los acuarios eran sellados con parafina por períodos cortos de tiempo (2 hrs), previa saturación de oxígeno (6 ppm) registrando el consumo antes y después con un oxigenómetro YSI modelo 51 B con una precisión de 0.2 ppm. En cada ensayo se utilizó un control para ajustar el consumo de oxígeno por bacterias y microorganismos en el agua. Los registros se efectuaron previamente a la ración diaria con la finalidad de disminuir el efecto de la acción dinámica específica (SDA); las mediciones se efectuaron a una temperatura de $26 \pm 0.7^\circ\text{C}$ y salinidad de $35 \pm 1\%$. El coeficiente oxicalórico utilizado fue de 4.8 cal/mg de O_2 propuesto por BRADFIELD y SOLOMON (1972). La energía neta metabolizable (ENM) se calculó como $C - (F + U)$, lo cual de acuerdo al modelo bioenergético indica la energía disponible para Crecimiento o Reproducción y aquella utilizable en funciones metabólicas (DUNCAN y KLEKOWSKI, 1975).

Crecimiento:

El incremento en biocontenido (P_g cal/día) se determinó como variación en peso fresco durante el

experimento. Semanalmente cada individuo fue pesado con una precisión de 0.01 g estimándose la desviación estándar de cada medición. Al concluir cada ensayo se procedió a obtener el valor calórico de cada uno de los ejemplares; la relación peso fresco/peso seco se estableció empíricamente en 0.25. Se estimaron en todos los grupos las eficiencias bruta y neta de crecimiento (K_1 y K_2) de acuerdo a lo establecido en WINBERG (1961).

Finalmente para el tratamiento estadístico de los datos se utilizaron modelos de regresión, t-student y ANOVA según los procedimientos sugeridos por SOKAL y ROHLF (1969).

RESULTADOS Y DISCUSION

El grado de concordancia entre la energía que ingresa como consumo y la que es utilizada en los distintos componentes de la ecuación bionérgica, presenta en la mayoría de los individuos un déficit de hasta un 50% evidenciando gastos metabólicos no cuantificados (Tabla 1). De los parámetros evaluados empíricamente resulta probable que debido a la metodología utilizada exista una subestimación de la energía gastada en metabolismo; particularmente, como acción dinámica específica (SDA) y metabolismo de actividad; ambos componentes no cuantificados en los ensayos efectuados (ELLIOT, 1979; PALOHEIMO y DICKIE, 1966; FLOWERDEW y GROVE, 1980).

La Fig.1 indica la relación entre la tasa de incremento en la asignación de la energía para ENM, R, y P_g expresada en logaritmo natural de cal/día y el tamaño del ejemplar. Como puede notarse, al aproximarse a 40g de peso fresco los gastos energéticos tienden a equilibrarse reduciendo la energía invertida en el componente P_g . Integrando el área bajo la curva se puede obtener una proyección estimada del requerimiento total de cal/día para que un individuo de 1g de peso fresco alcance los 40g de peso fresco. La Fig. 2 resume el total de cal/día en cada uno de los compartimientos durante esta etapa de crecimiento; cabe señalar que se han utilizado las tasas de incremento de cada una de las variables obtenidas bajo condiciones experimentales.

TABLA 1.- BALANCE DE ENERGIA EN EJEMPLARES JUVENILES DE *MUGIL CUREMA* EXPRESADO EN cal/día. C = CONSUMO, F = HECES, U = ORINA, ENM = ENERGIA NETA METABOLIZABLE, R = METABOLISMO DE RUTINA, Pg = CRECIMIENTO. SE INDICA \pm DESVIACION ESTANDAR Y N EN LAS MEDIDAS CORRESPONDIENTES.

| Peso fresco (g) | C | F | U | ENM | R* | Pg |
|-----------------|--------------------------|-------------------------|------------------------|------|------|--------------|
| 0.63 | 499 \pm 137 N = 32 | 38 \pm 37 N = 16 | 15 \pm 6 N = 8 | 446 | 163 | 31 |
| 0.65 | 577 \pm 137 N = 32 | 43 \pm 41 N = 16 | 16 \pm 5 N = 8 | 508 | 228 | 42 |
| 1.12 | 545 \pm 136 N = 32 | 48 \pm 30 N = 16 | 18 \pm 5 N = 8 | 479 | 200 | 34 |
| 1.19 | 521 \pm 165 N = 32 | 38 \pm 29 N = 16 | 19 \pm 9 N = 8 | 464 | 196 | 23 |
| 1.51 | 621 \pm 118 N = 32 | 45 \pm 19 N = 16 | 19 \pm 9 N = 8 | 557 | 326 | 119 |
| 4.89 | 1166 \pm 163 N = 50 | 132 \pm 57 N = 25 | 50 \pm 25 N = 12 | 984 | 638 | ^a |
| 5.15 | 1040 \pm 287 N = 50 | 07 \pm 75 N = 25 | 44 \pm 17 N = 12 | 889 | 620 | 56 |
| 5.32 | 994 \pm 335 N = 50 | 85 \pm 47 N = 25 | 40 \pm 22 N = 12 | 869 | 509 | 89 |
| 5.66 | 1206 \pm 344 N = 50 | 112 \pm 73 N = 25 | 55 \pm 20 N = 12 | 1039 | 507 | 64 |
| 6.84 | 1179 \pm 391 N = 50 | 81 \pm 73 N = 25 | 67 \pm 27 N = 12 | 1031 | 539 | 53 |
| 6.99 | 1133 \pm 316 N = 50 | 109 \pm 41 N = 25 | 43 \pm 19 N = 12 | 981 | 568 | 141 |
| 7.25 | 1271 \pm 21 N = 50 | 102 \pm 57 N = 25 | 61 \pm 20 N = 12 | 1108 | 506 | 124 |
| 33.79 | 2746 \pm 437 N = 42 | 194 \pm 83 N = 20 | 148 \pm 26 N = 10 | 2404 | 1896 | 61 |
| 37.26 | 2869 \pm 605 N = 42 | 204 \pm 113 N = 20 | 215 \pm 9 N = 10 | 2450 | 1724 | 24 |
| 42.29 | 3302 \pm 909 N = 42 | 249 \pm 83 N = 20 | 217 \pm 45 N = 10 | 2836 | 2758 | 14 |

* Representa 4 estimaciones en cada individuo durante la experiencia.

^a No se pudo registrar crecimiento por pérdida accidental del ejemplar.

Dado que no fue posible estimar los parámetros de la ecuación en un ámbito más estrecho de peso se propuso un modelo de regresión lineal para interpolar aquellas áreas bajo la curva (10 - 25 g) en las cuales no se registraron valores. La Tabla 2 presenta los estadísticos calculados; a excepción de P_g , todas las otras variables explican su variación aceptablemente de acuerdo al modelo ($R > 0.87$).

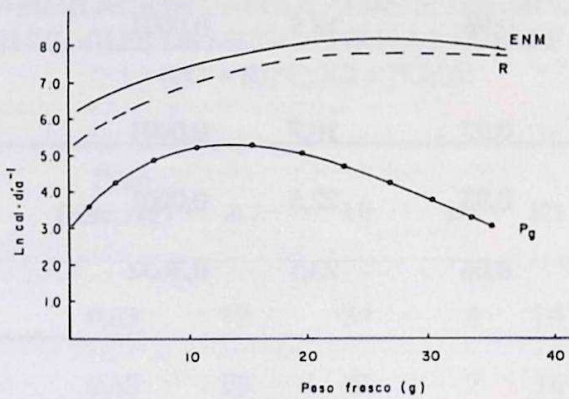


Fig. 1. Integración de las tasas de Energía Neta Metabolizable (ENM), Metabolismo (R) y Crecimiento (P_g) en función del peso en ejemplares juveniles de *M. curema* V. Los datos intermedios han sido interpolados utilizando los valores de la Tabla 2.

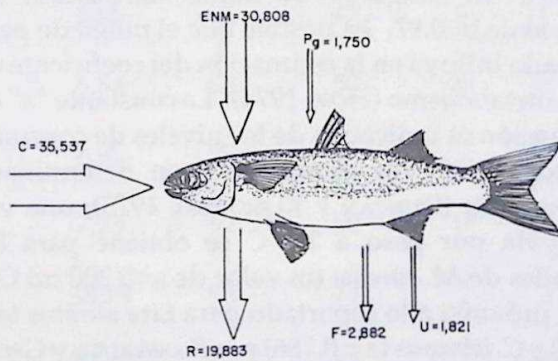


Fig. 2. Calorías por día totales requeridas por los juveniles de *M. curema* V. para alcanzar 40 g de peso fresco (8 meses de edad) de acuerdo al balance de energía obtenido bajo condiciones de laboratorio.

El balance de energía presentado se determinó procurando que la ración ofrecida estuviera próxima al consumo máximo, con la intención de simular condiciones de adecuada disponibilidad de recurso alimenticio y detectar en forma evidente el crecimiento (KITCHELL, 1983). Los porcentajes de aparente asimilación (WINDEL & BOWEN, 1978) señalan valores mayores al 90% en casi todos los individuos; sin embargo las calorías/día invertidas en crecimiento representan todo el ámbito de incremento en biocontenido señalando una evidente respuesta individual en el balance y distribución de la energía invertida en P_g .

Hay que resaltar el hecho que independientemente del contenido energético de la ración ($4,292 \pm 28$ cal/g peso seco) y su condición de alimento de aceptable contenido proteínico y vitamínico, no es garantía de una respuesta metabólica similar a la obtenida con una dieta natural (PHILLIP, 1969; PALOHEIMO y DICKIE, 1966; BRETT y GROVES, 1979). CERVICÓN (1966), indica que *M. curema* presenta en condiciones naturales hábitos detritívoros aunque además puede alimentarse del macroplankton en las capas superficiales de la columna de agua. De acuerdo a una caracterización más ortodoxa se le puede considerar como de hábitos omnívoros (PREJS, 1981). BRETT y GROVES (1979), señalan que en general el balance de energía en peces herbívoros asigna un 20% a procesos anabólicos mientras que los carnívoros pueden aumentar este porcentaje hasta un 34%; estos procesos incluyen tanto el aumento en biocontenido como los procesos reproductivos. Los mismos autores reconocen que dado el alto contenido de material no digerible en la dieta de un herbívoro y un *detritívoro* (itálicas nuestras) este valor resulta sorprendentemente alto.

Las eficiencias de crecimiento K_1 y K_2 se estimaron de acuerdo a los valores energéticos (cal/día) de la Tabla 3. El ámbito obtenido con la ración utilizada fue de 4 - 19% para K_1 y de 0.5 - 27% para K_2 . Estos dos coeficientes de crecimiento fueron considerados por IVLEV (1939 b), como índices cuantitativos de la proporción del alimento consumido o asimilado, que es acumulada como energía de crecimiento. Fundamentado en el argumento de la distribución jerárquica de la energía, es evidente que en la historia de vida del

TABLA 2.- SUMARIO DEL MODELO LINEAL ($Y = A + BX$) DE REGRESION CALCULADO PARA EL BALANCE DE ENERGIA EN EJEMPLARES JUVENILES DE *M. CUREMA*, INDICANDO LA DEPENDENCIA ALOMETRICA EN CADA VARIABLE DE LA ECUACION.

| Variable | b | a | R ² | C.V | P > F |
|-------------------------------------|--------|-------|----------------|------|--------|
| Consumo (C) | 638,69 | 62,84 | 0,97 | 11,2 | 0,0001 |
| Heces (F) | 60,00 | 4,28 | 0,87 | 22,6 | 0,0001 |
| Orina (U) | 18,09 | 4,71 | 0,96 | 18,5 | 0,0001 |
| Energía Neta Metabolizante (ENM) | 559,55 | 53,89 | 0,97 | 10,7 | 0,0001 |
| Metabolismo (R) | 207,34 | 51,48 | 0,95 | 22,5 | 0,0001 |
| Crecimiento (Pg) | 66,38 | -0,75 | 0,06 | 73,1 | 0,3632 |

animal, los coeficientes de crecimiento tendrán su máximo valor en los primeros estadios del desarrollo disminuyendo posteriormente con la edad (WETHERLEY, 1972). Los valores máximos de K1 obtenidos en *M. curema* (10 - 19%) se aproximan a los reportados por BRETT y GROVES (1979), para peces de dieta herbívora (K1 = 20%).

Es generalmente aceptado en la literatura que la distribución de la energía consumida por el pez ocurre de acuerdo a un orden de prioridades. Los gastos metabólicos por lo tanto son los primeros en ser cubiertos y en general involucran casi el 50% de la energía que ingresa como consumo (RICKER, 1971; WINDELL y BOWEN, 1978; KITCHIELL, 1983). Los valores obtenidos de consumo de oxígeno (26 ± 0.7 °C y 35%O., N = 15) presentaron un ámbito comprendido entre 32 - 574 ml de O₂/ind/día. La tasa metabólica registrada en el experimento fue medida como metabolismo rutina, es decir incluyendo sin cuantificar los otros componentes (ELLIOTT, 1979). La relación entre el consumo de oxígeno y el peso del cuerpo, previa transformación logarítmica, se presenta en la Fig. 3; la ecuación de regresión que define la intensidad respiratoria de los ejemplares es

la siguiente:

Tasa metabólica (ml de O₂/ind/día = 1.64 (peso fresco en gramos)^{0.6}

la pendiente "b" obtenida resulta inferior a la presentada para *Mugil cephalus* por MARAIS (1978) b=0.855, bajo condiciones aproximadas de temperatura; mientras que FLOWERDEW y GROVE (1980) reportan para juveniles de *Crenomugil labrosus*, un mugílido de zonas templadas, un coeficiente b=0.97. Es posible que el rango de peso utilizado influya en la estimación del coeficiente de peso-metabolismo (HOSS, 1974). La constante "a" de la ecuación es indicativa de los niveles de consumo de oxígeno en los ejemplares bajo determinada temperatura (DUNCAN y KLEKOWSKI, 1975); una vez corregida por peso a 20° C se obtiene para los juveniles de *M. curema* un valor de a=0.200 ml O₂/hora, próximo a lo reportado para *Liza auratus* (a = 0.231) y *C. labrosus* (a = 0.186) por FLOWERDEW y GROVE (1980).

La presencia de ritmos circadianos en la tasa respiratoria fue analizada durante el experimento;

las medias del consumo de oxígeno no revelaron diferencias significativas bajo las condiciones de laboratorio (t-test independiente, $0.20 < 0.50$).

Indudablemente el consumo de oxígeno como medida del metabolismo es muy sensitivo a factores tales como el tamaño del pez, la calidad de la ración y los niveles de actividad (FRY, 1971; EDWARDS *et al.*, 1972; WAKEMAN *et al.*, 1979). Más aún, en los modelos

TABLA 3.- EFICIENCIAS DE CRECIMIENTO Y ASIMILACION CALCULADAS EN EJEMPLARES JUVENILES DE *MUGIL CUREMA*. $A = C - F$ $U_i = (PG + R)/C$; $K_2 = PG/A$.

| Peso fresco (g) | A | U_i | K_1 | K_2 |
|-----------------|----|-------|-------|-------|
| 0,63 | 92 | 39 | 6 | 16 |
| 0,65 | 93 | 47 | 7 | 16 |
| 1,12 | 91 | 43 | 6 | 15 |
| 1,19 | 93 | 42 | 4 | 11 |
| 1,51 | 93 | 72 | 19 | 27 |
| 5,15 | 90 | 65 | 5 | 8 |
| 5,32 | 91 | 60 | 9 | 15 |
| 5,66 | 91 | 47 | 5 | 11 |
| 6,84 | 93 | 50 | 6 | 9 |
| 6,99 | 90 | 62 | 12 | 20 |
| 7,25 | 92 | 50 | 0 | 20 |
| 33,79 | 93 | 71 | 2 | 3 |
| 37,26 | 93 | 61 | 1 | 1 |
| 42,29 | 92 | 84 | 1 | 1 |

de balance energético se ha cuantificado una sensibilidad del 20 - 30%, es decir las variaciones en la distribución de energía y balance de la ecuación dependen significativamente en este parámetro (KITCHELL, 1983).

Los productos de desechos (F + U) fueron cuantificados como heces y orinas, ambos se cuantificaron como la tasa de incremento durante cada experimento. La suma de estos parámetros comprendió del 9 - 15% de la energía que ingresaba en consumo. WINBERG (1961) señala que en los peces este porcentaje se aproxima a un 20%; sin embargo ELLIOT (1976 b) establece que el tipo de hábito alimenticio es factor principal para la estimación final de este componente, por ejemplo para *Salmo trutta*, un carnívoro, ELLIOT reporta un rango de 25 - 30% como mejor estimación. El valor calórico determinado para heces durante la experiencia fue de $2,282 \pm 230$ cal/g peso seco mientras que la producción de amonio para una lisa de 1 g de peso fresco resultó en cerca de $1,000 \pm 276$ μ g de NH_3/L lo que representa unas 19 cal/día. De acuerdo al orden de jerarquía en el presupuesto energético los productos de desecho ocupan el tercer lugar (Fig. 2).

La media del valor calórico del pez estimado antes del experimento (ejemplares recién capturados del campo), en individuos de aproximadamente un gramo de peso fresco fue de $4,248 \pm 253$; esta cifra al ser comparada con valores calóricos al final del experimento no demostraron diferencias significativas (t-test independiente, $p > 0.5$). URSIN (1979) señala que el descenso en el

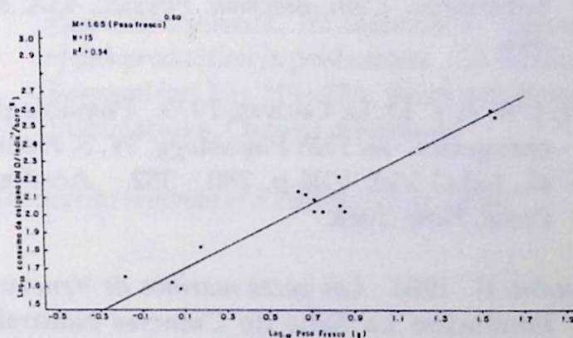


Fig. 3. Relación logarítmica del consumo de oxígeno (ml de O_2 / ind. / hora) con el peso (g), en ejemplares juveniles de *M. curema* V analizados a temperatura de $26 \pm 0.7^\circ C$.

contenido calórico ocurre únicamente bajo condiciones de escasez (ración menor a la dieta de mantenimiento) o durante las etapas post-reproductivas.

Finalmente, a pesar de que en general los valores reportados en este trabajo muestran correspondencia con lo asumido en los modelos de balance energético (WINBERG, 1961;1962), es necesario resaltar que la variación de las respuestas obtenidas ameritan mayor esfuerzo en parámetros tales como metabolismo, consumo y productos de excreción, respaldando hasta donde sea posible los ensayos del laboratorio con medidas de campo. Siendo *M. curema* en la actualidad el objeto de constante evaluación como un prometedor sujeto de cultivo (maricultura) justifica con creces tal atención.

AGRADECIMIENTOS

Un reconocimiento especial a los señores ANGEL GARCÍA, PROVIDENCIA MORA Y MIGUEL GÓMEZ por su colaboración durante la ejecución de este estudio. Las siguientes instituciones brindaron ayuda financiera al primer autor durante la realización de este estudio: O.E.A.; IFARHU-Panamá.

REFERENCIAS

- BRAFIELD, A. E. & D. J. SOLOMON. 1972. Oxy-calorific coefficients for animals respiring nitrogenous substrates. *Com. Biochem. Physiol.*, 43A: 837-841.
- BRETT, J. R. & T. D. D. GROVES, 1979. Physiological energetics. In: *Fish Physiology* W. S. Hoar, et al., (eds.) Vol. VIII p. 280 - 352. Academic Press, New York.
- CERVICÓN, F. 1966. *Los peces marinos de Venezuela*. Fundación La Salle de Ciencias Naturales. Monografías 11-12: VII 951 pp. 385 figs. Caracas.
- DUNCAN, A., & R. Z. KLEKOWSKI. 1975. Physiological approach to ecological energetics. In: *Methods for Ecological Bioenergetics, IBP Handbook # 24*, p. 15-64. Blackwell, Oxford.
- EDWARDS, R. R. C., D. M. FINLAYSON & J. H. STEELE. 1972. An experimental study of the oxygen consumption, growth, and metabolism of the cod (*Gadus morhua* L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 8: 299 - 309.
- ELLIOT, J. M. 1975 a. Weight of food and time required to satiate brown trout, *Salmo trutta* L. *Freshwat. Biol.*, 5: 51-64.
- _____ 1976 b. Energy losses in the waste products of brown trout (*Salmo trutta* L.). *J. Anim. Ecol.*, 45(2) : 561-580.
- _____ 1979. Energetics of freshwater teleosts *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 44 : 29-61.
- ELLIOT, J. M. & W. DAVISON. 1975. Energy equivalents of oxygen consumption in animal energetics. *Oecologia*, 19: 195-201.
- FLOWERDEW, M. W. & D. J. GROVE. 1980. An energy budget for juvenile thick lipped mullet, *Crenomugil labrosus*. *J. Fish Biol.*, 17: 345-410.
- FRY, F. E. J. 1971. The effect of environmental factor on the physiology of fish. In: *Fish Physiology*. W. S. Hoar y D. J. Randall (eds). Vol. I, p. 1-98. Academic Press, New York.
- GINES, HMNO. 1972. *Carta pesquera de Venezuela*. Fundación La Salle de Ciencias Naturales. Monografía 16, p. 196-7. Caracas.
- Hoss, D. E. 1974. Energy requirements of a population of pinfish *Logodon rhomboides* (Linnaeus). *Ecology*, 55: 848-855.
- IVLEV, V. S. 1939 b. Transformation of energy by aquatic animals. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 38: 449-458.
- _____ 1945. The biological productivity of waters. *Usp. Sovrem. Biol.*, 19: 98-120. In

- Russian (*Fish. Res. Bd. Can. Transl. Ser.* #394).
- _____ 1961. *Experimental ecology of the feeding fishes*. 302 pp. Yale University Press, New Haven.
- KITCHELL, F. J. 1983. Energetics. In: *Fish Biomechanics*, Paul W. Webb y Daniel (eds.), p. 312 - 338. Praeger Special Studies, Praeger Publishers, New York.
- NIIMI, A. J. & F. W. H. BEAMISH. 1974. Bioenergetics and growth of largemouth bass (*Micropterus salmoides*) in relation to body weight and temperature. *Can. J. Zool.*, 52: 447-456.
- PAINE, R. T. 1971. The measurement and application of the calorie to ecological problems. *Ann. Rev. Ecol. System.*, 2: 145-164.
- PALOHEIMO, J. E. & L. M. DICKIE. 1966 a. Food and growth of fishes. II. Effects of food and temperature on the relation between metabolism and body weight. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 23: 869-908.
- PREJS, A. 1981. *Métodos para el estudio de los alimentos y las relaciones tróficas de los peces*; 129 pp. Universidad Central de Venezuela, Caracas.
- PHILLIPS, A. M. 1969. Nutrition, digestion and energy utilization. In: *Fish Physiology.*, W. S. & D. J. Randall. (eds). Vol. I, p. 391 -432. Academic Press, New York.
- RICKER, W. E. 1971. *Methods for the assessment of fish production in freshwater*. IBP Handbook #3. 313 pp. Blackwell, Oxford.
- SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF. 1969. *Biometry*. W. H. Freeman and Co., 776 pp. San Francisco, California.
- SPRAGUE, J. B. 1973. The ABC s of pollutant bioassay using fish. In: *Biological methods for the assessment of water quality*. J. Cairns, Jr. & K. L. Dickson. (eds.) ASTM, STP 528, p. 6-30. American Society for Testing and Materials..
- STRICKLAND, J. D. H. & T. R. PARSONS. 1972. *A practical handbook of seawater analysis*. *Fish. Res. Bd. Can. Bull.*, 167: p. 87-89.
- URSIN, E. 1979. Principles of growth in fishes. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 44: 63-87.
- WAKEMAN, M. J., C. R. ARNOLD, D. E. WOHLSCHLAG & S. C. RABALAIS. 1979. Oxygen consumption, energy expenditure and growth of the red Snapper (*Lutjanus campechanus*). *Trans. Am. Fish. Soc.*, 108: 288 - 292.
- WEATHERLEY, A. H. 1972. *Growth and ecology of fish populations*. 293 pp. Academic Press, New York & London.
- WINBERG, G. G. 1956. Rate of metabolism and food requirements of fishes. Minks, Belorussian State University. *Fish. Res. Bd. Can. Transl. Ser.*, #194 : 1-253.
- _____ . 1961. New information on metabolic rate in fishes. *Vop. Ikhtio.*, 1: 157-165 (*Fish. Res. Bd. Can. Transl. Ser.*, #362).
- _____ . 1962. The energy principles in studying food associations and the productivity of ecological systems. *Zool. Zh.* 41: 1618 - 1630 (*Fish. Res. Bd. Can. Transl. Ser.*, #433).
- WINDELL, T. J. & S. H. BOWEN. 1978. Methods for study of fish diets based on analysis of stomach contents. In: *Methods for Assessment of fish production in freshwaters*. 3d Edition. T. Bagenal (ed.). p. 219-226. Blackwell Scientific Publications, Oxford, England.

(Manuscrito recibido el 31 de marzo de 1986)