

**Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua
UNAN-León
Escuela de Ciencias Agrarias y Veterinarias
Departamento de Acuícola
Carrera de Ingeniería Acuícola**



Tesis para optar al título de Ingeniero Acuícola

**Fluctuación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas),
hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de
alimento**

Presentado por:

**Br. Dalia Mercedes Lumbi Ortega
Br. Cristian Benjamín Maradiaga Miranda
Br. Aniett Oskaya Ríos Sánchez**

Tutores:

**Dr. Ariel Aguilar
Lic. Katherinne Osorio**

Asesor:

Ing. Francisco Santamaría

León, 2017

“A la libertad por la universidad”



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento



Certificación

ARIEL JOSÉ AGUILAR y KATHERINNE OSORIO URTECHO Profesores del Departamento de Acuicultura, Escuela de Ciencias Agrarias y Veterinaria de la Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua- León, (UNAN-León).

CERTIFICAN:

Que la presente memoria titulada “Fluctuación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento”. Presentada por los Brs. Dalia Mercedes Lumbi Ortega, Cristian Benjamín Maradiaga Miranda y Aniett Oskaya Ríos Sánchez para optar al grado de Ingenieros Acuicultores por la Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua- León, ha sido realizada bajo nuestra dirección y que hallándose concluida autorizamos su presentación para que pueda ser juzgada por el tribunal correspondiente.

Y para que así conste y surta los efectos oportunos, firmamos el presente en León, a 08 de febrero de 2018.

Dr. Ariel José Aguilar.

Lic. Katherinne Osorio Urtecho.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento



Financiación

La presente Tesis de grado ha sido realizada en los Laboratorio de LIMA (Laboratorio de Investigaciones marinas y acuáticas), Departamento de Acuicultura; Escuela de Ciencias Agrarias y Veterinarias y en el laboratorio de Fisiología Animal, Departamento de Biología, Facultad de Ciencia y Tecnología de la Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua, bajo la dirección del Dr. Ariel José Aguilar. La investigación desarrollada en esta Tesis, ha sido subvencionada por los siguientes proyectos:

1. PRESANCA II-CSUCA a través del proyecto “Relación entre la regulación de la ingesta de alimento en Tilapias (*Oreochromis niloticus*) por factores metabólicos y neuroendocrinos y el estrés producido por factores ambientales” (código: C5) a cargo del Dr. Ariel José Aguilar.
2. CONICYT, Nicaragua a través del proyecto “Inducción a la reproducción del pargo lunarejo (*Lutjanus guttatus*) en condiciones de laboratorio” a cargo del Dr. Ariel José Aguilar.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento



Dedicatoria

Le dedico este trabajo investigativo a:

Mis padres **Sergio Silvio Lumbi Cabrera y Martha Eugenia Ortega** que siempre me apoyaron incondicionalmente con todo el sacrificio en pro de mi desarrollo profesional, espiritual y moral preparándome para el futuro.

A mi hermoso hijo **David González Lumbi** que ha sido mi mayor inspiración y deseo de superación para seguir cada día en el transcurso de mi carrera.

A mi esposo, amigo y compañero de vida **Neyling Ernesto Pérez López** quien ha estado siempre a mi lado apoyándome incondicionalmente.

A mis abuelos **Mario Lumbi y Cristina Cabrera** por sus oraciones constantes y todo el apoyo que me brindaron.

A mis hermanos **Sergio Lumbi y Marbely Lumbi** esperando en Dios que sigan mis pasos de superación.

¡A mis familiares y amigos, siempre por estar ahí apoyándome!

Br. Dalia Mercedes Lumbi Ortega.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento



Les dedico este trabajo investigativo a:

Mis padres **Oscar Sotero Maradiaga y Magaly de la Concepción Miranda** que durante todo el comienzo de mis estudios siempre han estado ahí apoyándome para poder salir hacia adelante con mis sueños.

A mis hermanos **Oscar Maradiaga y Álvaro Maradiaga** menores que yo de quienes espero experimenten lo que hoy con tanto esfuerzo he alcanzado.

A mi abuela **Isabel Maradiaga** quien me alentado siempre para luchar y ser alguien importante en la vida y la sociedad.

¡A mis familiares y amigos, siempre por estar ahí apoyándome!

Br. Cristian Benjamín Maradiaga Miranda.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento



Le dedico este trabajo investigativo a:

Mi madre **Ana Sánchez Saavedra**, mi ejemplo de perseverancia y lucha, apporto a mi vida valores, principios y siempre con mucho esfuerzo ha logro apoyarme en mis estudios, hasta la culminación de mi carrera profesional dejando en mí la mejor herencia para el futuro.

A mi pequeño hijo **Santiago de Jesús Calderón Ríos**, mi motor para seguir adelante y lograr cada una de las metas que me proponga en el futuro.

A mi amigo y esposo **Allam Mauricio Calderón Rojas** quien ha estado a mi lado apoyándome a seguir adelante.

A mi hermano **Oscar Ríos Sánchez** y A mi sobrino **Joshua Ener Ríos** por estar a mi lado apoyándome para lograr mis objetivos.

¡A mis familiares y amigos, siempre por estar ahí apoyándome!

Br. Aniett Oskaya Ríos Sánchez



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento



Agradecimientos

Primeramente damos gracias a Dios nuestro padre celestial y altísimo por darnos aliento de vida cada día y poder llegar a culminar esta etapa de nuestras vidas. Por otra parte enumerar y agradecerles a todas aquellas personas que nos hayan ayudado a finalizar este trabajo sin ellas sería una labor poco menos interminable. Es por ello que nos limitaremos a mencionar a aquellas personas cuya contribución ha sido más significativa.

Damos muchas gracias a nuestros tutores Dr. Ariel José Aguilar y Lic. Katherine Osorio, asesor Ing. Francisco Santamaría a MSc. Karen Palacios, por habernos dado la oportunidad de trabajar nuestra tesis como parte del trabajo llevado a cabo en el Laboratorio de Investigaciones Marinas y Acuática y en el laboratorio de Fisiología Animal por su ayuda prestada y atención en todo momento, por sus palabras de ánimo, su optimismo, por transmitirnos sus conocimientos y consejos tanto para la vida laboral como enseñanza para la vida diaria y en fin gracias por formar parte de esta etapa de formación y culminarla con mucho éxito. También queremos agradecerle de manera especial al Laboratorio de Fisiología Animal perteneciente a la UNAN-León por el apoyo incondicional brindado para la realización y culminación de esta investigación.

También le agradecemos al Ing. Neyling Ernesto Pérez López, encargado del área de Maduración, Pre acondicionamiento y Viveros de reproductores de SASA (SEMILLAS ACUATICAS, S.A, laboratorio de camarón) por permitirnos participar de su capacitación, brindarnos y transmitirnos sus conocimientos gratuitamente.

Gracias también a nuestros compañeros y maestros, que nos apoyaron y nos permitieron entrar en su vida durante estos casi cinco años de convivir dentro y fuera del salón de clase. Y por último pero no menos importante a nuestros padres, hermanos, familiares y amigos que nos acompañaron en este proceso de forma incondicional, en los buenos y malos momentos.

¡A todos muchísimas Gracias!



Abreviaturas

(g/mol): gramos sobre mol.

/ ∞ : partes por mil.

AA/kg: ácido ascórbico sobre kilogramos.

AA: ácido ascórbico.

aa: aminoácido.

AGPI: ácidos grasos poliinsaturados.

AMP: adenosín monofosfato cíclico.

ATP: adenosín trifosfato.

CHH: crustáceos hormona hiperglucémica.

FAO: Organización de Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación.

g AA/kg: gramos por ácido ascórbico sobre kilogramos.

g/kg: gramos sobre kilogramos.

gl: glucosa.

g: gramos.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento



GTP: guanosín trifosfato.

H: hora.

Has: hectáreas

kg/ha/ cosecha: kilogramos sobre hectárea sobre cosecha.

lact: lactato.

m³: metros cúbicos.

mg/L: miligramos sobre litros.

min: minutos.

mm: milímetro.

mM: milimolar.

n ≥3: n grupo es mayor igual que tres.

°C: grados celsius.

pH: potencial de hidrógeno.

pl/m²: postlarvas sobre metros cuadrados.

PI: postlarva.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento



T control: tiempo cero horas.

T1: tiempo dos horas.

T2: tiempo cuatro horas.

T3: tiempo seis horas.

T4: tiempo ocho horas.

T5: tiempo diez horas.



Índice

	Pág.
Certificación	II
Financiación	III
Dedicatoria	IV
Agradecimiento	VII
Abreviatura	VIII
Índice	XI
Lista de tablas	XIV
Lista de figuras	XV
Abstract	XVI
Resumen	XVII
1. Introducción	1
2. Objetivos	2
3. Marco teórico	3
3.1. Biología del camarón.....	3
3.1.1. Descripción y clasificación taxonómica de la especie.....	3
3.1.2. Ciclo de vía del camarón.....	3
3.1.2.1. Estadios larvales.....	4
3.1.3. Morfología externa.....	5
3.1.4. Morfología interna.....	6
3.1.5. Sistema digestivo.....	7
3.1.6. Fisiología digestiva.....	8
3.1.6.1. Glándula digestiva.....	8
3.1.7. Principales enzimas digestivas en los camarones.....	9
3.1.7.1. Proteasa.....	9
3.1.7.2. Carbohidrasas.....	10
3.1.7.3. Lipasa y esterasas.....	10
3.2. Carbohidratos.....	11



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento

3.2.1. Definición y clasificación.....	11
3.2.2. Funciones fisiológicas de los carbohidratos.....	14
3.2.3. Metabolismo de los hidratos de carbono.....	15
3.2.3.1. Glucogénesis.....	16
3.2.3.2. Gluconeogénesis.....	17
3.2.3.3. Glucogenólisis y glucolisis.....	17
3.2.4. Glucólisis muscular.....	18
3.2.5. Nutrición de carbohidratos y metabolismo en los crustáceos...	18
3.2.5.1. Requisitos y utilización de carbohidrato.....	19
3.2.5.2. Digestión y síntesis de carbohidratos.....	22
3.2.5.3. Transporte de glucosa.....	23
3.2.6. Regulación endocrina de glucosa en hemolinfa de crustáceos	25
3.2.6.1. Hormona Hiperglucémica Crustácea.....	25
3.2.6.2. Los péptidos similares a la insulina y el factor de crecimiento similar a la insulina.....	26
3.3. Alimentación en camarones.....	27
3.3.1. Requerimientos nutricionales.....	27
3.3.1.1. Proteínas y aminoácidos.....	27
3.3.1.2. Carbohidratos.....	29
3.3.1.3. Lípidos.....	30
3.3.1.4. Vitaminas y minerales.....	33
3.4. Técnicas espectrofotométricas.....	35
3.4.1. Principios de la espectrofotometría.....	35
3.4.2. Determinación de glucosa.....	36
4. Materiales y métodos.....	37
4.1. Animales en estudios.....	37
4.2. Dispositivo experimental.....	37
4.3. Toma de muestra.....	39
4.4. Extracción de la hemolinfa.....	40
4.5. Extracción de la glándula digestiva y músculo.....	40



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento

4.6. Análisis de las muestras.....	40
4.6.1. Obtención del plasma.....	40
4.6.2. Preparación de la muestra de la glándula digestiva (hepatopancreas) y músculo.....	41
4.7. Análisis de las muestras.....	41
4.7.1. Glucosa.....	41
4.8. Análisis estadísticos.....	42
5. Resultados.....	43
5.1. Valores promedio de la concentración de glucosa (μmol glucosa/ gr tejido) en glándula digestiva.....	43
5.2. Valores promedio de la concentración de glucosa mm en hemolinfa.....	44
5.3. Valores promedio de la concentración de glucosa (μmol glucosa/ gr tejido) en el músculo.....	45
6. Discusiones.....	46
6.1. Caracterización preliminar del estudio.....	46
6.2. Fluctuaciones de los niveles de la glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas) tras ingesta de alimento.....	46
6.3. Fluctuaciones de los niveles de glucosa en hemolinfa tras ingesta de alimento.....	48
6.4. Fluctuaciones de los niveles de glucosa en músculo tras ingesta de alimento.....	48
7. Conclusiones.....	50
8. Recomendaciones.....	51
9. Anexo.....	52
10. Referencias bibliográficas.....	54



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento



Lista de tablas

Número de tabla		Número de página
Tabla 1	Clasificación taxonómica	3
Tabla 2	Los requerimientos de diferentes fuentes de carbohidratos para diferentes crustáceos	21
Tabla 3	Toma de muestras de cada camarón <i>L. vannamei</i> en los diferentes tanques experimentales durante el tiempo	39



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento



Lista de figuras

Número de figura		Número de página
Figura N° 1	Morfología externa del camarón	6
Figura N° 2	Morfología interna del camarón	6
Figura N° 3	Tracto digestivo de los crustáceos	7
Figura N° 4	Clasificación de azúcares importantes	12
Figura N° 5	Ejemplos de aldosas de importancia fisiológica	12
Figura N° 6	Ejemplos de cetosa de importancia fisiológica	12
Figura N° 7	Estructuras de los disacáridos importantes	13
Figura N° 8	Estructura del almidón	13
Figura N° 9	Metabolismo de los carbohidratos	16
Figura N° 10	Las vías generales del metabolismo de los carbohidratos, el transporte y la regulación en los crustáceos	24
Figura N° 11	El probable proceso de utilización de carbohidratos en diferentes órganos de crustáceos	24
Figura N° 12	Regiones del espectrofotómetro	35
Figura N° 13	Principio de la reacción de glucosa	36
Figura N° 14	Dispositivos experimentales	38
Figura N° 15	Valores promedio de la concentración de glucosa (μmol glucosa/ g tejido) en glándula digestiva (hepatopáncreas)	43
Figura N° 16	Valores promedio de la concentración de glucosa mM en hemolinfa	44
Figura N° 17	Valores promedio de la concentración de glucosa μmol glucosa/ g tejido en el músculo	45



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento



Abstract

The objective of the investigation was to evaluate glucose levels (mM) in digestive gland, hemolymph and muscle of shrimp *Litopenaeus vannamei*, after food intake. The experiment consisted a batch of shrimp grown in a semi-intensive system at the Laboratory of Marine and Aquaculture Research Laboratory (LIMA), reaching an average weight of 8.9 grams in the period of July -October. They were transferred to 6 tubs, one called control and 5 of time 2, 4, 6, 8, and 10 hours; To which a ratio of 10 shrimp per tub was placed, maintaining constant aeration. Digestive gland, hemolymph and muscle samples were taken for analysis of glucose curves. In digestive gland we observed an increase in the glucose concentrations after 4 hours and the levels were maintained; in hemolymph we observed that there is a slight tendency to decrease of control - 4 hours and then to increase the concentrations after 4 hours and in muscle An increase in control - 4 hours, being at this time its highest levels after its basal levels. Proving that there is an inverse negative correlation ($P < 0.05$) of the ratio of glucose (mM) levels between digestive gland - hemolymph and muscle - hemolymph.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento



Resumen

El objetivo de la investigación consistió en evaluar la fluctuación de los niveles de glucosa (mM) en la glándula digestiva, hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei*, tras la ingesta de alimento. En el experimento se usaron camarones con un peso promedio de 8.9 ± 0.8 g los cuales se cultivaron en un sistema Semi intensivo en el Laboratorio de Investigaciones Marinas y Acuícolas (LIMA). Previo al experimento, los camarones se distribuyeron en 6 tinas (t), t1 (control, ayunados) y de t2 a t6 (tiempo de toma de muestra tras ingesta: 2, 4, 6, 8 y 10 horas); Todas las t tuvieron una N=10, manteniendo aeración constante. Se tomaron muestras de la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo para el análisis de las curvas de glucosa. En la glándula digestiva y músculo la concentración de glucosa incrementa significativamente a las 4 horas, mientras que en hemolinfa el incremento se observó a las 10 horas tras ingesta de alimento ($P \leq 0.05$).



1. Introducción

Nicaragua posee condiciones naturales favorables que ponen a disposición un escenario con gran potencial para el desarrollo del cultivo de camarón. Encontrándose un área aproximada de 39,250 hectáreas (Has) de las cuales 28,150 Has se concentran en el complejo estuarino del Estero Real, el resto se distribuye en terrenos cercanos a los esteros de Aserradores, Padre Ramos y Río Tamarindo, ubicados en la zona Noroccidental (León y Chinandega) de Nicaragua (FAO, 2005). Por consiguiente, la industria del cultivo de camarón es una actividad económica relevante a nivel nacional debido a que genera fuentes permanentes de empleo e incremento del producto interno bruto del país. En ese sentido, sabiendo que en acuicultura el alimento consume un alto porcentaje del presupuesto, es importante conocer la fisiología digestiva del camarón para establecer tiempos idóneos de alimentación. Algunos investigadores han realizado trabajos dirigidos a conocer los requerimientos nutricionales de los camarones y teniendo en cuenta que los requerimientos varían dependiendo de la talla, especie, condición de cultivo, estado fisiológico, formulación y procesamiento del alimento, funciones y tipos de enzimas sintetizadas y liberadas por la glándula digestiva para la degradación de macromoléculas nutritivas en el alimento, es muy importante conocer el tiempo que necesita el camarón para degradar y absorber los nutrientes, así como el tiempo que requieren para que el nivel glucémico retorne al nivel basal, todo esto con el fin poder disminuir costos de alimentación. Sin embargo, hasta la fecha, en Nicaragua no existen estudios fisiológicos sobre la capacidad digestiva y tiempo de absorción de los nutrientes en *Litopenaeus vannamei*, que permita establecer tiempos idóneos de alimentación bajo las condiciones ambientales donde se realiza la actividad.



2. Objetivos

Objetivo General

- Evaluar la fluctuación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.

Objetivos Específicos

- Determinar el comportamiento de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas) tras la ingesta de alimento.
- Evaluar el comportamiento de la curva de glucosa en hemolinfa tras la ingesta de alimento.
- Describir el comportamiento de los niveles de glucosa en músculo tras la ingesta de alimento.



3. Marco teórico

3.1. Biología del camarón

3.1.1. Descripción y clasificación taxonómica de la especie.

Los camarones, taxonómicamente están ubicados en el Phylum Artrópoda debido a que poseen patas articuladas, dentro de la clase Crustácea porque tienen caparazón externo o exoesqueleto y perteneciente al orden Decápoda porque tienen cinco pares de patas caminadoras.

Tabla 1. Clasificación taxonómica de *Litopenaeus vannamei*. Tomado de (Pérez y Kensley, 1997).

Phylum	<i>Arthropoda</i>
Clase:	<i>Crustácea</i>
Orden:	<i>Decápoda</i>
Suborden:	<i>Dendrobranchiata</i>
Súper familia:	<i>Penaeoidea</i>
Familia:	<i>Penaeidae</i>
Género:	<i>Litopenaeus</i>
Especie:	<i>Vannamei</i>

3.1.2. Ciclo de vida del camarón.

El ciclo de vida del camarón puede ser dividido en dos fases: marina y estuarina (Morales, 1990).

La reproducción de los camarones empieza en aguas marinas muy profundas alejadas de la costa, cuando el macho deposita en la hembra un paquete de esperma que fertiliza los huevos a medida que son puestos (CPC, 1989). Las hembras maduras son vistas fácilmente por sus ovarios verdes, visibles a través del exoesqueleto, después los huevos maduran, pasando a través de una serie de estadios larvales: nauplio, zoea y mysis. Posteriormente, alcanza el estadio de post-larva que asemeja a



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



un camarón adulto; luego las post-larvas se dirigen en dirección a la costa (estuarios y ríos) donde se desarrollan rápidamente, puesto que encuentran mayor disponibilidad de alimento natural, menor salinidad, mayores temperaturas y protección contra los depredadores (Van-Olst y Carlberg, 1972).

Después de varias mudas, las post-larvas se transforman en juveniles y se mantienen en los estuarios y ríos durante un lapso de 3 a 4 meses, después migran al mar donde su crecimiento es más rápido. Por otro lado, las hembras son sexualmente inmaduras cuando salen de los estuarios, estas no maduraran hasta que lleguen a los campos de apareamiento que se encuentran a distancias de la costa con profundidades de 12 a 18 metros. No obstante, los machos maduran antes que las hembras. Sin embargo, para que se dé la reproducción por medio del apareamiento, la hembra debe haber mudado y encontrarse en estado característico, con el carpacho o exoesqueleto blando, mientras que el macho debe de tener su exoesqueleto duro; el desove tiene lugar en la temporada cálida, el número de huevos por desove fluctúa entre los 200000-500000 y 300000 (Morales, 1990; CPC, 1989).

En estudios anteriores se ha encontrado que, las hembras desovan más de una vez y que la vida promedio del camarón es de 12 meses aproximadamente, pero algunos llegan a los dos años (Morales, 1990).

3.1.2.1. Estadios larvales.

Después de la eclosión del huevo, que dura de 14 a 16 horas aproximadamente después de la fertilización, el estadio larvario se llama Nauplio, existiendo 5 sub-estadios naupliares y toda su fase dura de 40 a 50 horas, una longitud promedio de 0.5 mm, dependiendo de la temperatura y la calidad de Nauplio poseen un solo ocelo y el cuerpo esta indiferenciado. Por lo tanto, en esta etapa se alimenta de las reservas del vitelo. El estadio de zoea aparece después de la quinta metamorfosis del nauplio y se caracteriza por la diferenciación del cefalotórax, con el abdomen y el nado hacia adelante, este estadio consta de tres sub-estadios que tiene una duración de 4-6 días.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



Dependiendo del manejo y la calidad de la larva a partir de la primera zoea, la larva comienza a absorber alimento del agua, que generalmente consiste en microalgas (Morales, 1990). Luego del tercer estadio de zoea, las larvas mudan pasando al estado de mysis en donde se observa el cuerpo encorvado en la región abdominal y nado mediante contracciones abdominales, esta etapa consta de tres sub-estadios con una duración total de 3 días. Las larvas pueden ser alimentadas con artemia, rotíferos y nematodos, en los siguientes tres estadios se desarrollarán poco a poco los pleópodos hasta llegar al estadio de post-larva donde estos son totalmente funcionales. En esta etapa, la post-larva se asemeja a un camarón en miniatura, además, usan los periópodos para arrastrarse y se alimentan principalmente con Artemia, algas en menor cantidad y dietas artificiales (Arellano, 1990; Edemar et al., 1996).

3.1.3. Morfología externa.

El camarón blanco *Litopenaeus vannamei* es un invertebrado marino que se encuentra agrupado dentro de los artrópodos, subfilo Crustácea y pertenece a la familia de Penaeus. El cuerpo de los camarones normalmente se caracteriza por dividirse en tres regiones: cefalotórax, abdomen y telson (Escoto, 1993; Kitani y Alvarado, 1982; Lee y Wickins, 1992). En total, compuesto por 14 segmentos más el telson de los cuales los ocho primeros forman el cefalotórax y los últimos seis el abdomen. Todos los segmentos portan apéndices, los pleópodos que son usados para nadar y los periópodos son usados para caminar en el fondo (Figura N° 1). El cuerpo tiende a ser cilíndrico o comprimido lateralmente, tienen un cefalotórax definido y porta un rostro aserrado con forma de quilla. Posee un exoesqueleto conformado por quitina que suele ser delgado y flexible (Medina, 2006).



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.

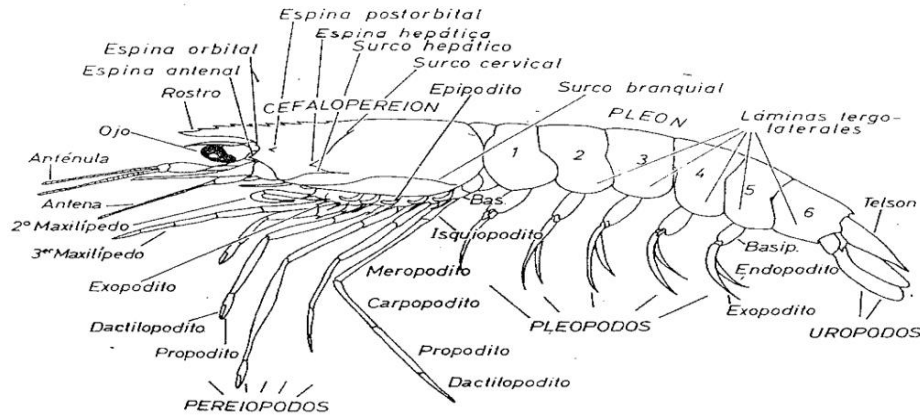


Figura N° 1. Morfología externa del camarón. Tomado de Boschi y Angelescu (1962).

3.1.4. Morfología interna.

Los camarones se alimentan por filtración en el fondo; presentan una boca en posición ventral y el aparato digestivo se ensancha a lo largo del dorso donde se encuentra la glándula digestiva, denominada hepatopáncreas, que excreta enzimas digestivas. El cordón nervioso se extiende a lo largo del vientre. Su órgano excretor es la glándula antenal que lanza las sustancias de desechos. El sistema circulatorio es abierto, está compuesto por vasos sanguíneos donde se transporta la hemolinfa, la cual posee cobre y acarrea el oxígeno, por ello es que el camarón desarrolla un color azulado. El oxígeno y el dióxido de carbono son transportados desde y hasta las branquias de donde se realiza el intercambio gaseoso (Ruppert y Barnes, 1996).

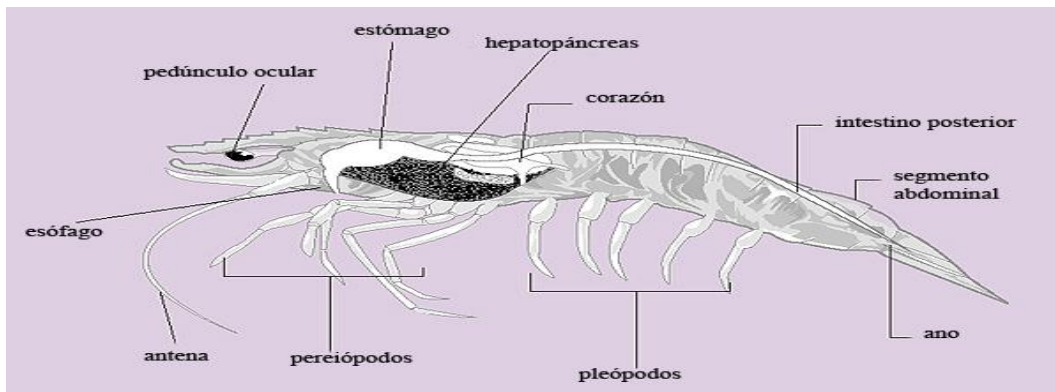


Figura N° 2. Morfología interna del camarón. Tomado de Boschi y Angelescu (1962).



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.

3.1.5. Sistema digestivo.

El sistema digestivo del camarón y de los crustáceos en general, se divide en tres partes: intestino anterior o estomodeo, intestino medio o mesenteron y el intestino posterior o proctodeo (Figura N° 3). El aparato digestivo de los crustáceos, especialmente el de los peneidos, realiza las siguientes funciones:

- ✓ transporte de nutrientes,
- ✓ ingestión,
- ✓ digestión mecánica,
- ✓ hidrólisis química y bioquímica,
- ✓ absorción celular,
- ✓ almacenamiento de nutrientes y
- ✓ expulsión del hilo fecal (Dall et al., 1990; Ceccaldi, 1998; Martínez, 1999).

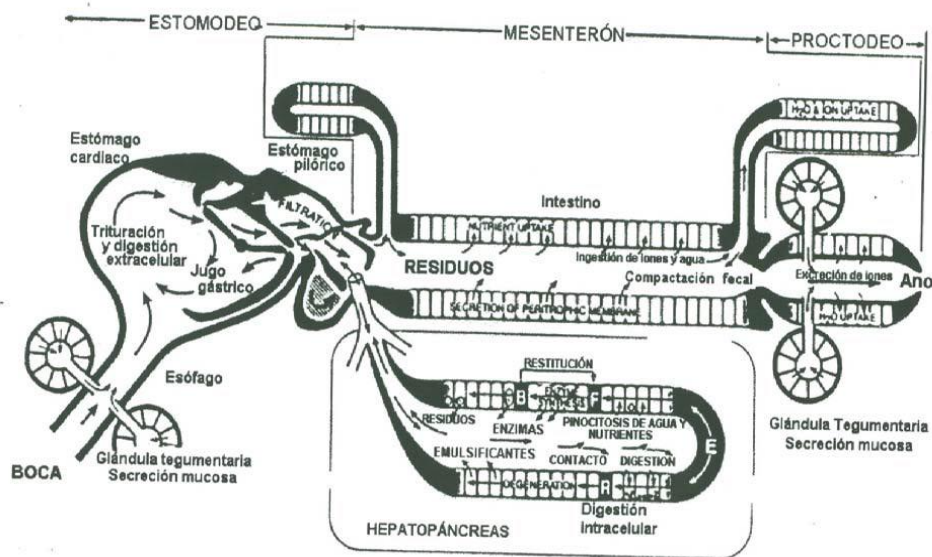


Figura N° 3. Tracto del sistema digestivo de los crustáceos. Tomado de Concklin (1995).



3.1.6. Fisiología digestiva.

La fisiología digestiva puede ser afectada por la disponibilidad de nutrientes, así como la digestibilidad de los alimentos. Se ha determinado, en algunos estudios, que diferentes especies de camarones presentan diferencias significativas, en actividad de enzimas digestivas, que se pueden atribuir a los diferentes hábitos alimenticios que varían en dependencia de la edad y estado fisiológico del camarón (Ceccaldi, 1998).

Los camarones son masticadores externos, es decir que mastican el alimento fuera de su boca; esto lo realizan con la ayuda de los tres primeros pares de apéndices (maxilípedos) ubicados en el cefalotórax, estos se relacionan con la manipulación y la toma de alimento (rompen los pellets y comen partículas diminutas) (Ceccaldi, 1998). Después de pasar por la boca, los alimentos pasan por el esófago y luego al estómago, en donde se distinguen dos partes principales, el cardias y el píloro. En el cardias se lleva a cabo la molienda de los alimentos. Posteriormente, las partículas suficientemente pequeñas pasan por el saco pilórico y son filtradas por sedas muy cerradas que pasan a la glándula del intestino medio. En camarones, la glándula digestiva realiza la digestión en ausencia de medio ácido, tal como ocurre en vertebrados (Al-Mohama y Nott, 1987; Dall et al., 1990; Lovett y Felder, 1990; D´Abramo, 1997).

3.1.6.1. Glándula digestiva.

En los camarones la glándula digestiva ocupa una gran parte del cefalotórax, posterior a la cavidad cardíaca del estómago; está compuesta por un par de apéndices bien desarrollados que contiene hileras de túbulos ciegos que vierten su secreción al estómago, en estas estructuras se pueden distinguir cuatro tipos de células, conocidas como células F, R y B.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.

- Las células B o secretoras, tiene grandes vacuolas con material ácido fólico.
- Las células R o de absorción estas son las encargadas de captar los nutrientes en la luz de los túbulos y de sintetizar glucógeno y lípidos.
- Las células F o fibrilares sintetizan y almacenan (en una vacuola supranuclear) las enzimas digestivas (Gibson y Baker, 1979).

La glándula digestiva tiene diversas funciones tales como:

- síntesis y secreción de enzimas digestivas
- absorción de nutrientes
- mantenimiento de reservas minerales y orgánicas (Al-Mohama y Nott, 1987; Guevara, 2003).

3.1.7. Principales enzimas digestivas en camarones.

3.1.7.1. *Proteasa.*

La digestión química de las proteínas en los crustáceos empieza en la cavidad cardíaca del estómago y sigue en los túbulos de la glándula digestiva; reafirmando un modelo de degradación de proteínas similar al de los vertebrados que se basa en la ruptura de las proteínas por la acción de las endopeptidasas y la degradación de los péptidos por las exopeptidasas, para que luego los aminoácidos puedan ser absorbidos por células especializadas de la glándula digestiva (Rodríguez et al., 1994; Cousin, 1995). Siendo las exopeptidasas quienes cortan los enlaces peptídicos amino terminales, carboxiterminales y los dipeptidos. A diferencia de las endopeptidasas que cortan los enlaces peptídicos en el interior de las cadenas proteicas (De-Villez, 1965; Cruz et al., 1994; Celis et al., 2004).



3.1.7.2. Carbohidrasas.

Estudios previos han demostrado que los peces y los crustáceos tienen una baja capacidad para utilizar los glúcidos como fuente energética (Trellu y Ceccaldi, 1977; Van Wormhoudt, 1980). En este sentido, se ha encontrado actividad de amilasas, quitinasas, maltasas y ciertas veces celulasas en la glándula digestiva, esto ligado al tipo de hábito alimenticio de la especie de camarón. Se ha observado que los extractos de la glándula digestiva son aptos para hidrolizar sustratos sobre los que también pueden intervenir otras carbohidrasas. Dentro las carbohidrasas se han encontrado α y β -amilasas, α y β -glucosidasas, α y β -galactosidasas, β -fructofuranosidasa, α manosidasa, α -xilosidasa, α -fucosidasa, quitobiasa, laminaranasa, quitinasa, celulasa, β -glucosaminidasa, β -glucuronidasa, xilanasa y rafinasa (Van-Gates y Travis, 1973; Van-Wormhoudt, 1980; Vega et al., 1993).

3.1.7.3. Lipasas y Esterasas.

Las lipasas y esterasas cumplen la función importante de digestión de lípidos. Compuestos emulsificantes desempeñan el mismo papel que la bilis de los mamíferos, es decir, la de dispersar las grasas antes de su digestión y son derivados de la taurina y de los ácidos cólico y desoxicólico, seguido de la digestión enzimática de las lipasas y luego la actividad de las estereasas sobre los productos hidrosolubles que se producen (Vega et al., 1993). Sin embargo, otras enzimas pueden ser las responsables de la actividad lipolítica encontrada en los crustáceos, tales como carboxilesterasas o esterasas. Dichas enzimas tienen una especificidad más extensa que la verdadera lipasa (Brockhoff et al., 1967).



3.2. Carbohidratos

3.2.1. Definición y clasificación.

Los carbohidratos o sacáridos (del griego: sakcharón, azúcar) son la clase más abundante de moléculas biológicas y a su vez son compuestos esenciales de los organismos vivos. La palabra carbohidratos significa literalmente hidratos de carbono y proviene de su composición química que para muchos de ellos es $(\text{CH}_2\text{O})_n$, donde $n \geq 3$. Es decir, son compuestos en los que n átomos de carbono parecen estar hidratadas con n moléculas de agua. Bajo ese contexto, se trata de polihidroxialdehidos y polihidrohicetonas (y algunos derivados de éstos) que se componen de cadenas de carbono que contienen un grupo aldehído o cetónico y varios grupos hidroxilos. Por otra parte, los monosacáridos son las unidades elementales de los carbohidratos no hidrolizables en unidades más pequeñas; siendo el monosacárido más abundante la D-glucosa o dextrosa que tiene 6 átomos de carbono ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$) y es, por tanto, una hexosa; posee 6 átomos de carbono y es el principal combustible para la mayoría de los organismos. Del mismo modo, los oligosacáridos son aquellos que contienen de dos a diez unidades de monosacáridos unidas covalentemente. Los disacáridos son productos de condensación formados por dos unidades de moléculas de monosacáridos, esto quiere decir que son dímeros, iguales o diferentes, unidos mediante enlace glucosídico. Entre los polímeros naturales, los más abundantes y de mayor significado biológico tenemos el almidón, glucógeno, celulosa y quitina. Por lo tanto, los polisacáridos realizan principalmente dos funciones biológicas: 1) almacenar energía metabólica y b) servir de elementos estructurales a la célula (Davidson, 1967; Pigman y Horton, 1972; Suttie, 1979; Timm, 1980; Lehninger, 1989; Shiau, 1997, Badui, 2006; Blanco, 2006; Bender, 2010).



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



	Aldosas	Cetosas
Triosas (C ₃ H ₆ O ₃)	Glicerosa (gliceraldehído)	Dihidroxiacetona
Tetrosas (C ₄ H ₈ O ₄)	Eritrosa	Eritrulosa
Pentosas (C ₅ H ₁₀ O ₅)	Ribosa	Ribulosa
Hexosas (C ₆ H ₁₂ O ₆)	Glucosa	Fructosa
Heptosas (C ₇ H ₁₄ O ₇)	—	Sedoheptulosa

Figura N° 4. Clasificación de azúcares importantes. Tomado de Suttie (1979).

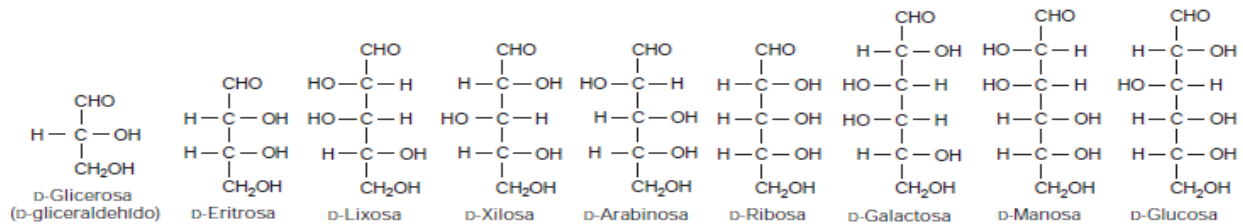


Figura N° 5. Ejemplos de aldosas de importancia fisiológica. Tomado de Suttie (1979).

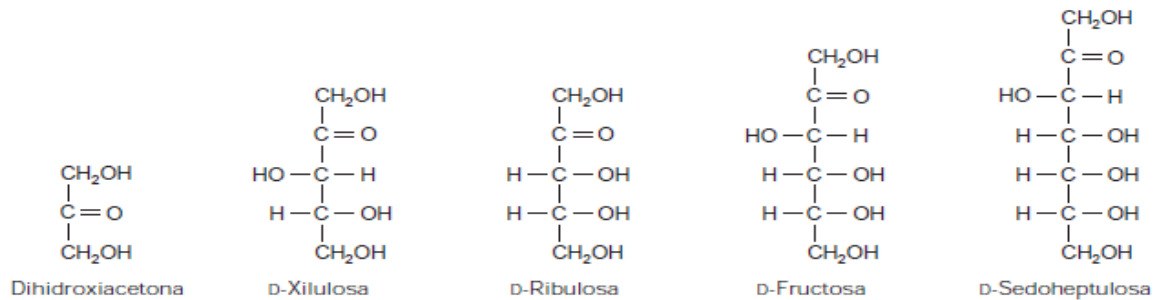


Figura N° 6. Ejemplos de cetosa de importancia fisiológica. Tomado de Bender (2010).



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.

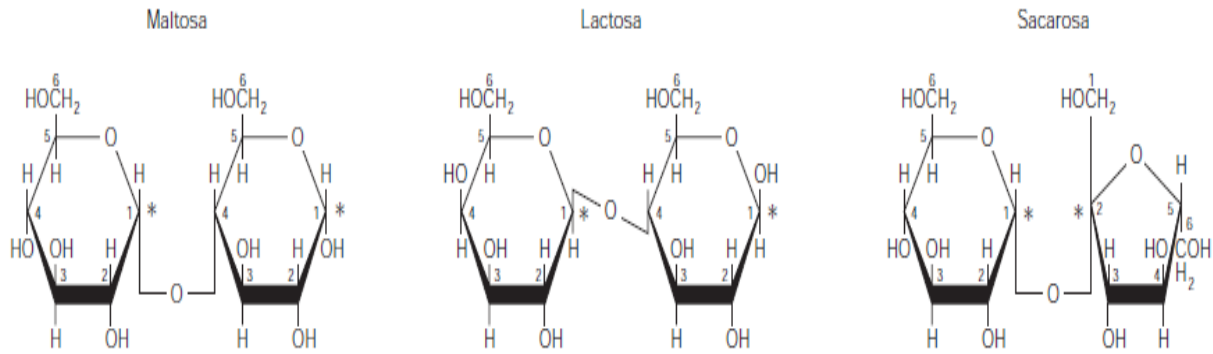


Figura N° 7. Estructuras de los disacáridos importantes. Tomado de Bender (2010).

Según Le Moullac et al., (1994), el almidón es la reserva principal de hidratos de carbono que sintetizan las plantas y es también la vital fuente de glucosa para la alimentación de los animales. Está formado por una mezcla de dos polisacáridos, la amilosa (en un 20 %) y la amilopectina (en un 80 %).

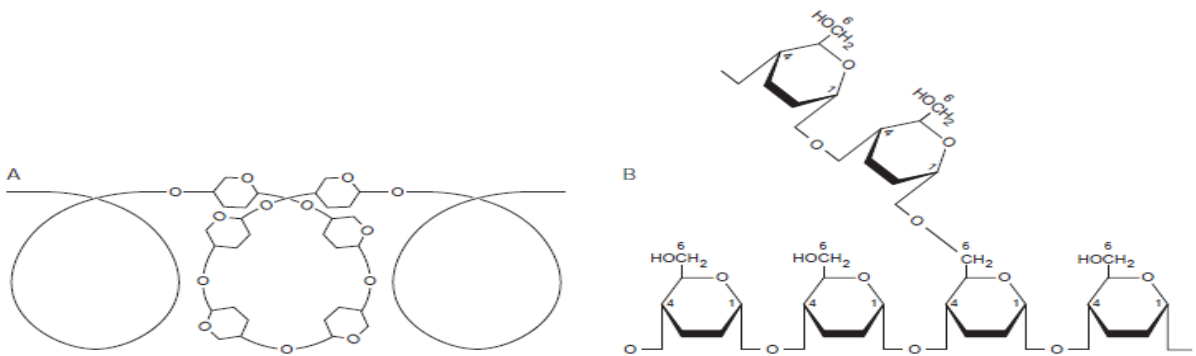


Figura N° 8. Estructura del almidón. **(A)** Amilosa, que muestra estructura en espiral helicoidal. **(B)** Amilopectina, que muestra punto de ramificación 1 → 6. Tomado de Bender (2010).



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



El glucógeno es el polisacárido de reserva de glucosa en los animales y constituye el equivalente al almidón en las células vegetales, está presente en todas las células animales y se almacena en los músculos esqueléticos, principalmente en el hígado (10 % en peso) para el caso de vertebrados y en la glándula digestiva para los decápodos donde se almacena en forma de grandes gránulos (Blanco, 2006). La estructura principal del glucógeno se parece a la amilopectina, posee una cadena líneal con uniones α -(1-4) y ramificaciones α -(1-6). El glucógeno, al igual que el almidón, se hidroliza con facilidad por la acción de las α -amilasas (proteínas especializadas en la ruptura del enlace α -glucosídico). Siendo la amilasa, una de las enzimas digestivas más estudiadas en *L. vannamei* (Le-Moullac et al., 1994; Van Wormhoudt et al., 1995; Van-Wormhoudt y Bellon-Humbert, 1996).

Según Abdel, (1979); Loret, (1993); Rosas, et al., (1995) y Omondi y Stark, (1996) la quitina es el principal componente estructural de los esqueletos de los invertebrados, la quitina es un polímero constituido por restos *N*-acetil-D-glucosamina unidos por enlace β -(1-4). En ese contexto, la quitina se diferencia de la celulosa sólo en el sustituyente del C-2, que posee, en lugar de un -OH, una acetamida (Van-Handel, 1965; Sánchez, 1991; Shiao y Peng, 1992).

3.2.2. Funciones fisiológicas de los carbohidratos.

Estudios previos han demostrado que la utilización de los carbohidratos por los camarones es muy limitada (Akiyama y Dominy, 1989). Sin embargo, en ausencia de carbohidratos, el camarón utiliza las proteínas para mantener sus necesidades de energía (Kanazawa et al. 1971; Akiyama et al. 1991).

Cousin et al., (1993); Davis y Arnold, (1993), han estudiado la capacidad que tienen los juveniles de *L. vannamei* de digerir los carbohidratos y usarlos metabólicamente como fuente de energía en la síntesis de quitina, en la formación de esteroides y de ácidos grasos. Cabe mencionar, que la forma de almacenamiento de



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



los carbohidratos en camarones se realiza en forma de glucógeno, en la glándula digestiva (Akiyama et al., 1991; Jobling, 1993). Bajo ese contexto, algunos monosacáridos como la glucosa y sus derivados son piezas fundamentales de muchas rutas metabólicas esenciales para la obtención de energía. Por lo tanto, la glucosa es considerada el combustible energético de uso rápido que actúa en el organismo, mientras los polisacáridos o grasas son reservas energéticas que deben ser procesadas antes de su utilización (Akiyama y Dominy, 1989).

Akiyama et al., (1991); Jobling, (1993) afirman que los polisacáridos como almidón o glucógeno tienen funciones de reserva energética en plantas y animales, respectivamente. Así mismo, otros polisacáridos tienen funciones estructurales, tal como el caso de la quitina que es el principal componente del exoesqueleto de muchos artrópodos.

3.2.3. Metabolismos de los hidratos de carbono.

La glucosa absorbida en la glándula digestiva se distribuye a través de la hemolinfa donde puede seguir uno de estos tres destinos:

- ❖ almacenarse como reservorio energético, en forma de glucógeno
- ❖ ser utilizados para la provisión directa e inmediata de energía por vía aeróbica y/o anaeróbica
- ❖ transformarse en otros compuestos que podrán ser utilizados para la síntesis de sustancias no carbohidratadas.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.

Cabe mencionar, que estas tres posibilidades no siguen rutas totalmente independientes, durante el proceso de degradación para la producción de energía se pueden generar compuestos intermedios que se usan para la síntesis de terceros compuestos. La síntesis de glucógeno puede, al menos en parte, basarse en compuestos que originalmente no entraban en la categoría de los Carbohidratos (Blanco, 2006).

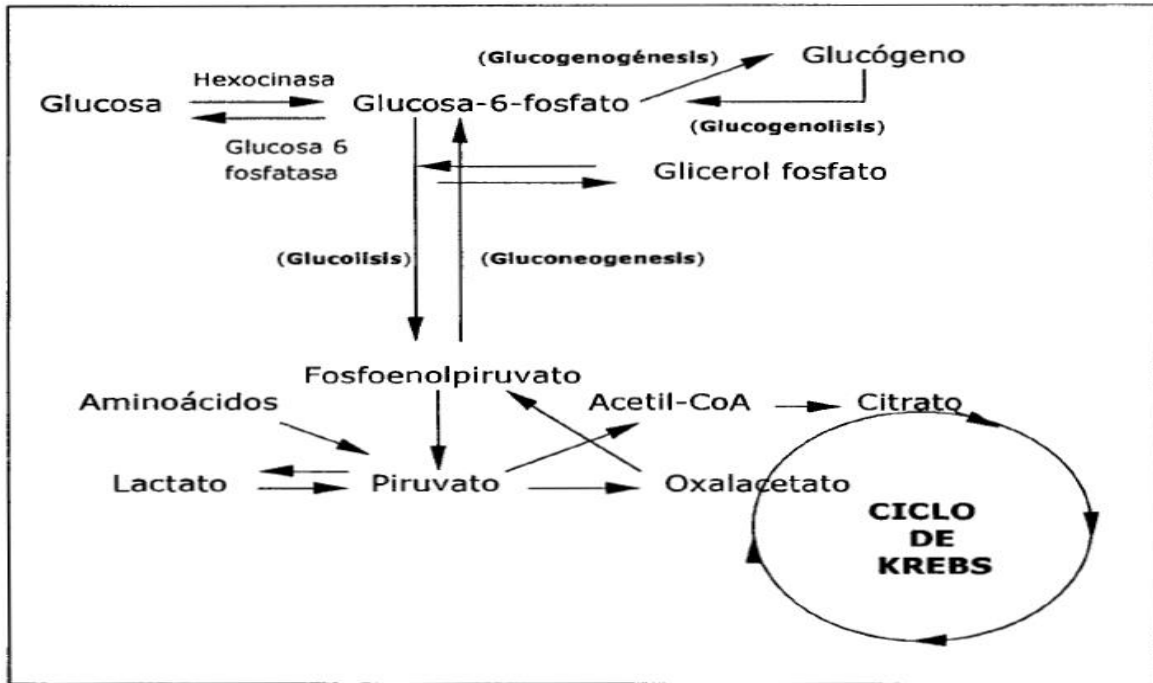


Figura Nº 9. Metabolismo de los carbohidratos. Tomado de Stryer (1990).

3.2.3.1. Glucogénesis.

Se denomina glucogénesis al proceso de la síntesis de glucógeno. Su producción en el hepatopáncreas puede mostrar la importancia que tiene la glucogénesis en la regulación del metabolismo hidrocarbonado de los organismos (Santos y Keller, 1993). Permite mantener al animal una reserva de hidratos de carbono acumulados en forma de glucógeno y también es importante ya que es una parte del proceso de transmutación de ciertos carbohidratos y otras materias a forma de especial utilidad en el metabolismo (Philip, 1956).



3.2.3.2. Gluconeogénesis.

Es el término que se emplea para referirse a la formación de glucosa a partir del material no hidrocarbonado, tal como grasas y aminoácidos. La gluconeogénesis es una vía que se da a partir de 2 moléculas de piruvato (de 3C c/u) que luego sintetiza una molécula de glucosa. La glucosa formada es potencialmente disponible para la glucogénesis (Pontremoli y Grazi, 1968; Davis, 2007; Espinoza, 2011).

Las pruebas que disponen Lallier y Walsh, (1991); Racotta y Hernández, (2000); Rosas, (2000a); Rosas, (2000b) indican que la fosforilación constituye una etapa intermedia. Al parecer el formador de glucógeno es convertido en un derivado del ácido fosfórico antes que se transforme en glucógeno.

En mamíferos la glucogénesis en el músculo difiere en algunos aspectos de la glucogénesis de la glándula digestiva. En primer lugar, la fuente principal de glucógeno muscular es la glucosa de la sangre, donde hay una resíntesis de glucógeno a partir de los productos de su propia desintegración parcial en el músculo. El músculo depende de la glándula digestiva para su mantenimiento regulador del suministro de glucosa. Cuando el glucógeno muscular tiende a agotarse durante una actividad sostenida, y la glucosa no está adecuadamente suministrada por la absorción intestinal, el glucógeno de la glándula digestiva se moviliza en forma de glucosa sanguínea, atendiendo así a la restauración del glucógeno muscular (Philip, 1956; Florkin y Stotz, 1963; Lyner, 1967; Aiston et al., 2001).

3.2.3.3. Glucogenólisis y glucolisis.

El desdoblamiento del glucógeno para formar glucosa se llama glucogenólisis. Debe distinguirse este concepto del de glucolisis, empleado para indicar el desdoblamiento de glucógenos y carbohidratos afines en procesos que normalmente acompaña la liberación de energía. Anteriormente se creía que una enzima, la glucogenasa, llamada también diastasa, catalizaba la glucogenólisis en la glándula



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



digestiva, pero en la actualidad parece claro que intervienen las enzimas fosforiladoras al igual que en la glucogénesis. (Philip, 1956; Santos y Keller, 1993; Blanco, 2006).

3.2.4. Glucólisis muscular.

Los hidrocarbonados musculares distintos del glucógeno se presentan como ésteres del ácido fosfórico de hexosas y triosas. Estos han sido estudiados, como productos intermediarios del metabolismo en el músculo y en la levadura. La glucólisis muscular y la fermentación en la levadura presentan grandes semejanzas, pero difieren en que la producción de ácido láctico es característica del músculo y la del etanol lo es de la levadura (Suttie, 1979; Leloir, 1983).

3.2.5. Nutrición y metabolismo en los crustáceos.

Los carbohidratos, como uno de los tres grupos de nutrientes energéticos importante, son la fuente de energía menos costosa en la dieta de los animales (Wilson y Poe, 1987). Además, la ingesta de hidratos de carbono a menudo en la dieta puede causar un crecimiento con efectos negativos (Shiau et al., 1991b). Para los animales terrestres, en mamíferos, el estudio del metabolismo de los carbohidratos es más clara que la de los animales acuáticos; abarca investigaciones relacionadas con catabolismo de los carbohidratos, vías metabólicas, producción de energía, procesos de glucorregulación e incluso algunas enfermedades relacionados con metabolismo de los carbohidratos (David et al., 1984; Blaak y Saris 1995; Wolever, 2006).

Por otro lado, la mayoría de la investigación en animales acuáticos también se concentra en especies de peces donde se investiga la capacidad para utilizar carbohidratos en la dieta (Wilson y Poe, 1987; Ellis y Reigh, 1991; García-Gallego et al., 1994), los factores que influyen en la utilización de carbohidratos (Morita et al., 1982; Saad, 1989; Tung y Shiau, 1991), enzimas del metabolismo (Furuichi y Yone, 1980), la glucorregulación (Furuichi y Yone 1982; Brauge et al., 1994) y los efectos de Inmunidad de los carbohidratos (Waagbø et al., 1994). Pocos estudios se han realizado en



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



crustáceos, como el camarón y el cangrejo, en comparación con vertebrados. La mayor parte de las investigaciones se han centrado en el metabolismo de carbohidratos de cangrejos y sobre la utilización de carbohidratos en la dieta (Wang et al., 2014), enzimas de carbohidratos (Marqueze et al., 2006; Niu et al., 2012; Wang et al., 2014) y su función sobre la inmunidad (Welcomme y Devos, 1991; Arasta et al., 1996; Tseng y Hwang, 2008; Wang et al., 2012). Aunque existen algunos estudios que analizan los transportadores de glucosa (Blaya et al., 1998; Verri et al., 2001; Sterling y Ahearn, 2011) y la glucohomeostasis (Lago-Lest'on et al., 2007; Qian et al., 2009) el conocimiento del metabolismo de los carbohidratos en los crustáceos es todavía bastante limitado.

La práctica de acuicultura del camarón y el cangrejo, como es en el caso de camarón blanco del Pacífico *Litopenaeus vannamei* (Saoud et al., 2003; Cheng et al., 2006) y el cangrejo chino *Eriocheir sinensis* (Zhang et al., 2011), ha recibido considerable atención debido a su capacidad para proporcionar proteínas de alta calidad para beneficio de los seres humanos. Aunque los crustáceos tienen una limitada capacidad de utilizar carbohidratos y de adaptarse a altos niveles de carbohidratos provenientes de la dieta (Shiau y Jiang, 1991), a menudo se considera incluir carbohidratos en dietas artificiales para crustáceos como fuente de energía (Cruz-Suarez et al., 1994; Cuzon et al., 2004). Investigaciones en base a la nutrición y metabolismo de los carbohidratos en especies de decápodos puede ayudar a ampliar el conocimiento de la nutrición animal y el metabolismo.

3.2.5.1. Requisitos y utilización de carbohidrato.

La utilización de los carbohidratos depende de la estructura, la fuente de hidratos de carbono (Bergot, 1979; Spannhof y Plantikow, 1983) y la situación biológica (Scholnick et al., 2006, Wang et al., 2014). Estudios anteriores han demostrado que consumir carbohidratos complejos es generalmente mejor que ingerir grandes cantidades de azúcares simples. Esto se debe al " Efecto fisiológico negativo "de consumir dietas ricas en glucosa, a consecuencia de la alta tasa de absorción a través



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



de los conducto a hiperglucemia prolongada (Abdel et al., 1979; Shiau et al., 1991a, 1991b; Rosas et al., 2001b).

Cualquiera que sea la fuente de carbohidratos, se considera generalmente que los requerimientos de carbohidratos para crustáceos varían del 20% al 30% de la ingesta total de alimentos. Al suministrar carbohidratos elevados, la ingesta de estos conduce a que haya un menor crecimiento, poca inmunidad y altos porcentajes de mortalidad (Guo et al., 2011). Algunos de los diferentes requerimientos de carbohidratos para especies de crustáceos se enumeran en la tabla 2.

La mayoría de los animales, incluyendo los mamíferos, utilizan el glucógeno almacenado bajo condiciones de estrés o ayuno (Hackett y Mc-Cue, 2010; Brosnan y Watford 2015). Cuando las reservas energéticas de glucosa se agotan, los animales convierten los lípidos almacenados y proteína a glucosa a través de la gluconeogénesis para mantener los niveles de glucosa en la sangre. Cuando la gluconeogénesis ya no puede producir los niveles de glucosa, el organismo puede experimentar una serie de efectos secundarios perjudiciales y, si no se compensan, puede conducir a la muerte (Hackett y Mc Cue, 2010; Brosnan y Watford, 2015). Asimismo, los carbohidratos también pueden abastecer las grandes demandas energéticas de animales acuáticos durante condiciones estresantes (Welcomme y Devos, 1991; Arasta et al., 1996; Tseng y Hwang, 2008; Wang et al., 2012). Por ejemplo, un carbohidrato dietético más alto (20%) puede satisfacer la demanda de energía para un crecimiento óptimo del camarón blanco juvenil del Pacífico, cultivado a baja Salinidad (Wang et al., 2014). Niveles adecuados de carbohidratos en la dieta también pueden aliviar las concentraciones de Amoníaco a baja salinidad (Wang et al., 2014).



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



Tabla 2. Requerimientos de diferentes fuentes de carbohidratos para diferentes crustáceos. Tomado de Wang et al (2016).

Especies	Fuente de carbohidratos	Requisitos (g/ 100g de dieta)	Referencia
Camarón tigre asiático <i>Penaeus monodon</i>	Trehalosa	20	Alava y Pascual (1987)
Camarón blanco chino <i>Fenneropenaeus chinensis</i>	Almidon	26	Xu y Li (1988)
Cangrejo chino <i>Eriocheir sinensis</i>	Celulosa	≤3	Qian y Zhu (1999)
Camarón tigre asiático <i>Penaeus monodon</i>	Harina gelatinizada	≤35	Catacutan (1991)
Camarón blanco del Pacífico <i>Litopenaeus vannamei</i>	Quitina	≥0.54	Akiyama et al., (1992)
Camarón blanco del Pacífico <i>Litopenaeus vannamei</i>	Almidón	20	Wang et al., (2014)
Camarón marrón <i>Penaeus aztecus</i>	Glucosa	<10	Andrews et al., (1972)
Camarón rosa del norte <i>Penaeus duorarum</i>	Glucosa	<10	Sick y Andrews (1973)
Camarón <i>Kuruma Penaeus japonicus</i>	Glucosa	<10	Abdel et al., (1979)



3.2.5.2. Digestión y síntesis de carbohidratos.

En base al conocimiento limitado sobre la regulación de la glucosa en hemolinfa y el transporte de glucosa, resumimos los carbohidratos usados por los crustáceos en la Figura 10.

Los polisacáridos se hidrolizan en oligosacáridos Alpha - dextrina de cadena ramificada y maltosa (Van-Wormhoudt y Favrel, 1988). Estos compuestos se hidrolizan completamente en monosacáridos dentro de la glándula digestiva de los crustáceos, La cual es transportada como glucosa y absorbido por otros órganos. Las reacciones químicas involucradas en el ciclo de Krebs, o el Ácido tricarboxílico (TCA), se producen principalmente en el hepatopáncreas y en el músculo en los crustáceos (Boulton y Huggins, 1970). La actividad de enzimas involucradas en la vía TCA está estrechamente relacionada al material de glucosa y cambios en relación con la concentración de glucosa. La vía de pentosa fosfato, es despreciable en la ruta principal del metabolismo de los carbohidratos en el decápodo crustáceos durante la etapa de ecdisis (Mc-Whinnie, 1962).

La mayoría de los crustáceos tienen algunas enzimas clave de la gluconeogénesis en el hepatopáncreas (Cuzon et al., 2000). El tejido branquial del cangrejo común contiene enzimas involucradas en la gluconeogénesis (Thabrew et al., 1971). Asimismo, cuando se alimenta con bajos niveles de carbohidratos y bajos niveles de proteínas, en el hepatopáncreas del camarón blanco del Pacífico el fosfoenolpiruvato de la actividad carboxiquinasa aumenta significativamente (Rosas et al., 2001a).

En ciertas especies de peces y crustáceos, los carbohidratos utilizados en el metabolismo pueden acumularse como lípidos y glucógeno (Montero y García Martínez, 2003; Gumus e Ikiz, 2009; Wang et al., 2014). El glucógeno en el hepatopáncreas del crustáceo es un precursor importante para la síntesis de quitina, desempeñando un papel crítico durante el ciclo de muda (Cuzon et al., 2000).



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



En los mamíferos, la glucosa derivada del disacárido dietético y la hidrólisis de polisacáridos necesita transportarse una gran distancia para alcanzar los órganos diana para el metabolismo o almacenamiento. La glucosa se traslada a la sangre por medio de las células epiteliales que están presentes en el intestino delgado y luego a diferentes órganos a través de la circulación sanguínea (Wilson O'Brien et al., 2010; Martínez Quintana y Yepiz, 2012). Bajo ese contexto, estudios previos han demostrado que en crustáceos el proceso de transporte de la glucosa y la utilización en crustáceos es similar al de los mamíferos (Figura 11) (Wang y Scheer, 1962, 1963; Ramamurthi et al., 1968),

3.2.5.3. Transporte de Glucosa.

En base a los descubrimientos de Urich et al., (1973) y Dall (1981) utilizando el método de etiquetado de isótopos, los carbohidratos son primeramente absorbido por las células epiteliales del aparato digestivo en la glándula de los crustáceos y luego se transporta a todo el organismo del crustáceo por medio de la hemolinfa, siendo este el mismo método de transporte que se usa para aminoácidos y ácidos grasos. La utilización de hidratos de carbono está estrechamente ligada con la eficiencia energética del transporte de glucosa, que puede transportar hidratos a las membranas plasmática de las células (Menoyo et al., 2006).



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.

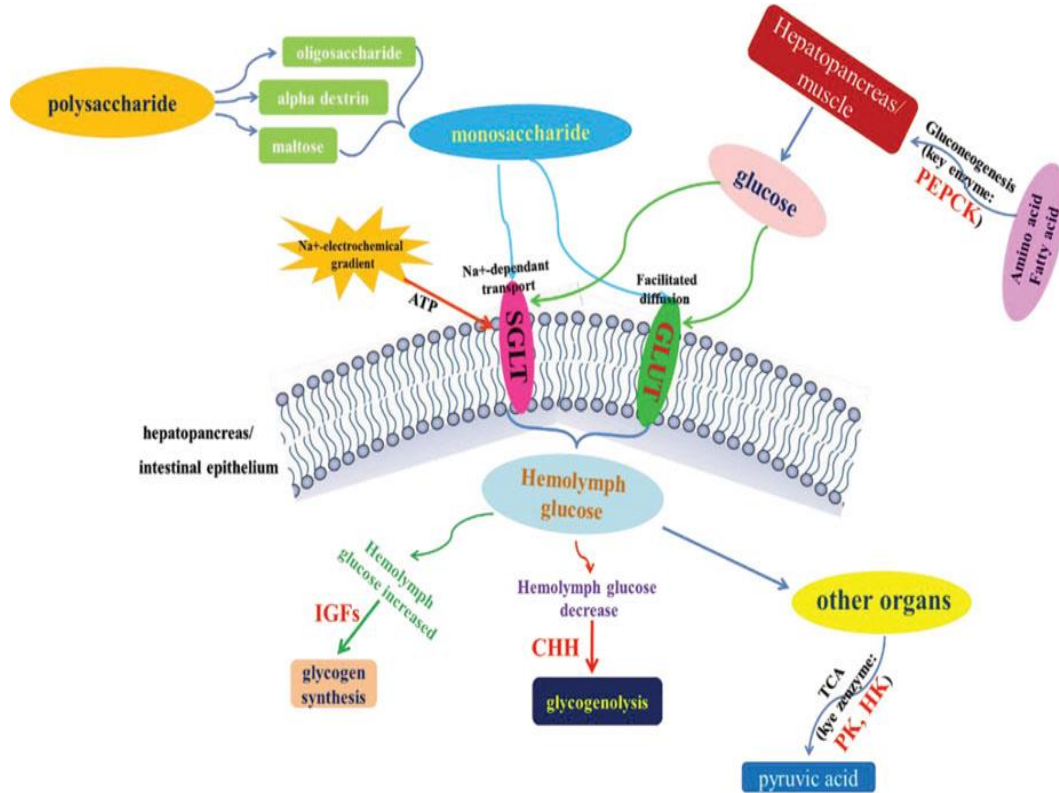


Figura 10. Las vías generales del metabolismo de los carbohidratos, el transporte y la regulación en los crustáceos. Tomado de Wang et al (2016).

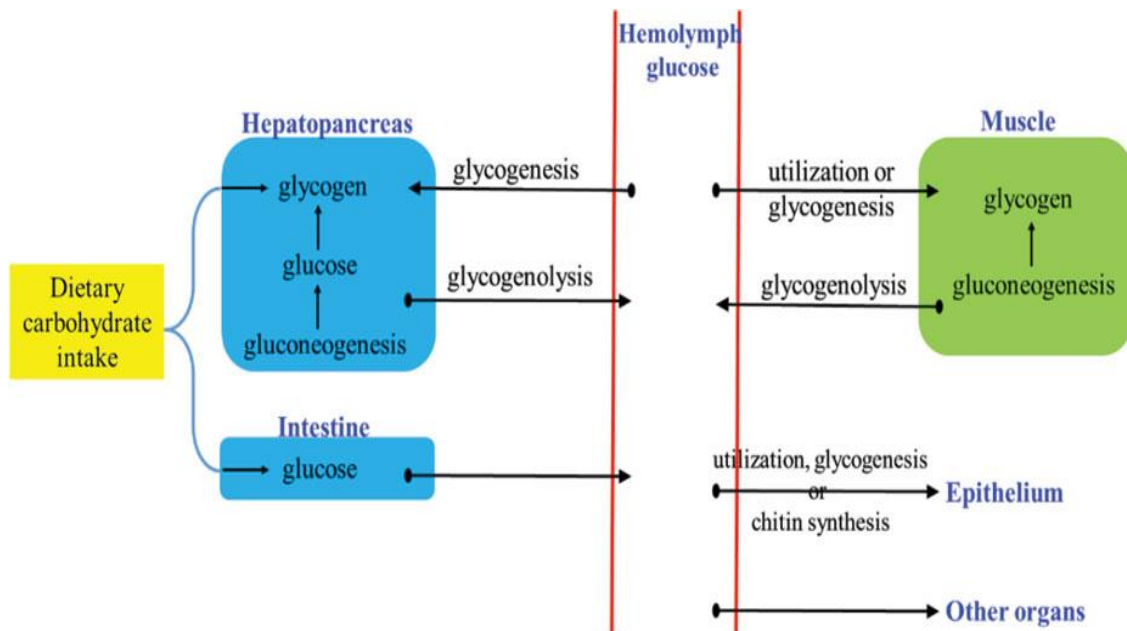


Figura 11. El probable proceso de utilización de carbohidratos en diferentes órganos de crustáceos. Tomado de Wang et al (2016).



3.2.6. Regulación endocrina de glucosa en hemolinfa de crustáceos.

Para crear un ambiente adecuado para las células, los animales deben regular su concentración de glucosa en sangre y, además, almacenar el exceso de glucosa en dependencia de la regulación endocrina a través de las hormonas (Verri et al., 2001). Peces y otros animales acuáticos, regulan la glucosa en sangre a través de la acción de la hormona insulina (Furuichi y Yone, 1981). Por otro lado, las hormonas implicadas en la regulación de la glucosa en hemolinfa de los crustáceos son diferentes a la de los peces en sangre, siendo las principales hormonas utilizadas por crustáceos: CHH, Péptidos similares a insulina, e IGF; y como consecuencia de la función cooperativa de estas hormonas, la gama de cambio en la concentración de glucosa en la hemolinfa de los crustáceos es menor que en los peces (Verri et al., 2001). Varios estudios muestran que la concentración de glucosa en hemolinfa común fue $0,9 \pm 0,2$ mM (media \pm DE) para el rojo Marismas *Procambarus clarkia* (García et al., 1993), 0,03 - 0,19 mM para el cangrejo espinoso *Orconectes limosus* (Keller y Orth, 1990), 0,8 mM para el cangrejo de roca *Cancer pagurus* (Webster, 1996) y 0,77-1,39 mM para el camarón tigre asiático (Hall y Van-Ham, 1998).

3.2.6.1. *Hormona hiperglucémica crustácea.*

La familia CHH es un complejo de neuropeptidos producido por el complejo X-órgano-glándula sinusal e incluye CHH, junto con la hormona inhibidora de la muda (MIH), Hormona inhibidora de órganos mandibular (MOIH), inhibidores de la Hormona vitelogénesis (VIH) y la hormona inhibidora de las gónadas (GIH) (Keller, 1992; Wainwright et al., 1996; Liu et al., 1997). Aunque estas hormonas tienen una estructura similar, realiza diversas funciones. La hormona hiperglucémica crustácea participa en la muda (De y Van-Herp, 1995), reproducción (De y Van-Herp, 1998) y la osmorregulación (Charmantierdaures et al., 1994; Serrano et al., 2003). La participación más importante de CHH es en el metabolismo de ácidos grasos y carbohidratos, lo que ayuda en la regulación de hemolinfa y el suministro de energía a diferentes órganos de los crustáceos (Fanjul, 2006).



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



Cuando se enfrentan con condiciones ambientales estresantes (por ejemplo, Salinidad, temperatura, hipoxia o contaminación) los crustáceos requieren energía adicional (Tseng y Hwang, 2008; Wang et al., 2012) y cambia a la vía metabólica de la energía anaeróbica alternativa (es decir, glicolisis), que está modulada por CHH (Chung et al., 2010). Cuando se somete a estos factores de estrés, CHH es inmediatamente liberado de la glándula sinusal en la hemolinfa (Chung y Webster, 2005) a través de la señalización por algunas neuronas el CHH liberado estimula la hidrólisis de glucógeno en los músculos y el hepatopáncreas, lo que concentra glucosa en la hemolinfa (Santos y Keller, 1993; Glowik et al., 1997). Este proceso ocurre después 30 min de inicio, y dura 2-3 horas (Chung et al., 2010). Cuando la concentración de glucosa hemolinfa es extremadamente baja, la CHH moviliza la glucosa del glucógeno promoviendo la glicogenólisis y la inhibición de la síntesis de glucógeno (Lee et al., 2014). A diferencia de cuando la concentración de glucosa hemolinfa es alta, la secreción de CHH y los péptidos similares a la insulina y el IGF se activan.

3.2.6.2. Los péptidos similares a la insulina y el factor de crecimiento similar a la insulina.

Los péptidos similares a la insulina y los IGF que pertenecen a la misma familia de polipéptidos regulan el metabolismo y crecimiento de células. Gutiérrez et al., (2007) en sus investigaciones en *Penaeus* indicó que los IGF pueden estar implicados en la regulación del metabolismo de los carbohidratos en el camarón, similar a la función que desarrolla la insulina en el metabolismo de la glucosa en los peces.

Los polipéptidos IGF están estrechamente relacionados con el metabolismo de Carbohidratos, y pueden acelerar la síntesis de glucógeno para reducir el contenido de glucosa en la sangre. Sanders, (1983) encontró polipéptidos similar a la insulina en la glándula digestiva de langosta *Homarus americanus* que promueve la síntesis de glucógeno. Asimismo Gutiérrez et al., (2007) encontraron que el contenido de glucógeno en el hepatopáncreas y las branquias de camarón se incrementó significativamente después de la inyección de IGF-I.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



Diversos efectos de los IGF sobre el crecimiento y la reversión del sexo se ha encontrado en crustáceos (Gitterle et al., 2005; Gopal et al., 2010; Jung et al., 2013; Chung, 2014), pero su función en relación con el metabolismo de los carbohidratos sigue siendo poco conocido.

3.3. Alimentación en camarones

3.3.1. Requerimientos nutricionales.

Un factor importante en el cultivo del camarón es el alimento, y dentro de este el tipo de proteína presente en la dieta, por lo que actualmente investigaciones relativas a estrategias de alimentación, donde se combina alimento natural con artificial, así como el porcentaje de inclusión de proteína artificial ha recibido mucha atención debido principalmente al alto costo del alimento artificial (Martínez-Córdoba et al., 1998).

3.3.1.1. Proteínas y aminoácidos.

Las proteínas son nutrientes primordiales para todos los organismos vivos, usándose continuamente para el crecimiento y el mantenimiento de los animales. Diversos estudios han sido realizados con el fin de conocer el requerimiento proteico de varias especies de *Penaeus*, sin embargo estos han estado dirigidos exclusivamente hacia la fase postlarval y juvenil. Son escasos los trabajos encaminados a conocer los requerimientos en larvas, fundamentalmente las dificultades que se generan en la elaboración de dietas adecuadas para estadios de protozoa y mysis.

Teshima y Kanazawa, (1984). Consideraron los rangos óptimos de proteína para larvas de *Penaeus japonicus* implementando una dieta microparticulada con valores entre 45-55 %. Un alto requerimiento para protozoas de *Penaeus vannamei* (60%) fue consignado por (Le-Moullac et al., 1994). Utilizando la misma formulación elaborada por los autores citados anteriormente.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



Rodríguez et al., (1994) encontraron que *Penaeus japonicus* alimentado con una dieta algal menor del 7% de contenido proteico propicia crecimientos y supervivencias en estadio de mysis similares a los obtenidos con una dieta a base de zooplancton con gran valor proteico, en oposición a lo señalado por otros autores. Así mismo, Besbes y Guillaume, (1989) señala que se requiere baja concentración de proteínas para que las larvas de esta especie tengan un ritmo de crecimiento razonable. En general, se han alcanzado un amplio intervalo de niveles proteicos en diferentes especies de *Penaeus* o aún dentro de la misma especie con buenos índices de crecimiento y altas tasas de supervivencia.

Últimamente se ha logrado cuantificar las necesidades de aminoácidos en postlarvas y juveniles de *Penaeus spp.* Implementando la micro encapsulación de los aminoácidos, cubriéndolos con k-carboximetilcelulosa o aumentando la frecuencia de alimentación (Chen et al., 1992; Lion y Yang, 1994; Millamena et al., 1996). No obstante, dietas suplementadas a larvas, utilizando L-arginina sin recubrir o cubierta con una membrana de nylon-proteína, dan tasas de crecimiento y supervivencia similares y más altas que cuando se emplea únicamente la caseína (Teshima et al., 1986)

Una situación semejante podría presentarse en los estadios larvales de *peneidos*, donde ocurren grandes cambios en el funcionamiento del sistema digestivo y la morfología (Lovett y Felder, 1989). Su alimentación en el medio natural lo componen algas y pequeños invertebrados, ricos en aminoácidos libres (Gilles, 1979; Admiral et al., 1986).

Rizo et al., (2017) encontró incremento significativo de la concentración de aminoácidos en la glándula digestiva a las 2 horas, en hemolinfa a las 4 horas y en músculo a las 2 horas tras la ingesta de alimento.



3.3.1.2. Carbohidratos.

Los carbohidratos pueden disminuir el uso de la proteína y los lípidos para estos fines además conforman la fuente de energía dietética más barata.

El incremento de carbohidratos dietéticos en *Penaeus japonicus*, causa una disminución en los requerimientos de proteína de las larvas y son más eficientemente utilizados que los lípidos (Teshima y Kanazawa, 1984). En protozoas de *P. vannamei* Niveles dietéticos de 20% producen los mejores desarrollos (Le-Moullac et al., 1994).

Generalmente, los azúcares simples son poco utilizados por juveniles y adultos de camarones (Andrews et al., 1972; Shiau y Peng, 1992). Se ha indicado que la glucosa dietética es absorbida rápidamente por el canal alimentario y liberada hacia la hemolinfa, produciendo una elevación anormal de los niveles de glucosa en el plasma y de esta manera afectando su utilización como fuente energética en *Penaeus japonicus* (Abdel et al., 1979; Alvarado y Robinson, 1979). Algunos autores sugieren que debido a la presencia de glucosa existe una posible inhibición en la absorción de aminoácidos en el intestino. Aunque en camarones peneidos esta interacción no ha sido estudiada, esto podría ser otra posible explicación a los pobres crecimientos observados en los camarones alimentados con glucosa (Shiau, 1998).

En la utilización de carbohidratos, en la fase larval de los camarones peneidos el conocimiento que se tiene es poco (Niall et al., 1989). Algunos autores sugieren que carbohidratos de bajo peso molecular deben ser los constituyentes adecuados para las dietas de protozoas de *Penaeus monodon*, producto de la baja actividad de alfa-amilasa. Una mezcla de glucosa-sucrosa y alfa-almidón generan buenas tazas de crecimiento y supervivencia en larvas de *Penaeus japonicus* (Teshima y Kanazawa, 1984). La mezcla de diferentes carbohidratos en la dieta parece ser más efectiva que el uso de una sola fuente (D'Abramo y Concklin, 1995).



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



Si bien parecen existir importantes diferencias en la utilización del almidón dependiendo de la fuente y el grado de gelatinización de éste, el desarrollo larval de *Penaeus vannamei* no se vio afectado por la calidad del almidón de maíz proporcionado soluble, estándar con gran contenido de amilopectina o pregelatinizado (Le Moullac et al., 1994).

3.3.1.3. Lípidos.

Los lípidos juegan un papel importante en la nutrición de los camarones, ya que además de ser una fuente importante de energía, también son fuente de ácidos grasos esenciales, como los esteroides y fosfolípidos.

Teshima y Kanazawa, (1984) haciendo uso del aceite de hígado de abadejo y lecitina de soya observaron el requerimiento dietético de lípidos totales en las larvas de *Penaeus japonicus*. Ellos demuestran que no se observan diferencias significativas en el crecimiento y la supervivencia con niveles entre 6.5-16.5%. Grandes cantidades de lípidos en las dietas de crustáceos tienen efectos adversos en su crecimiento y supervivencia (Briggs et al., 1994). No obstante, algunos de los resultados alcanzados pueden deberse a las diferentes calidades de los lípidos empleados en la confección de alimento. Los camarones *peneidos* no tienen un requerimiento establecido lipídico. El único aspecto de la nutrición de lípidos es el requerimiento de ácidos grasos poliinsaturados, fosfolípidos y esteroides (Shiau, 1998).

Existe una demanda de ácidos grasos poliinsaturados (AGPI) de la serie del linoleico (n-3) para los estadios larvales de *Penaeus japonicus*, siendo más efectivos que los de la serie del linoleico (n-6) (Jones et al. 1979; Teshima et al., 1982a). Los requerimientos de los ácidos grasos esenciales parecen variar con los niveles de fosfolípidos dietéticos (Kanazawa et al., 1985).



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



A medida que avanza el desarrollo larval de *Penaeus monodon*, los niveles de los ácidos grasos 16:1 y 18:1 disminuyen, con un correspondiente incremento de los AGPI, particularmente 20:5 n-3 y 22:6 n-3, demostrando la importancia de los AGPI como componentes dietéticos (Millamena y Quinitio, 1985). Se ha encontrado buenas producciones de larvas y postlarvas prematuras de *P. monodon* y *P. stylirostris* (Leger et al., 1986). Niveles entre 12-22 mg/g peso seco de lípido, aumentan la capacidad de las postlarvas a sobrellevar condiciones de estrés. Se ha propuesto que los AGPI mejoran la resistencia a las enfermedades (Chamberlain, 1995).

Ha sido demostrado en larvas y juveniles de *penaeus spp.* Que el modelo de ácidos grasos refleja el contenido del alimento (Bottino et al., 1980; Catacutan, 1991; Mourente et al. 1995; Montana y Navarro, 1996). En Ecuador, los perfiles de ácidos grasos de las larvas silvestres de *Penaeus vannamei* no fluctúan en relación a los cambios climáticos o área geográfica. Al compararse con las larvas de cultivo, éstas presentaron valores altos de 18:2 n-6 y 18:3 n-3 y contenidos más bajos de 20:5 n-3 y 22:6 n-3 que las silvestres (Pedrazzoli et al., 1995). La determinación de la estructura de los ácidos grasos en camarones silvestres podría servir como una aproximación de las necesidades nutricionales y constituir un indicador para la adición de lípidos en las dietas.

Los fosfolípidos juegan un papel muy importante en la movilización del colesterol y los triglicéridos en el hepatopáncreas a la hemolinfa, además, son el segundo componente lipídico más abundante dentro del cuerpo del animal, después de los triglicéridos (Teshima, 1986a y 1986b). En unión con las proteínas forman la estructura lipoproteica básica de las membranas biológicas.

La necesidad de incluir fosfolípidos a la dieta de larvas de *Penaeus japonicus* fue señalada por (Teshima et al., 1982, 1993). La eficacia de los fosfolípidos en mejorar el crecimiento y la supervivencia varía según las clases y fuentes de fosfolípidos. Fosfatidilcolina (PC) del huevo de bonito y fosfatidilinositol (PI) de soya muestran las mayores eficiencias. Además, PC y PI conteniendo proporciones altas de ácidos grasos



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



poliinsaturados de la serie n-3 son más efectivos para promover buenos desarrollos larvales (Kanazawa et al., 1985). Una dieta ausente de lecitina provocó una mortalidad del 100% antes de alcanzar el estadio de mysis en *P. Japonicus*, sin embargo, un 3 % de inclusión de lecitina de soya causó buenos crecimientos, indicando el requerimiento de este fosfolípido para una adecuada supervivencia y altas tasas de crecimiento en los estadios larvales (Kanazawa, 1992).

El efecto de fosfatidilcolina en el desarrollo de las larvas de *Penaeus japonicus* fue indagado por Cámara et al., (1997), señalando que con niveles de 15-30 g/kg de dieta de PC de soya se logra una óptima metamorfosis de la larva y que el requerimiento de PC disminuye con la edad de la postlarva. El incremento postlarval de esta especie se estimula hasta el día 17 con una dieta rica en fosfolípidos, después de lo cual un mayor desarrollo se obtuvo al no incluirlo en el alimento (Takhaert et al., 1991).

La habilidad de los crustáceos y peces marinos de biosintetizar fosfolípidos a partir de ácidos grasos y diglicéridos, fue consignado por Lui et al., (1974). Sin embargo, aún no está demostrado si existe un verdadero requerimiento de fosfolípidos para camarones. No obstante, tiene un efecto beneficioso en las larvas al ser incluidos en las dietas, ha sido demostrado, y puede ser debido a un requerimiento concreto de algunos fosfolípidos para el transporte de lípidos en la hemolinfa, particularmente el colesterol y a una baja tasa de biosíntesis de fosfolípidos en relación a su demanda metabólica durante el desarrollo larval (Teshima et al., 1986c). Esta capacidad limitada para la biosíntesis de fosfolípidos también fue encontrada en hembras maduras de *Penaeus vannamei*.

Los crustáceos son incapaces de sintetizar esteroides de *novo* a partir del acetato y mevalonato (Kanazawa, 1984). Niveles óptimos de colesterol fueron estimados en 1% para larvas de *Penaeus japonicus* (Teshima et al., 1982). Se demostró que el colesterol presentó el mayor valor dietético en términos de promover el crecimiento y la supervivencia, cuando se examinó el valor nutricional de 11 esteroides en larvas de *Penaeus japonicus*, aunque dietas conteniendo ergosterol o 24-metilen colesterol no



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



resultaron significativamente diferentes en las tasas de supervivencia con respecto al colesterol, sugiriendo que las larvas de esta especie son capaces de convertir estos compuestos a colesterol (Teshima et al., 1983).

Aunque se ha especulado sobre la posible interacción del colesterol y los fosfolípidos en el crecimiento de los camarones, estudios realizados en larvas de *Penaeus japonicus* (Teshima et al., 1982) y juveniles de *P. penicillatus* y *P. monodon* muestran que no parece haber interacción entre esos dos nutrientes (Chen y Jenn, 1991; Chen, 1993).

3.3.1.4. Vitaminas y Minerales.

El estudio de requerimientos de vitaminas en *peneidos* ha tenido un desarrollo rápido en los últimos años, sin embargo estos están referidos a juveniles de varias especies.

El conocimiento de los requerimientos de vitaminas en larvas ha estado fundamentado en investigaciones realizadas en *Penaeus japonicus*. Haciendo uso de una dieta micro particulada, se encuentra que esta especie necesita de vitamina E, ácido nicotínico, colina, piridoxina, biotina, ácido fólico, ácido ascórbico, cianocobalamina, vitamina D, inositol, rivo flavina, tiamina y beta-caroteno. El déficit de una de esas vitaminas causó el cese o el retardo de la metamorfosis y una alta mortalidad durante el desarrollo larval. Este autor indica que algunas vitaminas tales como el ácido ascórbico tienen aparentemente los requerimientos más altos para larvas que para juveniles, aunque es posible que ocurran pérdidas hacia el agua antes de la ingestión del alimento (Kanazawa, 1984).

El ácido ascórbico (AA) se considera un componente dietético fundamental para diversos estadios de desarrollo de organismos acuáticos. Como en el caso de estadios larvales de peces y camarones parecen ser más aptos a deficiencias de este nutriente. Debido a que el AA es fácilmente oxidado a una forma inactiva, en la actualidad se



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



están empleando formas químicamente estables de ascorbato para reducir las pérdidas de la actividad de la vitamina C (Kanazawa, 1984).

Utilizando *Artemia* enriquecida con ascorbil-palmitato, al valorar la condición fisiológica de larvas de camarón, encontraron una alta resistencia osmótica (Laveus et al., 1998). Estos autores, agregando ésteres de ascorbil fosfato a dietas formuladas, determinaron los requerimientos mínimos para la larvicultura de *Penaeus monodon* y *P. vannamei*. Los cuales fueron de 20 y 130 mg AA/kg de dieta, respectivamente. Para asegurar suficiente resistencia a situaciones de estrés y al ataque de enfermedades, los niveles sugeridos de aa deben superiores a 200 y 2000 g aa/kg de dieta, respectivamente.

Los camarones pueden absorber minerales que se encuentran en el agua circundante aunque requieren de una fuente dietética que le proporcione ciertos minerales para el crecimiento, debido a pérdidas durante la muda.

El conocimiento de las necesidades dietéticas de minerales durante el período larval es prácticamente nulo. (Besbes y Guillaume, 1989). Suplementando dietas con hierro para larvas de *Penaeus japonicus*, demuestran que existe un pronunciado efecto en retardar el crecimiento. Ciertos minerales suplementados de forma excesiva en la dieta pueden actuar negativamente al alterar la captación de otros minerales (D' Abramo y Concklin, 1995). Por tal razón es necesaria la realización de futuras investigaciones en este campo.



3.4. Técnicas espectrofotométricas

3.4.1. Principios de la Espectrofotometría.

Se conoce como medida de cantidad de energía radiante absorbida por las moléculas de una muestra en función de las longitudes de onda específicas (ley de Bouguer-Lambert-Beer). La espectrofotometría es el método de análisis óptico más usado en el área de investigación. Las técnicas espectroscópicas también se basan en la interacción de la radiación electromagnética con la materia. Debido a esta interacción las moléculas pueden pasar de un estado energético, a otro estado energético distinto, absorbiendo así cierta cantidad de energía radiante igual a la diferencia energética existente entre los dos niveles (Miñones, 1978).

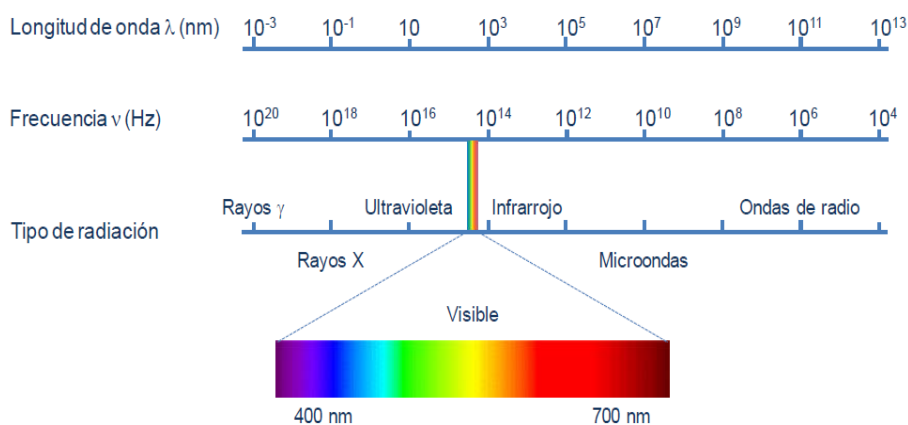


Figura N° 12. Regiones del espectro electromagnético. Tomado de Miñones, (1978).

La absorción de la radiación ultravioleta o visible por moléculas orgánicas e inorgánicas se produce por la excitación de los electrones de enlace, por lo tanto, la longitud de onda de los máximos de absorción se puede relacionar con los enlaces de las especies absorbentes. Independientemente de la técnica instrumental responsable de la señal analítica (cuyas características se estudian en forma particular) los parámetros que se determinan a partir de las curvas de calibración obtenidas con cualquiera de ellas son: la linealidad, la sensibilidad, el límite de detección, el límite de cuantificación, el intervalo analítico (Miñones, 1978).



3.4.2. Determinación de glucosa.

La glucosa se determina después de la oxidación enzimática en presencia de glucosa oxidasa. El peróxido de hidrógeno formado reacciona bajo la catálisis de peroxidasa con fenol y 4-aminofenazona formando un complejo rojo-violeta usando la quinoneimina como indicador. (Teuscher y Richterich, 1971; Barham y Trinder, 1972).

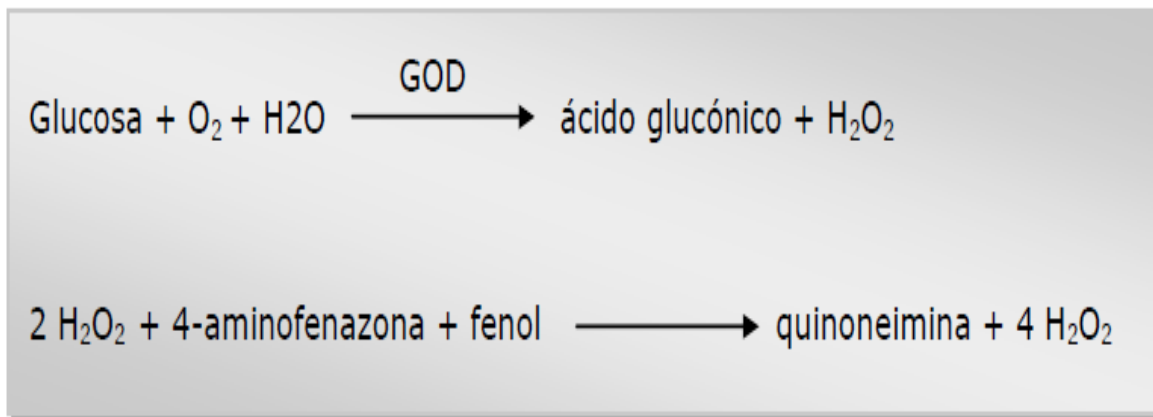


Figura N° 13. Principio de la reacción de Glucosa. Tomado de Teuscher y Richterich, (1971).



4. Materiales y métodos

4.1. Animales en estudios.

Para el experimento se usaron camarones *Litopenaeus vannamei* donados al Laboratorio de Investigaciones Marinas y Acuícolas (LIMA) del Departamento de Acuícola por la empresa FARALLON AQUICULTURE S.A. de la ciudad de León, Nicaragua, el 4 de julio del año 2016, en edad de postlarva (pl12).

Se cultivaron en pilas de concreto de 20.43 m², a una densidad de siembra de 39 organismos/m², se les proporciono aireación constante y alimento artificial (Bio-camaronina 25% de proteína) hasta llevarlos a un peso entre 8.0± 8.5 gr para la experimentación.

4.2. Dispositivos experimentales

Para la realización de esta investigación se extrajo agua en la zona de las peñitas, León, con una bomba axial (Marca JHHG-53HL de 5 HP). Se usó un filtro de arena sílica para retener partículas mayores a 100 micras, y luego el agua fue depositada en el reservorio principal. Posteriormente, el agua se trasladó a un reservorio secundario con capacidad de 500 litros para distribuirla a los dispositivos experimentales. A todos los dispositivos experimentales se les realizó recambios de agua del 100% diario y se mantuvieron con aireación constante.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.

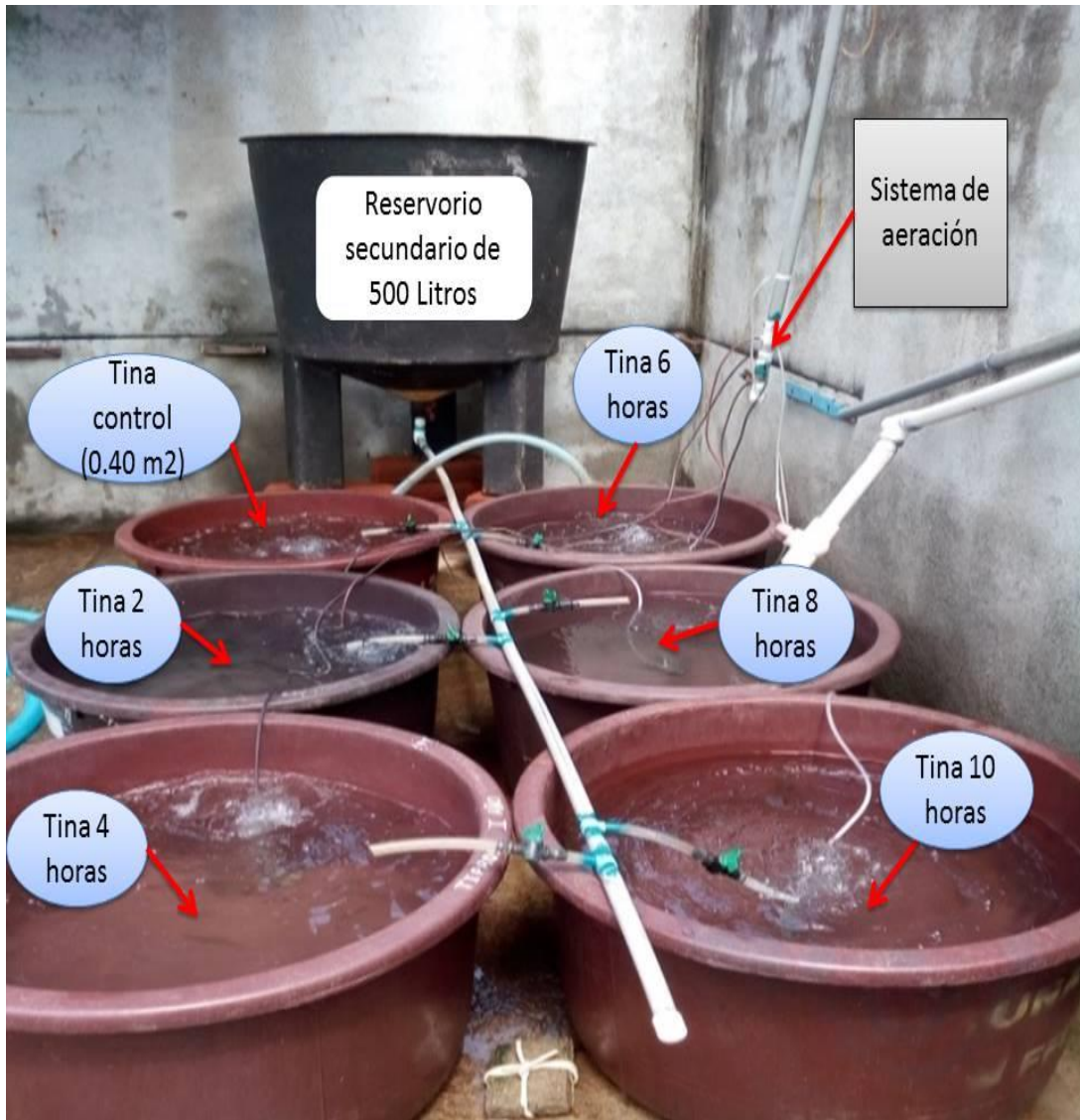


Figura N° 14. Dispositivos experimentales.

Los camarones se distribuyeron en 6 tanques plásticos de 0.40 m² (n=10) y se mantuvieron por un período de 1 semana para lograr su aclimatación. Cada tanque se correspondía de la siguiente manera:



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



Tabla 3. Diseño experimental para toma de muestras de *L. vannamei* en los diferentes tanques experimentales durante el tiempo.

Hora	Tanques Experimentales	Observaciones
00:00	Tanque control	Camarones ayunados, con niveles basales de glucosa
02:00	T1	Camarones alimentados 2 horas previas a la toma de muestra
04:00	T2	Camarones alimentados 4 horas previas a la toma de muestra
06:00	T3	Camarones alimentados 6 horas previas a la toma de muestra
08:00	T4	Camarones alimentados 8 horas previas a la toma de muestra
10:00	T5	Camarones alimentados 10 horas previas a la toma de muestra

4.3. Toma de muestras

Para la extracción de las muestras, a todos los camarones se les dejó por un periodo de 12 horas en ayuno. Se tomaron las muestras al grupo control y al mismo tiempo se alimentaron los tanques (T1, T2, T3, T4 y T5) por un lapso de 30 minutos. Posteriormente cada 2 horas se realizó la toma de muestra a los tanques hasta llegar a las 10 horas de muestreo.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



4.4. Extracción de hemolinfa

Los camarones *L. vannamei* se tomaron de los tanques experimentales y se colocaron en una toalla con el fin de eliminar el agua en exceso, se pesaron y se extrajo la hemolinfa usando una jeringa heparinizada de un 1 ml en la base del quinto par de pereiópodos, evitando que la muestra se mezcle con el aire durante la succión. A todas las muestras de hemolinfa se conservaron sobre hielo a 4°C, hasta su posterior análisis en laboratorio.

4.5. Extracción de la glándula digestiva (hepatopáncreas) y músculo

A cada camarón se le hizo un corte superficial lateral a nivel del cefalotórax, se extrajo el hepatopáncreas y se depositó en un vial eppendorf y se refrigeró a 4°C. Seguido, se hizo un corte del segundo segmento abdominal para obtención de tejido muscular, se colocó en un vial eppendorf y se colocó en hielo a 4°C.

Posteriormente las muestras fueron trasladadas al Laboratorio de Fisiología Animal, las muestras de hemolinfa fueron procesadas inmediatamente y el hepatopáncreas y músculo se guardaron a -30°C, hasta su posterior análisis.

De las muestras de hepatopáncreas, hemolinfa y músculo se tomaron submuestras para la determinación de los niveles de glucosa libre.

4.6. Análisis de muestras

4.6.1. Obtención del plasma

Las hemolinfa se desproteinizo con ácido perclórico 0.6 N (PCA), con el objetivo de inhibir el proceso enzimático que puede generar el consumo de glucosa y aminoácidos para la generación de energía y se neutralizaron con bicarbonato de potasio (KHCO₃) 1 N. Luego se homogenizó cada vial en el bortex FISHER SCIENTIFIC modelo 945404 por unos 5 segundos, se centrifugó a 8,000 RPM durante 10 min para



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



precipitar los cuerpos celulares. Se tomó el sobrenadante y se volvió a centrifugar a 13000 rpm durante 4 min para la precipitación de las proteínas. Posteriormente, se tomó el sobrenadante para su análisis.

4.6.2. Preparación de la muestra de la glándula digestiva (hepatopáncreas) y músculo.

Se tomó la muestra, se realizó un corte y se homogenizó con el sonicador UP200H con ácido perclórico 0.6 N (PCA), tras la sonicación se añadió bicarbonato de potasio (KHCO_3) 1 N. Se tomaron las muestras y se centrifugaron a máxima velocidad 13000 rpm durante 4 min, se obtuvo el sobrenadante para luego realizar su respectivo análisis.

4.7. Análisis de las muestras

4.7.1. Glucosa.

En todos los experimentos los niveles de glucosa libre en plasma se determinaron enzimáticamente utilizando un kit comercial (Spinreact, España) adaptado al formato de microplacas.

Para desarrollar la curva estándar se usó D-Glucosa. Previo a las lecturas de absorbancia, la microplaca se agito por 5 minutos y se procedió a colocarla en la estufa J.P Selecta, modelo DIGITHEAT 150L por 10 min a temperatura de 37 °C. Seguido se introdujo en el lector de microplacas (Bio Tek ELx 800) para obtener la lectura de absorbancia a 515 nm.

En cada ensayo experimental las muestras siempre se analizaron en paralelo con la curva de calibración dentro de la microplaca; a partir de la cual se extrapolaron los valores de concentraciones de las muestras.



4.8. Análisis estadísticos.

Los datos obtenidos durante la realización del experimento se muestran como la media \pm E.E.M de cada grupo y las diferencias entre ellos se evaluaron mediante un ANOVA de una vía. Tras los análisis de varianza se realizó el test de comparaciones múltiples de Student Newman Keuls. En todos los casos el nivel de significación se estableció con un valor de $P < 0.05$. Previamente a estas pruebas estadísticas, se analizaron los datos mediante una prueba de normalidad (Shapiro - Wilks) y de homogeneidad de varianzas (prueba C de Cochran).



5. Resultados

5.1. Valores promedio de la concentración de glucosa (μmol glucosa/ g tejido) en glándula digestiva (hepatopáncreas).

La Figura N° 15 muestra que en la glándula digestiva (hepatopáncreas) a las 4 horas hay un incremento significativo de las concentraciones de glucosa siendo el valor más alto $3.46 \mu\text{mol}$ glucosa/ g tejido con respecto al grupo control (en ayuno). Posterior, a las 4 horas, los niveles de glucosa tienden a disminuir hasta asemejarse al valor promedio observado en el grupo control.

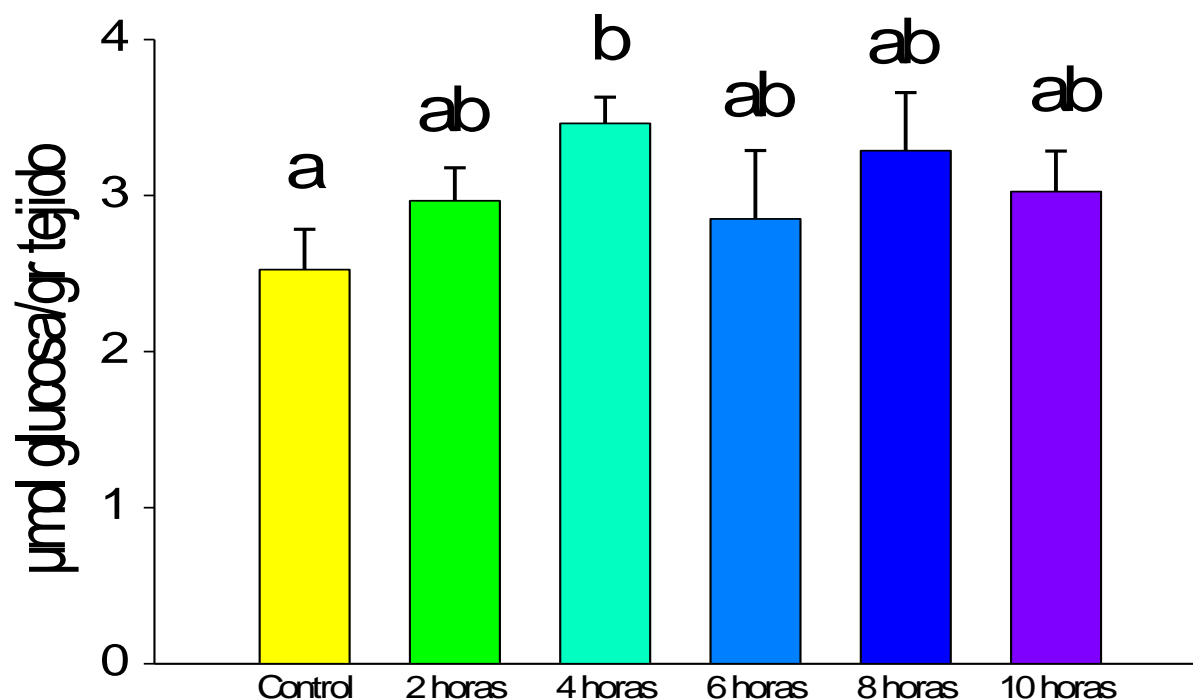


Figura N° 15. Valores promedio de la concentración de glucosa (μmol glucosa/ g tejido) en glándula digestiva (hepatopáncreas), tras ingesta de alimento en camarones *Litopenaeus vannamei*. Cada valor se corresponde a la media \pm EEM, N=10. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.050$) entre grupos.



5.2. Valores promedio de la concentración de glucosa en hemolinfa.

En la Figura N° 16 se observan las fluctuaciones de los niveles de glucosa libre en hemolinfa durante (0, 2, 4, 6, 8, y 10 horas). De manera general, las concentraciones de glucosa incrementan significativamente hasta las 8 horas tras la ingesta que se mantiene hasta el final del experimento.

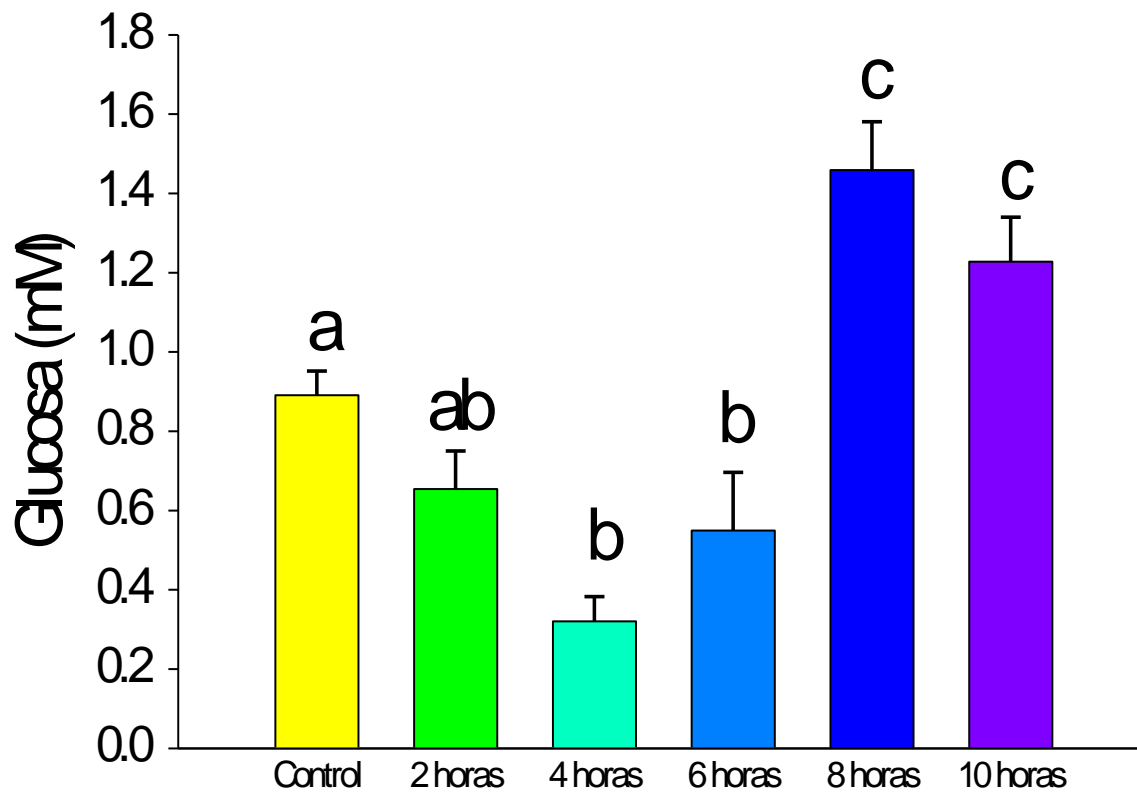


Figura N° 16. Valores promedio de la concentración de glucosa (mM) en hemolinfa, tras ingesta de alimento en camarones *Litopenaeus vannamei*. Cada valor se corresponde a la media \pm EEM, N=10. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.050$) entre grupos.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.

5.3. Valores promedio de la concentración de glucosa (μmol glucosa/ g tejido) en el músculo.

En músculo, los niveles de glucosa incrementan significativamente a las 4 horas, tras la ingesta de alimento, con respecto al grupo control. Posteriormente, se observa una tendencia decreciente de las concentraciones de glucosa hasta la finalización del experimento (figura N° 17).

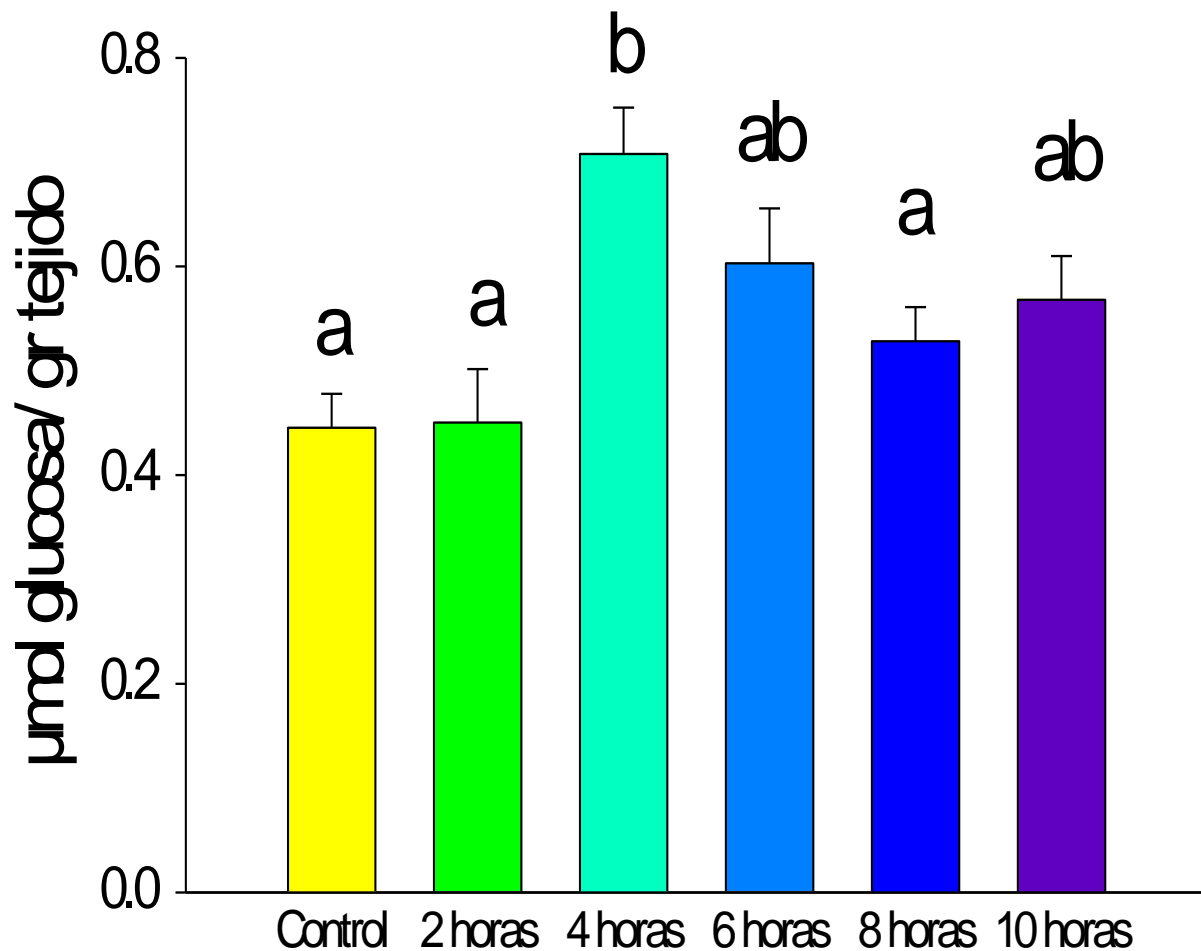


Figura N° 17. Valores promedio de la concentración de glucosa (μmol glucosa/ g tejido) en el músculo, tras ingesta de alimento en camarones *Litopenaeus vannamei*. Cada valor se corresponde a la media \pm EEM, N=10. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.050$) entre grupos.



6. Discusión

6.1. Caracterización preliminar del estudio

Uno de los más importantes organismos usados en la acuicultura de América es el camarón blanco *Litopenaeus vannamei* (Gaxiola et al., 2005). Por tal razón, el objetivo de la presente investigación fue determinar la curva de glucosa (periodo de 10 horas) en la glándula digestiva, hemolinfa y músculo para evaluar el tiempo de absorción y retorno a los niveles basales, tras la ingesta de alimento en *Litopenaeus vannamei*. Se han realizado estudios para conocer el tiempo de absorción y asimilación de glucosa en la glándula digestiva y el comportamiento de la concentración en hemolinfa (Rosas, et al., 1995; Rosas, et al., 1996). Sin embargo, hasta la fecha, no hemos encontrado un estudio donde se evalué, en conjunto, el comportamiento de las fluctuaciones de los niveles de glucosa tras la ingesta de alimento en glándula digestiva, músculo y hemolinfa en *Litopenaeus vannamei*. Bajo ese contexto, se diseñó el presente experimento para determinar la fluctuación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva y hemolinfa y su reflejo en la fluctuación de los niveles de glucosa en el tejido muscular, tras la ingesta de alimento. Aunque los camarones están bien adaptados para el uso de aminoácidos como fuente de energía (Rosas, et al., 1995; Rosas, et al., 1996; Taboada, et al., 1998), se sabe que la glucosa se utiliza como combustible energético de uso rápido; (Akiyama y Dominy, 1989) y como componente estructural del exoesqueleto (Rosas, et al., 2006).

6.2. Fluctuación de los niveles de glucosa en glándula digestiva (hepatopáncreas) tras ingesta de alimento

La glándula digestiva también conocida como glándula del intestino medio o hepatopáncreas de los crustáceos decápodos cumple la doble función de secretar enzimas y absorber el producto de la digestión (Gibson y Barker, 1979; Icely y Nott, 1992; Rosas et al., 1995). En la glándula digestiva de *Litopenaeus vannamei* se ha detectado la presencia de enzimas digestivas carbohidrasas tales como ∞ amilasas, laminarinasas y ∞ glucosidasa (Pascual et al., 1983; Alava y Pascual, 1987; Shiau y



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



Peng, 1992; Shiau, 1998; Gaxiola et al., 2005) que son capaces de desdoblar cadenas de poli y oligosacáridos que se hidrolizan para producir glucosa. Amilasa, es una de las enzimas digestivas más estudiadas en *L. vannamei* (Le-Moullac et al., 1994; Van-Wormhoudt et al., 1995; Van-Wormhoudt y Bellon-Humbert, 1996). Por consiguiente, en el tracto digestivo de los camarones como *L. vannamei*, la degradación de los almidones de la dieta se inicia con la actividad de las α -amilasas y α -glucosidasa (Pascual et al., 1983; Alava y Pascual, 1987; Shiau y Peng, 1992; Shiau, 1998; Rosas, et al., 1995; Gaxiola et al., 2005). La hidrólisis total de los carbohidratos se logra por la acción complementaria de las α -glucosidasas, sacarasa-isomaltasa y α -dextrinasas (Van-Wormhoudt, 1980, Van-Wormhoudt y Favrel, 1988). La acción combinada de estas enzimas garantiza la degradación completa de los almidones y del glucógeno ingerido durante el proceso de alimentación (Le-Chevalier y Van-Wormhoudt, 1998; Douglas et al., 2000).

Por consiguiente, de manera general, nuestro ensayo experimental concuerda con las respuestas metabólicas establecidas en *Litopenaeus vannamei* debido a que se observó un incremento significativo de las concentraciones de glucosa en la glándula digestiva a las cuatro horas tras la ingesta de alimento, que luego decrecen a niveles basales hasta el final del experimento. Estudio realizado por Rosas et al., (1995) muestra incremento de los niveles de glucógeno en la glándula digestiva en las primeras 8 horas, tras la ingesta, lo que permite deducir actividad degradativa de glúcidos y absorción de glucosa en la glándula digestiva, situación que pudiese ser similar a lo observado en nuestros resultados (Gaxiola et al., 2005). Es más, el decrecimiento de los niveles de glucosa después de las 4 horas de haber ingerido alimento permite deducir la probable activación de la formación glucogenogenica (Rosas et al. 2002), actividad que regula la concentración de glucosa en la glándula digestiva de *Litopenaeus vannamei*.



6.3. Fluctuaciones de los niveles glucosa en hemolinfa tras ingesta de alimento

Nuestros resultados concuerdan con lo observado en otros estudios donde los niveles de glucosa incrementan tras la ingesta de alimento (Cousin, 1995; Rosas, et al., 1995). Sin embargo, nuestro ensayo experimental muestra incremento significativo de la concentración de glucosa hasta las ocho horas tras ingesta, no concordando con el tiempo de 4 horas expuesto por Cousin et al., (1995) y Rosas et al., (1995).

Usando nuestros organismos de ensayo, Rizo et al. (2017) encontró incremento significativo de la concentración de aminoácidos en la glándula digestiva a las 2 horas, en hemolinfa a las 4 horas y en musculo a las 2 horas tras la ingesta de alimento. Por tanto, sabiendo que los aminoácidos son el principal metabolito energético usado por los camarones (Cuzon et al. 2004), podemos deducir que los aminoácidos absorbidos por la glándula digestiva pasan directamente a la hemolinfa y que ahí están siendo distribuidos a los diferentes tejidos del animal. Por consiguiente, el metabolismo de los aminoácidos en el tejido muscular podría estar produciendo la energía necesaria para la subsistencia del animal. Asimismo, pudiese estarse activando el proceso gluconeogénico debido a la presencia de fosfoenol piruvato carboxiquinasa (PEPCK) en las células musculares de crustáceos (Oliveira y Da Silva, 1977; Hervant, 1996; Rosas et al., 2001).

6.4. Fluctuaciones de los niveles de la glucosa en músculo tras ingesta de alimento

Los bajos niveles de glucosa en hemolinfa observados en nuestro experimento, durante las primeras 6 horas, tras la ingesta de alimento y lo reportado por Rizo et al. (2017) donde muestra incremento significativo, con respecto al grupo control, de los niveles de aminoácidos a las 2 horas en glándula digestiva, 4 horas en hemolinfa y 2 horas en tejido muscular, indica el uso de este metabolito como sustrato energético primario (Rosa et al., 1995; Rosa et al., 1996; Taboada et al., 1998).



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



Se sabe que los camarones presentan alta capacidad de expresar fosfoenolpiruvate carboxykinase (PEPCK), lo cual permite alta actividad gluconeogénica en el tejido muscular (Lallier y Walsh, 1991). Por consiguiente, nuestros resultados invitan a deducir que el incremento de los niveles de glucosa muscular observado a las 2 horas tras la ingesta de alimento puede deberse al metabolismo de los aminoácidos y la subsecuente actividad gluconeogénica producto de la actividad de PEPCK. Esta actividad permite mantener el turnover de la glucosa y disminuir los niveles de lactato producidos durante el proceso glucolítico (Hervant et al., 1999).

Por tanto, nuestros resultados muestran que, tras la ingesta de alimento, a las 4 horas el nivel de glucosa muscular alcanza el máximo nivel de concentración, posterior inicia tendencia decreciente hasta el final del experimento.



7. Conclusiones

- 1) En la glándula digestiva, el nivel de glucosa presenta tendencia creciente de la concentración en las primeras dos horas y alcanza el máximo nivel de concentración a las 4 horas, tras la ingesta. Posteriormente, la concentración de glucosa presenta tendencia decreciente hasta las 10 horas de finalización del experimento.
- 2) En hemolinfa, los niveles de glucosa incrementan significativamente, con respecto al grupo de camarones ayunados, a las 8 horas tras la ingesta de alimento y se mantienen hasta las 10 horas de finalización del experimento.
- 3) En músculo, los niveles de glucosa incrementan significativamente, con respecto al grupo de camarones ayunados, a las 4 horas tras la ingesta de alimento y se mantienen hasta las 10 horas de finalización del experimento con una ligera tendencia decreciente de la concentración.



8. Recomendaciones

1. Como futuros ingenieros en esta rama de la acuicultura, sugerimos a los productores de empresas camaroneras así como dueños de pequeñas cooperativas que realicen este tipo de investigaciones para entender el funcionamiento digestivo, tras la ingesta de alimento en camarones.
2. Realizar estudios que permitan conocer la capacidad digestiva de los diferentes tipos de alimentos mediante la evaluación de los niveles de expresión y actividad de enzimas degradadoras de glucosa y proteínas, así como la evaluación del tiempo de absorción de metabolitos energéticos a niveles de hemolinfa y los diferentes tejidos.
3. Realizar ensayos experimentales donde se evalúen los parámetros estudiados en esta investigación usando camarones de diferentes edades y condiciones de crecimiento (muda) para determinar su fisiología digestiva.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



9. Anexo

Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua

UNAN-León

Facultad de Ciencias y Tecnología

Formato de laboratorio toma de muestra de hepatopáncreas y musculo



Muestra:		Fecha:		
		Hora:		
Hepatopáncreas				
Nº Vial	Vial / Tejido	Vial vacío	Tejido	Volumen PCA/KHCO₃
Tejido				

Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua

UNAN-León

Facultad de Ciencias y Tecnología

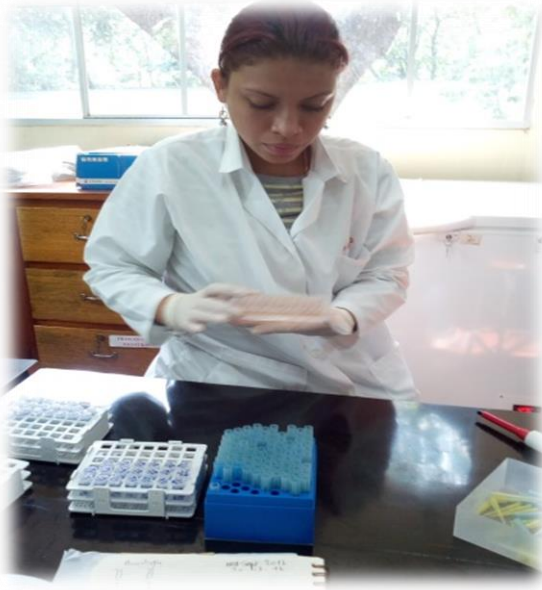
Formato de laboratorio toma de muestra de hemolinfa



Nº Vial	Muestra Hemolinfa	Agua destilada	Total muestra	PCA/ KHCO₃	Volumen final	Sobrenadante



Preparación de las muestras



Lectura de las muestras





10. Referencias bibliográficas

- Abdel, S.; Kanazawa, A. y Teshima, S. (1979). Effects of dietary carbohydrate on the growth and the levels of the hepatopancreatic glycogen and serum glucose of prawn. *Bulletin of Japanese Society of Scientific Fisheries*, 45(12):1491-1494.
- Admiral, W.; Peletier, R. y Laane, W. (1986). Nitrogen metabolism of marine planktonic diatoms: excretion, assimilation and cellular pools of free amino acids in seven species with different cell size. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 98:241-263.
- Aiston, S.; Hampson, L.; Gomez, A.; Guinovart, J. y Agius, L. (2001). Hepatic glycogen synthesis is highly sensitive to phosphorylase activity: Evidence from metabolic control analysis. *Journal of Biological Chemistry*.
- Akiyama, D. y Dominy, W. (1989). *Penaeid* shrimp nutrition for the commercial feed industry. American Soybean Association, 15/1/89 Vol. 3. *Aquaculture*, 18, 50 pp.
- Akiyama, D.; Dominy, W. y Lawrence, A. (1991). *Penaeid* shrimp nutrition for the commercial feed industry. Am Soybean Assoc., *Aquaculture*. 32- 35 pp.
- Akiyama, D.; Dominy, W. y Lawrence, A. (1992). *Penaeid* shrimp nutrition. Elsevier Publishing, New York.
- Alava, V. y Pascual, F. (1987). Carbohydrate requirements of *Penaeus monodon* (Fabricius) juveniles. *Aquaculture*, 61:211–217.
- Al Mohama. S. y Nott, J. (1987). R Cells and the digestive cycle in *penaeus semisukatus* *Mar. Biodiver*, 129 -137.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



- Alvarado, F. y. Robinson, J. (1979). A kinetic study of the interaction between aminoacids and monosacarides of the intestinal brush-border membrane. *Journal Physiology*, 295:457-475.
- Andrews, J.; Sick, L. y Baptistv, G. (1972). The influence of dietary protein and energy level on growth and survival of penaeid shrimp. *Aquaculture*, 1:341-347.
- Arasta, T.; Bais, V. y Thakur, P. (1996). Effect of nuvan on some biochemical parameters of Indian catfish, *Mystus vittatus*. *Journal of Enviromental Biology* 17:167–169.
- Arellano, E. (1990). *Guías técnicas en el cultivo de larvas de camarón*. En memoria de Edgar Arellano: Once años dedicados a la investigación y desarrollo de acuicultura en el Ecuador. CENAIM, San Pedro de Manglaralto, Ecuador. Pág 53-86.
- Badui, S. (2006). *Química de los alimentos*. México: Cuarta edición PEARSON EDUCACIÓN, ISBN: 970-26-0670-5 Área: Química Formato: 18.5 x 23.5 cm Páginas: 736.
- Barham, D. y Trinder, P. (1972). An improved color reagent for the determination of blood glucose by the oxidase system. *Analytic. Biochemistry*, 97(151), 5-142.
- Bender, D. (2010). *Harper Bioquímica ilustrada: Bioenergética y el metabolismo de carbohidratos y lípidos*. Capt XIV. México: Mc Graw- Hill Interamericana Editores, S.A. de C.V. Primera edición Pág 105.
- Bergot, F. (1979). Carbohydrate in Rainbow Trout diets: effects of the level and source of carbohydrate and the number of meals on growth and body composition. *Aquaculture*, 18:157–167.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



- Besbes, R. y Guillaume. J. (1989). Effect of protein level and iron supplementation on the growth and survival of *Penaeus japonicus* larvae fed microboun diets. ICES Council Meeting, Collected Papers, 15 pp.
- Blaak, E. y Saris. M. (1995). Health aspects of various digestible carbohydrates. *Nutrition Research*, 15:1547–1573.
- Blanco, A. (2006). Química biológica. Capt IV y XIII. Editorial El Ateneo. Octava Edición. Pág 57 y 219.
- Blaya, J.; Vázquez, C.; Muriana, F.; Ruiz, G. y Bolufer, J. (1998). Alpha-MeGlc and D-glucose transport by hepatopancreatic brush border membrane vesicles from prawn. *Journal of Physiology and Biology*, 54:1–7.
- Boschi, E. y Angelescu, V. (1962). Descripción de la morfología externa e interna del langostino con algunas aplicaciones de índices taxonómicas y biológicas. *Bol. Institution Biology Marine*, Mar del Plata, Argentina, 1:73 pp.
- Bottino, M.; Gennity, J.; Lilly, M.; Simmons, E. y Finne, G. (1980). Seasonal and nutritional effects of the fatty acids of three species of shrimp, *Penaeus setiferus*, *P. aztecus* y *P. duorarum*. *Aquaculture*, 19:139:148.
- Boulton, A. y Huggins, A. (1970). Glycolytic activity in crustaceans. *Comparative Biology and Physiology*, 33:491–498.
- Brauge, C.; M´edale, F. y Corraze, G. (1994). Effect of dietary carbohydrate levels on growth, body composition and glycemia in Rainbow Trout, *Oncorhynchus mykiss*, reared in seawater. *Aquaculture*, 123:109–120.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



- Briggs, M.; Brown, J. y Fox, C. (1994). The effect of dietary lipid and lecithin levels on the growth, survival, feeding, efficiency, production and carcass composition of postlarval *Penaeus monodon* Fabricius. *Aquaculture and Fisheries Management*, 25:279-294.
- Brockhoff, H.; Stewart, J. y Tracreiter, W. (1967). Digestion of tryglicerides by lobster. *Can. J. Biochem.* 45:421-422 BROWN, F.A. (1961): Physiological rhythms. En: Talbot H. Waterman (editor) *The physio of crusta* Vol.II Academic Press, New York San Francisco London. pp. 401-430.
- Brosnan, J. y Watford, M. (2015). Starvation: metabolic changes. *In eLS (Encyclopedia of Life Sciences)* [online publication]. Wiley, Hoboken, New Jersey.
- Cámara de Productores de Camarón. (1989). *Libro blanco del camarón*.
- Cámara, M.; Cotteau, P. y Sorgeloos, P. (1997). Dietary phosphatidylcholine requirements in larval and postlarval *Penaeus japonicus* Bate. *Aquaculture Nutrition*, 3(1):39-47.
- Catacutan, M. (1991). Growth and fatty acid composition of *Penaeus monodon* juveniles fed various lipids. *Bamidgeh* 43:47-56.
- Ceccaldi, H. (1998). A sinopsis of the morphology and phisiology of the digestive system of some crustacean species studied in France. *Fisheries Science*, 6:13-36.
- Celis, G.; Garcias, C. y Navarrete, M. (2004). Characterization of proteases in the digestive system of spiny lobster (*Panulirus interruptus*). *Marine Biotech*, 6, 262-269.
- Chamberlain, G. (1995). Frontiers in shrimp nutrition research.Pp:108-117. In: Browdy, C. L. Y L. S. Hopkins (Eds.). Swimming throgh troubled water. Proceedings Special Session Shrimp Farming, *Aquaculture*, 95.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



- Charmantierdaures, M.; Charmantier, G.; Janssen, K.; Aiken, D. y Vanherp, F. (1994). Involvement of eyestalk factors in the neuroendocrine control of osmoregulation in adult American lobster *Homarus americanus*. *General and Comparative Endocrinology*, 94:281–293.
- Chen, H. y Jenn, J. (1991). Combined effects of dietary phosphatidylcholine and cholesterol on the growth, survival and body lipid composition of marine shrimp, *Penaeus penicillatus*. *Aquaculture*, 96:167-178.
- Chen, H.; Len, T. y Roeleants, I. (1992). Quantification of arginine requirement of juvenile marine shrimp *Penaeus monodon* using microencapsulated arginine. *Mar. Biol.* 114:229-233.
- Chen, H. (1993). Recent advances in nutrition of *Penaeus monodon*. *Journal World Aquaculture Society*, 24(2):231-240.
- Cheng, K.; Hu, C.; Liu, Y.; Zheng, S. y Qi, X. (2006). Effects of dietary calcium, phosphorus and calcium/phosphorus ratio on the growth and tissue mineralization of *Litopenaeus vannamei* reared in low-salinity water. *Aquaculture*, 251:472–483.
- Chung, J. y Webster, S. (2005). Dynamics of in vivo release of moltinhibiting hormone and crustacean hyperglycemic hormone in the shore crab, *Carcinus maenas*. *Endocrinology*, 146:5545–5551.
- Chung, J.; Zmora, N.; Katayama, H. y Tsutsui, N. (2010). Crustacean hyperglycemic hormone (CHH) neuropeptides family: functions, titer, and binding to target tissues. *General and Comparative Endocrinology*, 166:447–454.
- Chung, J. (2014). An insulin-like growth factor found in hepatopancreas implicates carbohydrate metabolism of the blue crab *Callinectes sapidus*. *General and Comparative Endocrinology*, 199:56–64.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



- Concklin, D. (1995). Digestive physiology and nutrition. In *Biol of the lob Homa americ*(ed. By J.R. Factor), 16, 441-463. *Academy Press*.
- Cousin, M.; Cuzon, G.; Blanchet, E. y Ruelle, F. (1993). Protein requirements following an optimum dietary energy to protein ration for *Penaeus vannamei* juveniles. In: Kaushik, Luquet, P. (Eds.), 4. *Int. Symp. Fish Nutrition and Feed B* (France), 24–27 Jun 1991 Colloq. INRA, vol. 6, pp. 599– 606.
- Cousin, M. (1995). Contribution à l'étude de l'utilisation de elucides et du rapport proteine/énergi chez *P. vannamei* et *P. stylirostris*. These INA/TG. Paris. 201p.
- Cruz, L.; Ricque, D.; Pinal, J. y Wesche, D. (1994). Effect of different carbohydrate sources on the growth of *Penaeus vannamei* ; economical impact. *Aquaculture*, 123 ; 349-360.
- Cuzon, G.; Rosas, C.; Gaxiola, G.; Taboada, G. y Van Wormhoudt, A. (2000). *Utilization of carbohydrate by shrimp*. In *Avances en Nutrición Acuicola V. Memorias del V Simposium Internacional de Nutrición Acuícola*. Eds. Cruz-Suarez, E., Olvera-Novoa, M.A., Ricque-Marie, D., Tapia-Salazar, M., y Civera- Cerecedo, R.). Mérida Yucatán: CINVESTAV-Mérida.
- Cuzon, G.; Lawrence, A.; Gaxiola, G.; Rosas, C. y Guillaume J. (2004). Nutrition of *Litopenaeus vannamei* reared in tanks or in ponds. *Aquaculture*, 235: 513–551.
- D'Abramo, L. y Concklin, D. (1995). New developments in the understanding of tne nutrition of penaeid and caridean species of shrimp. Pp:95-117. In: Browdy, C. L. Y J. S. Hopkins (Eds). *Swimming trough troubled water. P Special Session Shrimp Farm Aquacult 95*.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



- D´Abramo, L. (1997). Triacylglycerols and Fatty Acids. In: Advances in world Aquaculture, Vol. 6. Crustacean Nutrition. Editors: D´Abramo, L.R, Conklin, L.R., Akiyama D. M., (Eds.) *World Aquaculture Society*, 587 p.
- Dall, W. (1981). Lipid absorption and utilization in the Norwegian lobster, *Nephrops norvegicus* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 50:33–45.
- Dall, W.; Hill, P.; Rothlisberg, C. y Sharples, D. (1990). The biology of the *penaeidae*. In: Blaxter, J., Southward, A. (Eds.), *Advance in Marine Biological*, Vol. 27. Academic Press., London, 489 p.
- David, J.; Alexandra, L.; Thomas, M.; Robert, G. y Gerald, S. (1984). The glycaemic response to carbohydrate foods. *Lancet* 324:388–391.
- Davidson, E. (1967). Carbohydrate chemistry. Holt Rinehart and Winston, New York.
- Davis, D. y Arnold, C. (1993). Evaluation of five carbohydrate sources for *P. vannamei*. *Aquaculture*, 114, 285–292.
- Davis, C. (2007). Nutritional interactions: credentialing of molecular targets for cancer prevention. *Experimental Biology Medicine*, 232, 176-183.
- De Kleijn, D. y Van Herp, F. (1995). Molecular biology of neurohormone precursors in the eyestalk of Crustacea. *Comparative Biochemistry and Physiology B Biochemistry and Molecular Biology*, 112:573–579.
- De Villez, E. (1965). Isolation of the proteolytic enzymes from the gastric juice of the crayfish *Orconectes virilis* (Hagen). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 14: 577-586.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



- Douglas, S.; Mandla, S. y Gallant, J. (2000). Molecular analysis of the amylase gene and expression during development in the winter flounder *Pleuronectes americanus*. *Aquaculture* 190, 247-260.
- Edemar, R.; Beltrame, E. y Selffert, W. (1996). Despesca e transporte de pos-larvas. Curso internacional de “Producao de pos-larvas de camarao marinho” Florianópolis, Brasil. Pág. 153-156
- Ellis, S. y Reigh, R. (1991). Effects of dietary lipid and carbohydrate levels on growth and body composition of juvenile Red Drum, *Sciaenops ocellatus*. *Aquaculture*, 97:383–394.
- Escoto, R. (1993). Anotaciones sobre la Biología de los Camarones Peneidos, Proyecto NORAD NIC. 001, Centro de Investigaciones de Recursos 65 Hidrológicos. Managua, Nicaragua pp. 16.
- Espinoza, F. (2011). *Bioquímica metabolismo de proteína*. Universidad católica agropecuaria del trópico seco.
{Consultado el día 07 de noviembre del 2016. A las 03:48 pm} Disponible en: <https://ricarducatse.files.wordpress.com/2011/02/folleto-5-metabolismo-de-proteinas.pdf>.
- FAO. (2005). Visión general del sector acuícola nacional-Nicaragua. National Aquaculture Sector Overview Fact Sheets.
{Consultado el 23 de abril de 2016}. Disponible en: http://www.fao.org/fishery/countrysector/naso_nicaragua/es.
- Fanjul, M. (2006). Biochemical and functional aspects of crustacean hyperglycemic hormone in decapod crustaceans: review and update. *Comparative Biology and Physiology C Tox and Pharm*, 142: 390–400.
- Florkin, M. y Stotz, E. (1963). *Comprehensive biochemistry*, Vol. 5 and 26. Elsevier, Amsterdam- New York.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



- Furuichi, M. y Yone, Y. (1980). Effect of dietary dextrin levels on the growth and feed efficiency, the chemical composition of liver and dorsal muscle, and the absorption of dietary protein and dextrin in fishes. *Bulletin Japanese Society of Scientific Fisheries*, 46:225–229.
- Furuichi, M. y Yone, Y. (1981). The utilization of carbohydrate by fishes .3. Change of blood-sugar and plasma-insulin levels of fishes in glucosetolerance test. *Bulletin Japanese Society of Scientific Fisheries*, 47:761–764.
- Furuichi, M. y Yone, Y. (1982). Availability of carbohydrate in nutrition of carp and Red Sea Bream, *Chrysophrys major*. *Nihon Suisan Gakkai* 48:945–948.
- Garcia, E.; Benitez, A. y Onetti, C. (1993). Responsiveness to D-glucose in neurosecretory cells of crustaceans. *Journal of Neurophysiology*, 70: 758–764.
- Garcia Gallego, M.; Bazoco, H. Akharbach, M. y Suarez, A. (1994). Utilization of different carbohydrates by European Eel. (*Anguilla anguilla*). *Aquaculture*, 124:99–108.
- Gaxiola, G.; Cuzon, G.; García, T.; Taboada, G.; Brito, R.; Chimal, M.; Paredes, A.; Soto, L.; Rosas, C. y Van wormhoudt, A. (2005). Factorial effects of salinity dietary carbohydrate and moult cycle on digestive carbohydrases and hexokinases in *L. vannamei* (Boone, 1931). *Comp. Bioch. Physiol. A*. 140:29-39
- Gibson, R. y Barker, P. (1979). The decapod hepatopancreas. *Oceanogr. Marine Biological Annual Review*, 17:285-346.
- Gilles, R. (1979). Intracellular organic osmotic effectors In: R. Gilles (Ed), Mechanism of osmoregulation in animals. *Wiley and Sons, Chichester*, pp. 111-154.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



- Gitterle, T.; Rye, M.; Salte, D.; Cock, J.; Johansen, H.; Lozano, C.; Suarez, J. y Qjerde, B. (2005). Genetic (co)variation in harvest body weight and survival in *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* under standard commercial conditions. *Aquaculture*, 243:83–92.
- Glowik, R.; Golowasch, J.; Keller, R. y Marder, E. (1997). D-glucosesensitive neurosecretory cells of the crab *Cancer borealis* and negative feedback regulation of blood glucose level. *Journal of Experimental Biology*, 200:1421–1431.
- Gopal, C.; Gopikrishna, G.; Krishna, G.; Jahageerdar, S.; Rye, M.; Hayes, B.; Paulpandi, S.; Kiran, R.; Pillai, S.; Ravichandran, P.; Ponniah, A. y Kumar, D. (2010). Weight and time of onset of female-superior sexual dimorphism in pond reared *Penaeus monodon*. *Aquaculture*, 300:237–239.
- Guevara, W. (2003). Formulación y elaboración de dietas para peces y crustáceos. Universidad nacional Jorge Basadre Grohmann. Consultado el 26 de abril de 2016. Disponible en: <http://www.unjbg.edu.pe/coin2/pdf/01040800303.pdf>.
- Gumus, E. y Ikiz, R. (2009). Effect of dietary levels of lipid and carbohydrate on growth performance, chemical contents and digestibility in Rainbow Trout. *Pakistan Veterinary Journal*, 29:59–63.
- Guo, R.; Liu, Y.; Tian, L.; Xia, H. y Wang, J. (2011). Effects of dietary cornstarch levels on fat metabolism of hepatopancrease in *Litopenaeus vannamei*. *Acta Scientiarum Naturalium Univeritatis Sunyatseni* 50:105–109. (In Chinese)
- Gutierrez, A.; Nieto, J.; Pozo, F.; Stern, S. y Schoofs, L. (2007). Effect of insulin/IGF-I like peptides on glucose metabolism in the white shrimp *Penaeus vannamei*. *General and Comparative Endocrinology*, 153:170–175.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



- Hackett, E. y McCue, P. (2010). Evaluation of a veterinary glucometer for use in horses. *Journal of Veterinary Internal Medicine*, 24:617.
- Hall, M. y Van Ham, E. (1998). Diurnal variation and effects of feeding on blood glucose in the giant tiger prawn, *Penaeus monodon*. *Physiology Zoology*, 71:574–583.
- Hervant, F. (1996). Réponses comportementales, respiratoires et métaboliques à l'hypoxie de crustacés souterrains. Comparaison avec des crustacés superficiels. Thèse de doctorat de l'université Lyon-I (n° 12-96), 156 p.
- Hervant, F.; Garin, D.; Mathieu, J. y freminet, A. (1999) Lactate metabolism and glucose turnover in the subterranean crustacean *niphargus virei* during post-hypoxic recovery. *The Journal of Experimental Biology* 202, 579–592.
- Icely, J. y Nott, J. (1992). Digestion and absorption: digestive system and associated organ”. In: Harrison, F.W.; Humes, A.G.
- Jobling, M. (1993). Bioenergetics: feed intake and energy partitioning. IN: Fish Ecophysiology. Rankin, J.C. & F.B. Jensen (Ed.), Chapman & Hall Press, London: 1-44.
- Jones, D.; Kanazawa, A. y Ono, K. (1979). Studies on the nutrition requirements of the larval stages of *Penaeus japonicus* using microencapsulated diets. *Marine Biological*, 54:261-267.
- Jung, H.; Lyons, R.; Hurwood, D. y Mather, P. (2013). Genes and growth performance in crustacean species: a review of relevant genomic studies in crustaceans and other taxa. *Reviews in Aquaculture*, 5:77–110.
- Kanazawa, A.; Tanaka, N.; Teshima, S. y Kashiwada, K. (1971). Nutritional requirements of prawn-II: Requirements for sterols. *Bulletin of Japanese Society of Scientific Fisheries*, 37: 211-215.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



- Kanazawa, A. (1984). Nutrition of penaeid prawns and shrimps. Proceedings First Int. Conf. Culture Penaeid Prawns, Philippines, pp:123-130.
- Kanazawa, A.; Teshima, S. y Sakamoto, M. (1985). Effects of dietary lipids, fatty acids and phospholipids on growth and survival of prawn (*Penaeus japonicus*) larvae. *Aquaculture*, 50:39-49.
- Kanazawa, A. (1992). Penaeid nutrition,. In: G. D. Pruder, C. Langdon y D. Conklin (Eds.). Proceedings of the 2nd Int. Conf. On Aquaculture Nutrition: *Biological and Physiology. Approach to Shellfish Nutri*, Louisiana State Univ, Baton Rouge, L.A., pp:98-105.
- Keller, R. y Orth, H. (1990). Hyperglycemic neuropeptides in crustaceans. Wiley, New York.
- Keller, R. (1992). Crustacean neuropeptides - structures, functions and comparative aspects. *Experientia* 48:439–448.
- Kitani, H. y Alvarado, J. (1982). The larval development of the Pacific brown shrimp *Penaeus californiensis* Holmes reared in the laboratory. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 48 (3): 375-389.
- Lago Lestón, A.; Ponce, E. y Muñoz, M. (2007). Cloning and expression of hyperglycemic (CHH) and molt-inhibiting (MIH) hormone mRNAs from the eyestalk of shrimps of *Litopenaeus vannamei* grown in different temperature and salinity conditions. *Aquaculture*, 270:343–357.
- Lallier, F. y Walsh, P. (1991). Metabolic potential in tissues of the blue crab *Callinectes sapidus*. *Bulletin Marine Science*, 48, 665–669.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



Laveus P.; Merchie, G. y Sorgeloos, P. (1998). Critical reviews of the larval fish and crustacean feeding methods with ascorbic acid enriched diets: effects on fish and shrimp growth, stress and disease resistance. *World Aquaculture* 98, Las Vegas, U.S. {Consultado el día 04 de Mayo del 2016. A las 2:10 pm} Disponible en: http://www.uanl.mxutileriasnutricion_acuicola/IV/archivos/4tsai.pdf

Le Chevalier, P. y Van Wormhoudt, A. (1998). Alpha glucosidase from the hepatopancreas of the shrimp, *P. vannamei* (Crustacea-Decapoda). *Journal Experimental.Zoolgy.* 280, 384-394.

Lee, C.; Tsai, K.; Tsai, W.; Jiang, J. y Chen, Y. (2014). Crustacean hyperglycemic hormone: structural variants, physiological function, and cellular mechanism of action. *Journal of Marine Science and Technology– Taiwan* 22:75–81.

Lee, D. y Wickins, J. (1992). Crustacean farming. Oxford, Great Britain, 392p.

Leger, P.; Bieber, G. y Sorgeloos, P. (1986). Promising results of larval rearing of *Penaeus stylirostris* using a prepared diet as algal substitute and for *Artemia* enrichment. *Journal World Aquaculture Society*, 16:354-367.

Lehninger, A. (1989). *Bioquímica*. Las bases moleculares de la estructura y formación celular. Eds. Omega. S.A. 1095 pp

Leloir, L. (1983). Long ago and far away. *Annu. Rev. Biochem.*

Le Moullac, G.; Van Wormhoudt, A. y Aquacop, A. (1994). Adaptation of digestive enzymes to dietary protein, carbohydrates and fiber levels and influence of protein and carbohydrate quality in *Penaeus vannamei* larvae (Crustacea, Decapoda). *Aquaculture. Living. Resource*, 7: 203-210.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



- Lion, C. y Yang, S. (1994). Dietary methionine requirements of *Penaeus monodon*. Ann. Meeting Taiwan Fisheries Society, Doc 5-8.
- Liu, L.; Laufer, H.; Wang, Y. y Hayes, T. (1997). A neurohormone regulating both methyl farnesoate synthesis and glucose metabolism in a crustacean. *Biochemistry and Bioph Research Commun*, 237:694–701.
- Loret, S. (1993). Hemocyte differentiation in the shore crab (*Carcinus maenas*) could be accompanied by a loss of glycogenosynthesis capability. *The Journal of experimental zoology*, 267: 548-555.
- Lovett, D. y Felder, D. (1989). Ontogeny of gut morphology in the white shrimp *Penaeus setiferus* (Decapoda, Penaeidae). *Journal Morphology* 201:253-272.
- Lui, C.; Sage, B. y Connor, J. (1974). Biosynthesis of lipovitellin by the crustacean ovary. *Journal Experimental Zoology*, 188:289-296.
- Lynen, F. (1967). The role of biotin- dependent carboxylation in biosynthetic reactions. *Biochem Journal*.
- Martínez Córdoba, L.; Porchas, M.; Villareal-Colmenares H. y Calderón-Pérez J. (1998). Winter culture of yellowleg shrimp *Penaeus californiensis* in aerated ponds with low water exchange. *Journal World Aquaculture Society*, 29(1):120-124.
- Martínez Quintana, J. y Yepiz, G. (2012). Glucose and other hexoses transporters in marine invertebrates: a mini review. *Elec Journal of Biotech*, 15:1–12.
- Martínez, R. (1999). Cultivo de camarones *peneidos*. Principios y prácticas. México. AGT editor, S.A, pp. 2-6.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



- Marqueze, A.; Kucharski, L. y Da Silva, R. (2006). Effects of anoxia and post-anoxia recovery on carbohydrate metabolism in the jaw muscle of the crab *Chasmagnathus granulata* maintained on carbohydrate-rich or high-protein diets. *Journal of Experimental Marine Biological and Ecology*, 332:198–205.
- Mc Whinnie, M. (1962). Gastrolith growth and calcium shifts in the freshwater crayfish *Oronetes virilis*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 7:1–14.
- Medina, A. (2006). Infecciones experimental del camarón blanco *Litopenaeus vannamei* con spinoplasma penaei y respuesta de la enfermedad a tres antibióticos y un probiotico. Bogotá D.C: Pontificia univerdidad javeriana. {Consultado el día 30 de Abril del 2016. A las 7:15 pm} Disponible en: <https://www.javeriana.edu.co/biblos/tesis/ciencias/tesis267.pdf>
- Menoyo, D.; Diez, A.; Lopez-Bote, C.; Casado, S.; Obach, A. y Bautista, J. (2006). Dietary fat type affects lipid metabolism in Atlantic Salmon (*Salmosalar L.*) and differentially regulates glucose transporter GLUT4 expression in muscle. *Aquaculture*, 261:294–304.
- Millamena, O. y Qunitio, E. (1985). Lipids and essential fatty acids in the nutrition of *Penaeus monodon* larvae. *Proceed. First Institution Conf Cult Penaeid Prawns*, Philippines, pp.181.
- Millamena, O.; Bautista, M. y Kanazawa, A. (1996). Valine requirement of postlarval tiger shrimp *Penaeus monodon*. *Aquaculture Nutrition*,
- Miñones, J. (1978) "Manual de técnicas instrumentales", Círculo editor Universo. Pág. 1.
- Montana, M. y Navarro, J. (1996). Fatty acids of wild and cultured *Penaeus vannamei* larvae from Ecuador. *Aquaculture*, 142 (3-4):259-268.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



- Montero, M. y García Martínez, P. (2003). Seasonal changes in the biochemical composition of body components of the sea urchin, *Paracentrotus lividus*, in Lobe (Galicia, north-western Spain). *Journal of Marine Biological Association of the UK*, 83:575–581.
- Morales, V. (1990). *Levantamiento larvario de camarones peneidos*. Cartilla Pradepesca. Pág. 1.
- Morita, K.; Furuichi, M. y Yone, Y. (1982). The utilization of carbohydrate by fishes. Effect of carboxymethylcellulose supplemented to dextrin-containing diets on the growth and feed efficiency of Red Sea Bream. *Bulletin of the Japan Society of Science Fish*, 48:1617–1620.
- Mourete, G.; Medina, A.; González, S. y Rodríguez, A. (1995), Variations in lipid content and nutritional status during larval development of marine shrimp *Penaeus keraturus*. *Aquaculture*, 130 (2-3):187- 199.
- Niall, L.; Mac Donald, N.; Stark, J. y Keith, M. (1989). Digestion and nutrition in the prawn *Penaeus monodon*. *Journal of the World Aquaculture Society*, 20(1).
- Niu, J.; Lin, H.; Jiang, S.; Chen, X.; Wu, K.; Tian, L. y Liu, Y. (2012). Effect of seven carbohydrate sources on juvenile *Penaeus monodon* growth performance, nutrient utilization efficiency and hepatopancreas enzyme activities of 6-phosphogluconate dehydrogenase, hexokinase and amylase. *Animal Feed Science and Technology*, 174:86–95.
- Oliveira, G. y Da Silva, R. (1977). Gluconeogenesis in hepatopancreas of *Chasmagnathus granulata* crabs maintained on high protein or carbohydrate rich diets. *Comp. Biochem. Physiol.* 118A, 1429–1435.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



- Omondi, J. y Stark, J. (1996). In vitro carbohydrate digestibility tests in the Indian white shrimp *Penaeus indicus*. *Aquaculture*, 139:315-328.
- Pascual, P; Coloso, R y Tamse, C. (1983). Survival and some histological changes in *Penaeus monodon* Fabricius juveniles fed various carbohydrates. *Aquaculture* 31, 169-180.
- Pedrazzoli, A.; Molina, C.; Montoya, M.; Townssend, S.; Leon-Hing, A.; Paredes, Y. y Caldern, J. (1995). Recent advances on nutrition of *Penaeus vannamei* in Ecuador. *Review in Fish Science*.
- Perez Farfante, I. y Kensley, B. (1997). Keys and diagnoses for the families and genera. Penaeoid and sengeroid shrimps and prawns of the world. *Memoires du museum national d histoire naturelle*. Pp 233.
- Philip, H. (1956). *Bioquímica*: capitulo XIV. Barcelona-Madrid, Buenos Aires-México-Caracas-Rio de Janeiro: Saluat Editores, S.A. Primera edición. Pág. 436.
- Pigman, W. y Horton, D. (1972). The carbohydrates, vol 1a and 1b. Academic Press, New York.
- Pontremoli, S. y Grazi, E. (1968). Gluconeogenesis, in carbohydrate metabolism and its disorders, Dickens, F., P. J. Randle and W.J. Whelan. Vol.1, Academic press, New York.
- Qian, G. y. Zhu, Q. (1999). Optimal levels of protein, lipid and fiber for *Eriocheir sinensis*. *Journal of Fishery Sciences of China* 6:61–65. (In Chinese.)



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



- Qian, Y.; Dai, L.; Yang, J.; Yang, F.; Chen, D.; Fujiwara, Y.; Tsuchida, S.; Nagasawa, H. y Yang, W. (2009). CHH family peptides from an 'eyeless' deep-sea hydrothermal vent shrimp, *Rimicaris kairei*: characterization and sequence analysis. *Comparative Biochemistry and Physiology Biochemistry and Metabolism Biological*, 154:37–47.
- Racotta, I. y Hernández-Herrera, R. (2000). Metabolic response of the white shrimp, *Litopenaeus vannamei*, to ambient ammonia. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 125A: 437-443.
- Ramamurthi, R.; Mumbach, M. y Scheer, B. (1968). Endocrine control of glycogen synthesis in crabs. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 26: 311–319.
- Rizo, C.; Velázquez Y. y Tercero L. (2017). Relación de las fluctuaciones de los niveles de aminoácidos tras la ingesta de alimento en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei*. Tesis de pregrado. UNAN-León.
- Rodríguez, A.; Le Vay, L.; Mourente, G. y Jones, D. (1994). Biochemical composition and digestive enzyme activity in larvae and postlarvae of *Penaeus japonicus* during herbivorous and carnivorous feeding. *Marine Biology*, 118:45-51.
- Rosas, C.; Bolongaro, A.; Sánchez, A.; Gaxiola, G.; Soto, L. y Escobar, E. (1995). Role of digestive gland in the energetic metabolism of *penaeus stiferus*. *Biology Bulletin*, 189: 168-174
- Rosas, C.; Sanchez, A.; Díaz E.; Soto, L.; Gaxiola, G. y Brito, R. (1996). Effect of dietary protein level on apparent heat increment and post-prandial nitrogen excretion of *Penaeus setiferus*, *P. schmitti*, *P. duorarum* and *P. notialis* postlarvae. *Journal World aquaculture Society*, 27: 92-102.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



- Rosas, C.; Cuzon, G.; Gaxiola, G.; Arena, L.; Lemaire, P.; Soyez, C. y Van- Wormhoudt, A. (2000a). Influence of dietary carbohydrate on the metabolism of juvenile *Litopenaeus stylirostris*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 249: 181-198
- Rosas, C.; Cuzon, G.; Taboada, G.; Pascual, C.; Gaxiola, G. y Van-Wormhoudt, A. (2000b). Effect of dietary protein and energy levels (P/E) on growth, oxygen consumption, hemolymph and digestive gland carbohydrates, nitrogen excretion and osmotic pressure of *Litopenaeus vannamei* and *L. setiferus* juveniles (Crustacea, Decapoda ; *Penaeidae*). *Aquaculture Research* in press.
- Rosas, C.; Cuzon, G.; Taboada, G.; Pascual, C.; Gaxiola, G. y Van Wormhoudt, A. (2001a). Effect of dietary protein and energy levels (P/E) on growth, oxygen consumption, hemolymph and digestive gland carbohydrates, nitrogen excretion and osmotic pressure of *Litopenaeus vannamei* and *L. setiferus* juveniles (Crustacea, Decapoda ; *Penaeidae*). *Aquaculture Research*, 32, 1-20.
- Rosas, C.; Cuzon, G.; Gaxiola, G.; LePriol, Y.; Pascual, C.; Rossignol, J.; Contreras, F.; Sánchez, A. y Van Wormhoudt, A. (2001b). Metabolism and growth of juveniles of *Litopenaeus vannamei*: effect of salinity and dietary carbohydrate levels. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 259, 1- 22.
- Rosas, C.; Cuzon, G.; Gaxiola, G.; Pascual, C.; Taboada, G.; Arena, L. y VanWormhoudt, A., (2002). An energetic and conceptual model of the physiological role of dietary carbohydrates and salinity on *Litopenaeus vannamei* juveniles. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 268, 47-67.
- Rosas, C.; Carrillo, O.; Wilson, R. y Andreatta, E. (2006). *Estado actual y perspectivas de la Nutrición de los camarones peneidos cultivados en Iberoamérica*. Mexico: Edición computarizada: Rosa Socarrás Lage. ISBN: 970-3240-53-4.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



- Ruppert, E. y Barnes, D. (1996). *Zoología de los invertebrados*, Mc Grae- Hill. Pág. 683-690.
- Saad, C. (1989). Carbohydrate metabolism in Channel Catfish. Doctoral dissertation. Auburn University, Auburn, Alabama.
- Santos, E. y Keller, R. (1993). Crustacean hyperglycemic hormone (CHH) and the regulation of carbohydrate metabolism: current perspectives. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 106A:405-411.
- Sánchez A.; Rosas, C.; Escobar, E. y Soto, L. (1991). Skeleton weight free oxygen consumption related to adaptation to environment and habits of six crustacean species. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 100A: 69-73.
- Scholnick, D.; Barabas, A. y Cowan, S. (2006). The influence of chloride on glucose export in marine crabs: sensitivity of glucose-6-phosphatase to chloride ion. *Journal of Crustacean Biology*, 26:510–514.
- Serrano, L.; Blanvillain, G.; Soye, D.; Charmantier, G.; Grousset, E.; Aujoulat, F. y Spanings-Pierrot, C. (2003). Putative involvement of crustacean hyperglycemic hormone isoforms in the neuroendocrine mediation of osmoregulation in the crayfish *Astacus leptodactylus*. *Journal of Experimental Biology*, 206:979–988.
- Shiau, Y. y Jiang, B. (1991). Determine a vision systems 3d coordinate measurement capability using Taguchi methods. *International Journal of Production Research*, 29:1101–1122.
- Shiau, A.; Ford, C.; Friedman, H.; Mobarhan, S.; Bowen, P. y Stacewiczsapuntzakis, M. (1991a). Serum beta-carotene (beta-C) levels in young and elderly men following a 15 Mg dose given with a meal. *Clinical Research*, 39:A393–A394.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



- Shiau, S.; Kwok, C. y Chou, B. (1991b). Optimal dietary-protein level of *Penaeus monodon* reared in seawater and brackishwater. *Nippon Suisan Gakkaishi* 57:711–716.
- Shiau, S. y Peng, C. (1992). Utilization of different carbohydrates at different dietary protein levels in grass prawn, *Penaeus monodon*, reared in sea water. *Aquaculture*, 101:241-250.
- Shiau S. (1997). Carbohydrates and fiber. In: D Abramo, L.R., D.e. Conklin and D.M. Akiyama (Eds). *Crustacean nutrition. Advance in world Aquaculture*. Vol 6. *World Aquaculture Society*, USA. P 108-122.
- Shiau, S. (1998). Nutrient requirements of penaeid shrimp. *Aquaculture*, 164:77-93.
- Sick, L. y Andrews, J. (1973). The effect of selected dietary lipids, carbohydrates and proteins on the growth, survival and body composition of *Penaeus duorarum*. *Proceedings of the World Mariculture Society*, 4: 263–276.
- Spannhof, L. y Plantikow, H. (1983). Studies on carbohydrates digestion in Rainbow Trout. *Aquaculture*, 30:95–108.
- Sterling, K. y Ahearn, G. (2011). Glucose and fructose uptake by *Limulus polyphemus* hepatopancreatic brush border and basolateral membrane vesicles: evidence for Na⁺-dependent sugar transport activity. *Journal of Comparative Physiology Biochemical Systemic and Environmental Physiology*, 181:467–475.
- Stryer L. (1990). *Bioquímica*. Tercera edición. Tomo I parte III. Obtención y almacenamiento de la energía metabólica. Ed. Reverte. S.A. Barcelona, España. 549 pp.
- Suttie, J. (1979). *Fundamentos de la bioquímica*. Mexico: Nueva editorial interamerica, S.A. de C.V. Segunda edición.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



- Taboada, G.; Gaxiola G.; García T.; Pedroza R.; Sánchez A. y Soto L. (1998). Oxygen consumption and ammonia-N excretion related to protein requirements for growth of the shrimp *Penaeus setiferus*. -- *Aquaculture Research*. 29: 1-11.
- Takhaert, W.; Cámara, M. y Sorgeloos, P. (1991). The effect of dietary phosphatidylcholine in postlarval penaeid shrimp. II Preliminary culture results. In: Larvicult 91 Fish and Crustacean Larvicult Symposium. Spec. Publ. 15:80-83.
- Thabrew, M.; Poat, P. y Munday, K. (1971). Carbohydrate metabolism in *Carcinus maenas* gill tissue. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B Comparative Biochemistry* 40:531–541.
- Timm, J. (1980). Química general. Bioquímica. Capt. 40. México: MC Graw- Hill de México, S.A. de C.V. cuarta edición. Pág 640.
- Tseng, Y. y Hwang, P. (2008). Some insights into energy metabolism for osmoregulation in fish. *Comparative Biochemistry and Physiology C Toxicology and Pharmacology* 148:419–429.
- Teshima, S.; Kanazawa, A.; Sasada, H. y Kawasaki, M. (1982). Requirements of the larval prawn *Penaeus japonicus*, for cholesterol and soybean phospholipids. *Mem. Fac. Fish. Kagoshima Univ.* 31:193-199.
- Teshima, S.; Kanazawa, A. y Sakamoto, M. (1982a). Microparticulate diets for the larvae of aquatic animals. *Min. Rev. Data File Fishes Research*, 2:67-86.
- Teshima, S.; Kanazawa, A. y Sasada, H. (1983). Nutritional value of dietary cholesterol and other sterol to larval prawn *Penaeus japonicus* Bate. *Aquaculture* 31:159-167.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



- Teshima, S. y Kanazawa, A. (1984). Effects of protein, lipid and carbohydrate levels in purified diets on growth and survival rates of the prawn larvae. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 50(10):1709-1715
- Teshima, S.; Kanazawa, A. y Yamashita, M. (1986). Dietary value of several proteins and supplemental aminoacids for larvae of the prawn *Penaeus japonicus*. *Aquaculture*, 51: 225-235.
- Teshima, S.; Kanazawa, A. y Kakuta, Y. (1986a). Effects of dietary phospholipids on growth and body composition of the juvenile prawn. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 52:155-158.
- Teshima, S.; Kanazawa, A. y Kakuta, Y. (1986b). Role of dietary phospholipids in the transport of C14 tripalmitin in prawn. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 52:515-523.
- Teshima, S.; Kanazawa, A. y Kakuta, Y. (1986c). Effects of dietary phospholipids on lipid transport in the juvenile prawn. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries.*, 52:159-163.
- Teshima, S.; Kanazawa, A. y Koshio, S. (1993). Recents developments in nutritional and microparticulate diets of larval prawns ISR. *Journal Aquaculture Bamidgeh*, 45(4):175-184.
- Teuscher, A. y Richterich, P. (1971). *Schweiz Med Wschr.* 101(10): 345-390.
- Trellu, J. y Ceccaldi, H. (1977). Variations des activités enzymatiques de l'hepatopancreas et du muscle de *P. serratus* au cours du cycle de intermue. C.r. Séanc. Soc. Biol. 171:115-121.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



- Tung, P. y Shiau, S. (1991). Effects of meal frequency on growth performance of hybrid tilapia, *Oreochromis niloticus* × *Oreochromis aureus*, fed different carbohydrate diets. *Aquaculture* 92:343–350.
- Urich, K.; Herz-Hubner, U. y Speck, U. (1973). The metabolic fate of nutrients in the crayfish, *Orconectes limosus*. V. Chemical conversion of glucose within the absorbing tissues. *Comparative Physiology*, 86:187–191.
- Van Handel, E. (1965). Estimation of glycogen in small amounts of tissue. *Analytical biochemistry*, 11: 256-265.
- Van Olst, J. y Calberg, J. (1972). Shrimp farming. *Aquaculture systems international*, Sorrento valley road. San Diego California.
- Van Wormhoudt, A. (1980): Adaptation des activites digestives de leurs cycles et de leur controle, aux facteurs du milieu chez *Palaemon serratus* (Crustacea: Decapoda: Natantia). These presentee a l'Universite d'Aix-Marseilli II pour obtenir le grade de Doctor d'Etat es Sciences. 351 pp.
- Van Wormhoudt, A. y Favrel, P. (1988). Electrophoretic characterization of *Palaemon elegans* (crustacean: Decapoda) amylase system: study of amylase polymorphism during intermoult cycle. *Comparative Biochemistry and Physiology*, B 89:201–207.
- Van Wormhoudt, A.; Bourreau, G. y Le Moullac, G. (1995). Amylase polymorphism in Crustacea Decapoda: electrophoretic and immunological studies. *Biochemistry System Ecology*, 23 (2), 139–149.
- Van Wormhoudt, A. y Bellon Humbert, C. (1996). Bases Biológicas de los crustáceos. In: Barnabe, G. (Ed.), *Bases Biology and Ecology of the Acuaculture*, Editorial Acribia S.A, Zaragoza, España, pp. 223– 276.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



- Vega villasante, F.; Nolasco, H. y Rivera, C. (1993). The digestive enzymes of the Pacific brown shrimp *Penaeus californiensis* . I – Properties of amylase activity in the digestive tract. *Journal Comparative Biochemistry Physiology*, 106B, 547-550.
- Verri, T.; Mandal, A.; Zilli, L.; Bossa, D.; Mandal, P.; Ingrosso, L.; Zonno, V.; Vilella, S.; Ahearn, G. y Storelli, C. (2001). D-glucose transport in decapod crustacean hepatopancreas. *Comparative Biochemistry and Physiology A Molecular and Integrative Physiology*, 130:585–606.
- Waagbø, R.; Glette, J.; Sandnes, K. y Hemre, G. (1994). Influence of dietary carbohydrate on blood chemistry, immunity and disease resistance in Atlantic Salmon, *Salmo salar* L. *Journal of Fishes Diseases* 17:245–258.
- Wainwright, G.; Webster, S.; Wilkinson, M.; Chung, J. y Rees, H. (1996). Structure and significance of mandibular organ-inhibiting hormone in the crab, *Cancer pagurus* - involvement in multihormonal regulation of growth and reproduction. *Journal of Biology Chemistry*, 271: 12749–12754.
- Wang, D. y Scheer, B. (1962). Effect of eyestalk extract on UDPGglycogen transglucosylase in crab muscle. *Life Sciences*, 1:209–211.
- Wang, D. y Scheer, B. (1963). UDPG- glycogen transglucosylase and a natural inhibitor in crustacean tissues. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 9:263–274.
- Wang, Y.; Li, E.; Yu, N.; Wang, X.; Cai, C.; Tang, B.; Chen, L. y Van Wormhoudt, A. (2012). Characterization and expression of glutamate dehydrogenase in response to acute salinity stress in the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis*. PLoS (Public Library of Science) One [online serial] 7(5):e37316.



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



- Wang, X.; LI, E.; QIN, J.; Wang, S.; Chen, X.; Cai, Y.; Chen, K.; Yu, N.; Du, Z. y Chen, L. (2014). Growth, body composition, and ammonia tolerance of juvenile white shrimp *Litopenaeus vannamei* fed diets containing different carbohydrate levels at low salinity. *Journal of Shellfish Research*, 33:1–7.
- Wang X.; Li, E. y Chen, L. (2016) A Review of Carbohydrate Nutrition and Metabolism in Crustaceans, North American, *Journal of Aquaculture*, 78:2, 178-187.
- Webster, S. (1996). Measurement of crustacean hyperglycaemic hormone levels in the edible crab *Cancer pagurus* during emersion stress. *Journal of Experimental Biology*, 199:1579–1585.
- Welcomme, L. y Devos, P. (1991). Energy-consumption in the perfused gills of the euryhaline crab *Eriocheir sinensis* [H Miln Edw] adapted to fresh-water. *Journal of Experimental Zoology*, 257:150–159.
- Wilson-O'Brien, A.; Patron, N. y Rogers, S. (2010). Evolutionary ancestry and novel functions of the mammalian glucose transporter (GLUT) family. *BMC Evolutionary Biology*, [online serial] 10:152.
- Wilson, R. y Poe, W. (1987). Apparent inability of Channel Catfish to utilize dietary monosaccharides and disaccharides as energy-sources. *Journal of Nutrition*, 117:280–285.
- Wolever, T. (2006). The glycaemic index: a physiological classification of dietary carbohydrate. CABI, Wallingford, UK.
- Xu, X. y Li, A. (1988). Studies on the daily requirements and optimum contents of protein, carbohydrate, fiber and fat in the compound diet of *Penaeus orientalis*. *Marine Sciences* 6:1–6. (In Chinese.)



Evaluación de los niveles de glucosa en la glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei* tras la ingesta de alimento.



Zhang, Y.; Sun, Y.; Liu, Y.; Geng, X.; Wang, X.; Wang, Y.; Sun, J. y Yang, W. (2011). Molt-inhibiting hormone from Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*): cloning, tissue expression and effects of recombinant peptide on ecdysteroid secretion of YO. *General and Comparative Endocrinology*, 173:467–474.