

Respuestas bioquímicas de camarones marinos a factores ambientales (Biochemical responses in shrimps to marine environmental factors)

¹Juan Alpuche, ²Ali Pereyra, y ²Concepción Agundis

¹Laboratorio de Ecología y Biología Marina Experimental, UMP, Facultad de Ciencias, UNAM. Sisal, Yucatán, C.P. 97130, México. ²Laboratorio de Inmunología, Departamento de Bioquímica, Facultad de Medicina UNAM, 04510 México.

Contacto: <http://www.veterinariua.org/revistas/redvet/alpuche>

RESUMEN.

Las modificaciones constantes en el medio ambiente marino y los sistemas costeros son ocasionados tanto por desastres naturales como huracanes, terremotos, inundaciones, así como por actividades humanas. En la mayoría de los organismos marinos, las variables ambientales son determinantes de los cambios fisiológicos. Ante alguna modificación en el ambiente ocurren cambios bioquímicos en los organismos que les permiten mantener la homeostasis con su hábitat.

El presente trabajo, es una recopilación bibliográfica de las respuestas a variaciones ambientales en peneidos. Se revisaron los cambios generados por variaciones en la temperatura, la geología de las cuencas, contaminantes, salinidad y materia orgánica en el medio marino.

Las respuestas bioquímicas de los organismos a cambios químicos en la composición del agua, van desde ajustes en la permeabilidad de las membranas celulares hasta hiperventilación en branquias.

Al intervenir la temperatura en los procesos metabólicos de estos organismos, se presentan alteraciones en la regulación de la respuesta inmune, provocando que los mecanismos de defensa se reviertan contra las células propias atacándolas como extrañas.

El oxígeno disuelto (OD) tiene un papel regulador que está dado por su intervención directa en la capacidad de los organismos para la obtención de energía a partir de la respiración, por la vía de la fosforilación oxidativa.

Existen pocos estudios en los cuales se haya evaluado la tolerancia de organismos juveniles o adultos de *L. setiferus* a contaminantes específicos. Sin embargo, algunos reportes indican que algunas especies resisten más que otras a contaminantes.

La salinidad afecta la distribución de animales marinos y estuarinos, por lo cual la distribución de camarones peneidos esta relacionada directamente con gradientes de salinidad formados latitudinalmente.

L. setiferus tiene como hábitat un margen geológicamente inactivo, con características particulares que permiten que su nicho ecológico sea propicio para la acumulación de materia orgánica y algunos elementos como el calcio. Estas características son importantes y hacen la

diferencia en algunos hábitos alimenticios entre especies que provienen de diferentes márgenes continentales

Palabras claves: Variables ambientales, sistema inmune, respuesta bioquímica, materia orgánica, oxígeno disuelto, márgenes geológicas.
Artículo de Revisión

ABSTRACT

The constant changes in the marine environment and the coastal systems can owe to natural disasters like hurricanes, earthquakes, floods, as well as human activities. In the majority of the marine organisms, the environmental variables are determinant in its physiological condition. Given some environmental change, biochemical responses are produced in the organism to support homeostasis with the environment.

In the present work, a bibliographical review of the responses to environmental variations in marine organisms; there were analyzed the changes that are generated due to variations in temperature, geology of the basins, pollutants, salinity and organic matter in the marine environment.

It was possible to establish relations between the nutritional condition, the immune system and the reproductive capacity of shrimps. The reproductive capacity of shrimps responds directly to the gradient, that the environmental conditions impose along its interval of distribution and changes not only across the latitudinal gradient but also it presents variations throughout the years.

The organic matter in the marine sediments is important because the sediments provide an important reservoir in the carbon global cycle, but also for that the organic matter handles the early diagenesis that plays an important role in

the chemistry of the oceans. The biochemical responses of the organisms to chemical changes in the composition of the water go from adjustment in membrane permeability, up to hyperventilation in gills.

The temperature, on having intervened in the metabolic processes alters the mechanisms of regulation of the immune response provoking that the mechanisms of defense revert in opposition to the own cells attacking them as if they were foreign bodies.

The regulatory role of the dissolved oxygen (OD) is given by its intervention directly in the capacity of the organisms to obtain energy from the breathing, via oxidative phosphorylation.

The salinity affects the distribution of many marine animals and estuarine, like shrimps, may be related to latitudinal gradients of salinity.

Geological inactive margins as habitats possess particular characteristics, this that do that ecological niche is propitious for the accumulation of organic matter and some chemical elements as the calcium. These characteristics are important since this does the difference between some habits of nourishment between species that comes from different continental margins.

Key words: Environmental Variables, Adaptations, Immune System, Biochemical Response, Organic Matter, Dissolved Oxygen, Geological Margins.
A Review article.

Introducción.

Los cambios constantes en el ambiente marino y los sistemas costeros pudieran estar relacionados con desastres naturales como huracanes, terremotos, inundaciones, así como por actividades humanas. Estos cambios en el ecosistema marino podrían causar adaptaciones en el comportamiento, bioquímica o nutrición de las especies que ahí habitan.

Los camarones son organismos acuáticos que abundan en las zonas costeras tropicales del mundo, el Golfo de México no es la excepción. El ciclo de vida del camarón se inicia cuando los adultos se reproducen en la plataforma continental. Ahí los huevos fecundados quedan a merced de las corrientes marinas donde eclosionan como larvas nauplio. Posteriormente, las larvas se desarrollan, moviéndose hacia la costa en búsqueda de zonas de refugio en las lagunas costeras y los estuarios, los camarones permanecen en estas áreas salobres con vegetación sumergida y son utilizadas como áreas de crecimiento durante 7 a 9 meses, antes de migrar nuevamente al mar a donde arriban como adultos [1-3].

El sur del Golfo de México esta expuesto a presiones ambientales (contaminación de bahías, estuarios y lagunas costeras con pesticidas, descargas de aguas negras y otros contaminantes generados por la industria petrolera que opera en la Sonda de Campeche). La estructura de las comunidades bentónicas se ha modificado a consecuencia de la sinergia producida por la acción conjunta de estas presiones ambientales, afectando, entre otras a la población de camarones que habita en esta zona [4-7].

La interacción entre variables ambientales y la capacidad fisiológica de los organismos para mantener la homeostasis son elementos que deben ser considerados al evaluar los cambios bioquímicos en organismos marinos.

Durante su ciclo de vida, los camarones están sujetos siempre a las condiciones ambientales, por tanto, los organismos tienen que mantener el equilibrio dinámico. En este contexto, el estado fisiológico de los organismos es un factor de vital importancia para la evaluación del grado de influencia del ambiente en la biología del organismo.

Los organismos tienen la capacidad de adaptarse dentro de un rango ambiental tolerable o normal en donde la constancia de la actividad biológica, mantenida por flujos de materia y energía constituyen, al final, la causa y efecto del metabolismo. La relación entre organismo-ambiente se mantiene mediante ajustes metabólicos dentro del organismo, ajustes que obedecen a cambios en la bioquímica y/o fisiología de las especies.

La habilidad para adaptarse a variaciones en el ambiente, esta determinada por la genética de cada especie, la selección natural causa cambios evolutivos en las condiciones fisiológicas de una población; en este marco, las adaptaciones se dan de manera extremadamente lenta

en una especie [8] en tanto que los ajustes fisiológicos funcionales que favorezcan la actividad biológica normal ante un ambiente dado son mas simples, por tanto, los organismos utilizan

estos cambios bioquímicos y las respuestas que involucran cambios fisiológicos de energía de la tasa metabólica para mantener la homeostasis [9, 10]

Respuestas Bioquímicas del Camarón a Variaciones Ambientales

Efecto de la temperatura

La temperatura es el factor ambiental más importante en la vida de cualquier organismo, los ajustes bioquímicos o fisiológicos que ocurran en cualquier adaptación, dependerán de reacciones metabólicas que involucren enzimas dependientes totalmente de este factor para su desarrollo.

La distribución de las costas en el mundo esta dirigida Norte-Sur, la temperatura tiende a incrementarse en igual sentido, hacia los trópicos. Invariablemente, esta condición afecta la distribución espacio-temporal de los todos los organismos costeros.

Los organismos de las costas presentan diversos mecanismos de adaptación a esta condición ambiental. Las más importantes son a nivel de la regulación de su temperatura corporal. Existen organismos cuyas reacciones bioquímicas se desarrollan siempre a un rango interno constante de temperatura (homeotermos) además, existe otro mecanismo de regulación, que permite a los organismos conformar su temperatura con la temperatura ambiental (poiquilotermos) [11]; en esta clasificación se encuentran la mayoría de los invertebrados marinos y peces. En estos últimos las velocidades de las reacciones enzimáticas se mantienen constantes, ya que las enzimas aparentemente actúan a diferentes temperaturas.

La Q₁₀ es la relación metabolismo / temperatura definido como el incremento de la tasa respiratoria asociada con un incremento en la temperatura de 10°C. [12]

La tasa metabólica varia con la temperatura corporal (2-3 veces por cada 10°C). Sin embargo, en la zona intermareal, en baja mar, existen organismos que quedan expuestos por largos periodos, se presentan otras adaptaciones diferentes a las existentes en los organismo homeo / poiquilitermos, en donde su tasa metabólica no depende de la temperatura, con valores de Q₁₀ de aproximadamente 1.0,

Las adaptaciones metabólicas de las que un organismo marino puede valerse con respecto a la temperatura pueden ser:

- 1.-La alternancia de temperaturas óptimas en las enzimas secuenciales de una reacción, en donde la perdida de velocidad en un paso de la reacción puede compensar el incremento de la actividad en otros pasos de la cadena.
- 2.-La tasa de calor corporal puede variar indirectamente con la temperatura, a través de mecanismos de comportamiento como el ejercicio, mecanismos autónomos como el aumento del metabolismo de las reservas energéticas y la elevación del metabolismo basal.
- 3.- El intercambio de calor con el medio a través del desplazamiento, control autónomo del flujo sanguíneo, y el control de la capa de grasa aislante activado por hormonas.

En condiciones extremas de cambios de temperatura, la salinidad y por tanto la presión hidrostática cambian, ante esto, la conformación de las membranas celulares se modifica estructuralmente. Se presenta una mayor concentración de fosfolípidos en la membrana. La enzima Na K ATPasa al interactuar con los fosfolípidos de cierto radio específico pasa de su forma inactiva a su forma activa., a temperaturas bajas, esta enzima se activa para incrementar la presión osmótica interna y disminuir el punto de congelación de los fluidos extracelulares y permitir a los organismos sobrevivir [13].

El efecto del gradiente de temperatura es dramático y extraordinariamente rápido afectando el metabolismo de lípidos, carbohidratos y proteínas además de la calidad espermática por 5 días.

De acuerdo con Primavera (1985), el parámetro que influye mayormente en la reproducción de los camarones son las oscilaciones en la temperatura, ya que pueden provocar retroceso en el desarrollo ovárico de las hembras y pérdida en la calidad espermática de los machos. Según datos reportados por la NOA (2003), los años de 1998 y 2002 se reportaron temperaturas 3° C por arriba de la temperatura promedio anual del mar, asociadas con la presencia del fenómeno del niño, justo en esos años se registraron los niveles más bajos de calidad espermática en la población de machos de *L. setiferus*. En contraste en los años de 1994 y 2001, con registros de temperatura media del mar menor a la media normal (NOA, 2003), se registraron valores de calidad espermática mayor, corroborando que la calidad espermática de la especie está ligada a variaciones globales de la temperatura del océano como las provocadas por el fenómeno del niño.

2.2 Efecto del oxígeno disuelto y su relación con la materia orgánica.

A diferencia de la temperatura, el oxígeno disuelto (OD) es un factor ambiental regulador del metabolismo de los camarones [14]. Su papel regulador está dado por la participación directa en la obtención de energía a partir de la respiración, por la fosforilación oxidativa. En este proceso el oxígeno es el último aceptor de electrones de la cadena respiratoria, permitiéndoles a los camarones, y en general a los organismos aerobios, aprovechar al máximo la energía contenida en los enlaces de las moléculas de carbono que son metabolizadas por el ciclo de Krebs (ciclo de los ácidos tricarbónicos). El utilizar o no oxígeno como el aceptor final de electrones marca una gran diferencia en la cantidad de energía disponible para realizar trabajo. Una reducción relativamente pequeña de OD de 5 a 4 mg / l provoca una reducción de hasta un 25% en la energía canalizada hacia la producción de biomasa [14]. Esta limitación es importante si se considera que, en las lagunas costeras y estuarios tropicales las aguas con bajos niveles de oxígeno son comunes, sobre todo cuando estas se cargan de materia orgánica producto de las lluvias de verano.

El efecto de la temperatura y la cantidad de oxígeno disuelto se relacionan ampliamente. En organismos poiquilitermos la temperatura afecta la tasa metabólica y consecuentemente la

demanda de oxígeno, en este caso, los organismos pueden modificar su capacidad oxireguladora en función de la cantidad de oxígeno disuelto, los organismos que presentan

esta adaptación se denominan oxiconformadores [15]. Ante un cambio rápido en la cantidad de oxígeno presente, estos, regulan la tasa de ventilación y el porcentaje de utilización de oxígeno en la cámara branquial. Así mismo, para compensar el cambio en la cantidad de oxígeno disuelto presente en el agua, pueden regular la presión sanguínea en las branquias, de esta forma, la cantidad de sangre que puede transportar una mayor cantidad de oxígeno fluye mejor [16]. En organismos intermareales y en bentónicos, que permanecen por mucho tiempo en hipoxia (sin contacto con oxígeno) existen mecanismos de adaptación más drásticos, en donde les es posible utilizar otras vías metabólicas anaeróbicas; en estos organismos, la presión sanguínea se encuentra incrementada en relación con organismos presentes en zonas oxigenadas [17], de igual forma, el área branquial tiene mayores dimensiones. Existe otro mecanismo, mediante el cual la cantidad de pigmento respiratorio se incrementa, o la afinidad del pigmento respiratorio por el oxígeno puede sufrir una alteración.

2.3 Efecto de Contaminantes y Estrés

Existen actualmente muy pocos estudios de la evaluación de la tolerancia de organismos juveniles o adultos de *L. setiferus* a contaminantes específicos. [18] midieron el efecto combinado de los niveles de amonio, nitrito y oxígeno disuelto sobre el consumo de oxígeno en postlarvas; reportaron que esta especie es más sensible que *P. monodon* a los mismos contaminantes. Por su parte Núñez-García, 2002 también reportó que los fluidos de perforación utilizados en la industria petrolera afectan la tasa de ingestión en organismos juveniles de *L. setiferus* aún cuando estos se encuentran en concentración tan bajas como 10,000 ppm de partículas suspendidas.

Considerando que una de las poblaciones de *L. setiferus* se distribuye en la Sonda de Campeche donde se encuentra la zona de explotación petrolera más importante del país, es posible que la reducción en la calidad reproductiva de los machos adultos de esta especie en esa zona, posiblemente este asociada con los efectos que los hidrocarburos pudiesen tener en los mecanismos de regulación del sistema inmune. Es evidente que este modelo deberá establecerse en los camarones, no obstante se cuenta con evidencias de descontrol inmune en esta especie, y de alteración de la capacidad reproductiva en los machos. Así, tanto por las variaciones de la temperatura ambiental asociada a fenómenos globales como el fenómeno del Niño, como por las alteraciones provocadas por el incremento de la materia orgánica en los ríos que descargan en la zona costera y reducen el oxígeno disuelto, y por la presencia de contaminantes, la pesca etc., la población de *L. setiferus* se encuentra sujeta a una gran presión ambiental, que ha afectado de manera importante su abundancia.

2.4 Efecto de la salinidad

En el ambiente marino, la concentración de iones disueltos en el agua es de 35 aproximadamente [19], sin embargo, considerando que el ciclo de vida de algunos invertebrados marinos que parte de su vida la pasan en ambientes estuarinos con concentraciones de iones entre 5 y 40 con variaciones diarias y estacionales, enfrentan problemas fisicoquímicos: Osmosis y Difusión. En un ambiente diluido, los organismos deben resolver 2 problemas; la entrada de agua al cuerpo y la pérdida de sales corporales, para contrarrestar estos efectos, los organismos son capaces de cambiar la permeabilidad de las

branquias, además, generar abundante orina diluída a fin de conservar sales útiles y regular la presión osmótica interna. Los iones útiles que se pierden en la orina, se reabsorben a través de las branquias en donde el transporte activo de sales, del epitelio al líquido intersticial y a las branquias, se ve favorecido por el intercambio de la bomba sodio/potasio [20].

Se ha encontrado además que en todo el reino animal la NaKATPasa tiene un sitio activo conservado, sin embargo, la constante de afinidad en organismos dulceacuícolas cambia de 0.02mM a 20 mM en organismos marinos. [21]

Cuando existe un cambio brusco de salinidad, el organismo tiene que ajustar la osmolaridad, modificando la concentración iónica interna, lo que es posible mediante el ajuste de aminoácidos intracelulares libres (Gly, Ala, Pro, y Glu), por la acción enzimática de la glutamato deshidrogenasa (GDH) activada por iones orgánicos. Estos procesos de transaminación pueden conducir a la formación de nuevos aminoácidos o a la síntesis de productos como la glutamina o la glucosamina, esta última utilizada para la síntesis de quitina del caparazón de los organismos.

La salinidad afecta la distribución de animales marinos y estuarinos. Algunas especies marinas como los camarones tienen un ciclo de vida que incluye una fase estuarina. Desde los años 50's se observó que los camarones jóvenes de algunas especies se agrupaban en salinidades bajas mientras que las formas adultas se reproducían en mar abierto en ambientes estrictamente marinos. También se observó que las fases larvarias (con varios sub estadios) habitaban las aguas oceánicas donde se desarrollaban hasta transformarse en postlarvas. Gracias a mecanismos quimiotácticos y a las corrientes las postlarvas se orientan hacia los estuarios y lagunas costeras donde se reclutan como juveniles tempranos. En estos sitios, donde la salinidad es altamente variable, algunas de las especies de camarones tienen la capacidad de colonizar ambientes más diluidos.

2.7.2 Márgenes continentales

Las características especiales de los márgenes geológicamente inactivos (aguas someras, depósitos masivos de carbonatos, turbiditas, descarga de ríos) hacen que el nicho ecológico sea propicio para la acumulación de materia orgánica y algunos elementos químicos como el calcio que hacen la diferencia entre algunos hábitos alimenticios con especies que provienen de un margen continental activo, donde estas características no son propias para la especie. El material orgánico que se encuentra en los márgenes continentales activos difieren en cantidad y procedencia ya que no existen ríos y provienen principalmente de surgencias y productividad primaria. Otra diferencia primordial es la cantidad de calcio y algunos compuestos químicos, a los cuales las especies están adaptadas, prueba de ello es la existencia de proteínas reportadas en algunas especies provenientes de márgenes continentales activos que no dependen de calcio para su actividad [22]. A pesar de carecer de evidencias directas que confirmen lo anterior, la presencia de calcio y la dependencia del

mismo para la función de estos organismos, podría ser relevante, ya que si las proteínas como lectinas de organismos provenientes de márgenes activos, no dependen de calcio para activarse, y en los márgenes pasivos si lo son así, es posible inferir una especialización de

funciones de las lectinas en donde dos mecanismos diferentes han evolucionado para dar lugar a una misma respuesta ante estímulos iguales.

3. Conclusiones.

En el marco de las variables ambientales que afectan al océano, las relaciones que suceden entre temperatura, oxígeno disuelto, salinidad, luz, materia orgánica y geología de la cuenca, son muy complejas y dependen de las condiciones imperantes del lugar. Las relaciones entre estas variables son muy diferentes entre las profundidades abisales, -donde encontramos una gran cantidad de invertebrados marinos- y las márgenes continentales, -donde estas relaciones son mejor conocidas por su complejidad, sobre todo cerca de las regiones tropicales del mundo-

La geología, es una ciencia poco relacionada con respuestas bioquímicas no obstante, tiene una vital importancia para conocer como es que estas se presentan, y como evolucionaron. Las respuestas a por que y como evolucionaron las especies de invertebrados y por que divergieron en algunas respuestas bioquímicas, está en el estudio de las cuencas oceánicas en donde algunos eventos marcan cambios importantes en la filogenia de los organismos marinos.

Es importante conocer las relaciones entre las ciencias básicas y las respuestas bioquímicas en los organismos. De los conocimientos acerca de la relación que guardan los nutrientes con las respuestas bioquímicas en camarones, ha sido posible mejorar las condiciones nutricionales en cultivo, haciendo de la camaronicultura, una industria más rentable, eficiente y sobre todo, menos agresiva con el medio ambiente.

El ambiente acuático representa el 72% de la superficie total de nuestro planeta, en donde se han identificado mas de 2,000,000 especies de invertebrados. Las adaptaciones estudiadas hasta el momento, solamente ayudan a entender un poco la interrogante principal de los procesos adaptativos. ¿Las adaptaciones poblacionales dependen del entorno?. Para resolver esta pregunta, tenemos que tomar en cuenta no solo el especto fisiológico, sino el ambiental, y combinarlo con la genética para determinar si la mutabilidad del ADN esta siendo modulada por el ambiente a través de señales químicas, inducidas en la membrana por estímulos externos. Si esto es cierto, la ventaja evolutiva en estos organismos seria tal, que su éxito de vida en la tierra estaría solamente amenazado por el hombre.

4. Referencias Bibliográficas.

Alpuche, Juan; Pereyra, Ali; Agundis, Concepción; Josefina. **Respuestas Bioquímicas de Camarones Marinos a 8 Factores Ambientales** - [Revista Electrónica de Veterinaria REDVET](http://www.veterinaria.org/revistas/redvet)®, ISSN 1695-7504, Vol. VI, nº 03, Marzo/2005. [Veterinaria.org](http://www.veterinaria.org)® - [Comunidad Virtual Veterinaria.org](http://www.veterinaria.org)® - Veterinaria Organización S.L.® España. Mensual. Disponible en <http://www.veterinaria.org/revistas/redvet> y más específicamente en <http://www.veterinaria.org/revistas/redvet/n050505.html>

- 1. Chow, S., Browdy, C. L., and Sandifer, P. A., *Timing of ovulation in the Atlantic white shrimp *Penaeus setiferus* (Linnaeus, 1767) (Decapoda, Penaeidae)*. Crustaceana, 1993(64): p. 242-248.
- 2. Misamore, M. J., *Mating behavior in the white shrimps *Penaeus setiferus* and *P. vannamei*: A generalized model for mating in *Penaeus**. J. Crust. Biol., 1996(16): p. 61-70.
- 3. Rosas C, O. L., Gaxiola G, Sánchez A, Soto L., A, *Effect of salinity on survival, growth and oxygen consumption of postlarvae (PL10-PL21) of *Penaeus setiferus**. J Crust Biol, 1999(19): p. 67-75.
- 4. Balcom, B., *Dispersed oil toxicity tests with species indigenous to the Gulf of Mexico*. Minerals Management Service, 1994: p. 1-8.
- 5. Benítez, J., A., Bárcenas, C., *Sistemas fluvio- lagunares de la Laguna de Términos: Hábitats críticos susceptibles a los efectos adversos de los Plaguicidas*. Botello, A. V., Rojas-Galavis, J. L., 1996.
- 6. Botello, A. V., Ponce, V. G., Macko, S. A., *Niveles de concentración de hidrocarburos en el Golfo de México*. In: Botello, A. V., Rojas-Galavis, J.L., 1996.
- 7. Gold-Bouchot, *Efectos de los hidrocarburos sobre la comunidad de nemátodos bénticos de la Sonda de Campeche*, in *Golfo de México, Contaminación e Impacto ambiental: diagnóstico y Tendencias*, J.A.B. J.L.Rojas-Galavis, and D.Zarate-Lomelí, Editor. 1996, Universidad Autónoma de Campeche, Campeche: Camp. México. p. pp. 279-296.
- 8. Randall D., B. W., French K., *Fisiología Animal*. 4a ed. 1998: Mc. Graw Hill-Interamericana. 795.
- 9. Hochachka, P., *Strategies of Biochemical Adaptation*. Vol. 1. 1978, cambridge: Cambridge University Press. 358.
- 10. Prosser, L., *Comparative Animal Physiology*. 3a ed. 1978: Edit. Saunders College Publishing. 966.
- 11. Kinne, O., *Environmental factors*. 2 ed. Marine Ecology. Vol. Vol. I. 1971, Great Britain: Wiley-Interscience. 1244.
- 12. Rosas, C., Ocampo, L., Gaxiola, G., Sánchez, A., Soto, L., *Effect of salinity on survival, growth and oxygen consumption of postlarvae (PL10-PL21) of *Penaeus setiferus**. J Crust Biol, 1999(19): p. 67-75.
- 13. Randall, D., Burggren, W., French, K., *Fisiología Animal*. 4a ed. 1998: Mc. Graw Hill-Interamericana. 795.
- 14. Rosas, C., Martínez, E., Gaxiola, G., Díaz, E., Brito, R., Soto, L., *Effect of dissolved oxygen on the energy balance and survival of *Penaeus setiferus* juveniles*. Mar Ecol, 1998(174): p. 67-75.
- 15. Wannamaker, C., y Rice, J., *Effects of hipoxia on movements and behavior of selected estuarine organisms from the southeastern United States*. Journ. Exp. Marine Biol. Ecol., 2000(249): p. 145-163.
- 16. Kinne, O., *Environmental factors*, ed. M. Ecology. Vol. I, Part 3. 1972, Great Britain: Wiley- Interscience. 1774.
- 17. Herreid, C., *Hypoxia in invertebrates*. Comp. Biochem. Physiol, 1980(67A): p. 311-320.
- 18. Alcaraz, G., X. Chiappa-Carrara, and C. Vanegas, *Temperature Tolerance of *Penaeus setiferus* Postlarvae Exposed to Ammonia and Nitrite*. Aquat.Toxicol., 1997. **39**(3/4): p. 345-353.
- 19. Libes, S., *An introduction to marine biogeochemistry*. 1992: Wiley and Sons Inc. 734.

- 20. Newell, R.C., *Adaptation to environment: essays on the physiology of marine animals*. Butterworths. 1976. 539.
- 21. Barber, R.M., C., Bowman, M., Zeitzschel, B., *Osmoregulation in estuarine and marine animals*. Vol. Springer-Verlag. 1983. 221.
- 22. Marques, M.R.F., Barracco, M. A., *Lectins, as non-self recognition factors, in crustaceans*. *Aquaculture*, 2000. 191: p. 23-44.

Trabajo recibido el 19.02.05 nº de referencia 050508_REDNET. Enviado por su autor principal, alpuche, miembro de la [Comunidad Virtual Veterinaria.org](http://www.veterinaria.org)®. Publicado en [REDNET](http://www.veterinaria.org/revistas/redvet)® el 01/05/05.

Se autoriza la difusión y reenvío de esta publicación electrónica en su totalidad o parcialmente, siempre que se cite la fuente, enlace con Veterinaria.org - www.veterinaria.org y [REDNET](http://www.veterinaria.org/revistas/redvet)® www.veterinaria.org/revistas/redvet y se cumplan los requisitos indicados en [Copyright](#)

(Copyright) 1996-2005. [Revista Electrónica de Veterinaria REDNET](http://www.veterinaria.org/revistas/redvet)®, ISSN 1695-7504 - [Veterinaria.org](http://www.veterinaria.org)® - [Comunidad Virtual Veterinaria.org](http://www.veterinaria.org)®