

ENSAYO EXPERIMENTAL DEL CONSUMO DE DETRITOS DE HALOFITAS POR LOS CAMARONES PENEIDOS *PENAEUS VANNAMEI* Y *P. STYLIROSTRIS*

GUADALUPE DE LA LANZA
MIGUEL A. RODRÍGUEZ-MEDINA
LUIS A. SOTO*
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

RESUMEN

Se obtuvieron experimentalmente detritos vegetales a partir de la descomposición aeróbica y anaeróbica de halofitas costeras (*Sesuvium* sp., *Cressa* sp., *Suaeda* sp. y *Salicornia* sp.), bajo condiciones de luz y oscuridad en cada caso. Los detritos así elaborados fueron proporcionados como dieta a las especies *P. vannamei* y *P. stylirostris*, en jaulas colocadas en la Laguna de Huizache y Caimanero, Sin., durante 30 días. En las 4 modalidades de descomposición no se apreciaron diferencias notables en la concentración de proteínas solubles, carbohidratos y demanda química de oxígeno. El consumo de material detrítico por parte de *P. vannamei* y *P. stylirostris* no mostró diferencias significativas por el tipo de descomposición o de las modalidades luz y oscuridad ($0.25 < p < p$). *P. stylirostris* presentó una tasa de crecimiento significativamente mayor ($0.05 < p < 0.025$) que los individuos control con dieta desprovista de material halofítico; porcentualmente este incremento correspondió a un 69% de crecimiento.

Palabras clave: Alimentación experimental, Camarones (Penaeidea), México.

ABSTRACT

Plant detritus was obtained experimentally from aerobic and anaerobic decomposition of coastal halophytes (*Sesuvium* sp., *Cressa* sp., *Suaeda* sp. and *Salicornia* sp.), under conditions of light and darkness. The detritus was provided for 30 days as diet to the penaeid shrimp *P. vannamei* and *P. stylirostris*, in cages in the Huizache and Caimanero Lagoon, Sinaloa. The four decomposition modalities did not exhibit noticeable differences on the soluble proteins, and carbohydrates concentration as well as on the chemical oxygen demand. The consumption of detrital material by *P. vannamei* and *P. stylirostris* did not differ significantly with respect to the detrital material by *P. vannamei* and *P. stylirostris* did not differ significantly with respect to the type of decomposition or to the conditions of light and darkness ($0.25 < p < p$). *P. stylirostris* had a significantly greater growth rate ($0.05 < p < 0.025$) than the control organisms subject-

Key words: Feeding experimental, shrimps (Penaeidea) México.

* Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.

INTRODUCCIÓN

Hasta la fecha las investigaciones sobre aspectos nutricionales de camarones peneidos han sido reconocidas ampliamente, desde los estudios enfocados al consumo de detritos y microbiota asociada, hasta dietas artificiales bromatológicamente balanceadas con productos químicos.

En diversas formas se ha abordado el tema sobre el consumo de detritos de origen tanto vegetal, como animal y bacterias asociadas, por organismos de la infauna, así como también de su riqueza alimentaria; sin embargo, recientemente se ha visto que no es del todo cierto, ya que carecen de compuestos esenciales para la nutrición. Phillips (1984), menciona que la mayoría de las investigaciones sobre consumidores de detritos, se han enfocado a la importancia relativa de la comunidad microbiana *vs* materia orgánica de plantas como fuente de energía o proteínas. Escasa atención se le ha puesto a otros componentes específicos del detrito, como es el caso de los ácidos grasos y aminoácidos esenciales, que no son contenidos en los detritos ni sintetizados por las bacterias y sí necesarios en la asimilación protéica en microinvertebrados. Estos requerimientos específicos son obtenidos a partir de microalgas, hongos y protozoarios, que se pueden encontrar formando parte de la comunidad de la vegetación generadora de detritos.

Por otra parte, uno de los principales problemas en el cultivo de camarones peneidos es el suministro de una dieta. Los hábitos alimentarios de los camarones peneidos pueden clasificarse como de tipo omnívoro con un porcentaje considerable (~80%) de detritos en su contenido estomacal, por lo cual se puede inferir que crecerían óptimamente con dietas de bajo contenido protéico; sin embargo, un buen número de estudios manifiesta la necesidad de un alto contenido de estos compuestos. Venkataramiath *et al.* (1975), en forma experimental demostraron en *Penaeus aztecus* que una concentración de proteínas del 80%, tiene un efecto inverso sobre la tasa de crecimiento, pero cuando se redujo al 40% y se mezcló con material vegetal, se observó una alta eficiencia en la conversión protéica e incremento en el crecimiento y sobrevivencia.

Hanson y Goodwin (1977), por su parte, señalan que la eficiencia de asimilación de proteínas es afectada por la proporción relativa de lípidos y carbohidratos.

Lee *et al.* (1984), plantean que uno de los aspectos más importantes en el cultivo de *P. vannamei* es que la dieta varía según la edad, pero logran mejores resultados cuando se mezclan compuestos de origen animal y vegetal en proporciones 1:1, pues esto favorece la eficiencia enzimática.

Dado lo anterior, se colige que tanto la vegetación como los detritos, son parte importante de la dieta de los camarones, ya sea a través del suministro de una dieta artificial bajo condiciones de cultivo o en el medio natural; empero, la información disponible no es del todo homogénea y depende de situaciones experimentales y regionales.

En México, las investigaciones sobre el cultivo de camarones peneidos han sido limitadas y aún más restringido es el conocimiento de sus hábitos alimenticios dependientes de los detritos. Los estudios referentes al uso potencial de detritos autóctonos, de procedencia vegetal (macrovegetación acuática o terrestre), empleados como alimentos complementarios, o dietas de acuicultura, no han sido lo suficientemente explorados.

El Laboratorio de Investigaciones Ambientales de la Universidad de Arizona, desde la década pasada, propuso un programa de cultivo intensivo de vegetación halofita

como suplemento alimenticio en forraje, en el cultivo de camarón y para posible consumo humano.

En la zona costera de Sonora, la vegetación de halofitas representa un potencial de biomasa y productividad altos en la agricultura de aguas salinas (Glen, Yensen y Fontes, comunicación personal). Esta comunidad está conformada por los géneros *Salicornia*, *Distichlis*, *Suaeda*, *Cressa* y *Sesuvium* entre las más importantes. En extensas áreas de lagunas costeras del noroeste del Pacífico mexicano, esta vegetación halofita se desarrolla ampliamente durante el período de estiaje, lo cual representa un aporte de detritos orgánicos y fertilización para el bentos durante la época de lluvias (De la Lanza, 1981). Esta situación favorece el desarrollo de una microbiota diversa sostenida por los materiales orgánicos en descomposición que, a su vez, son consumidos por los estudios juveniles que utilizan los sistemas estuarinos como zonas de crecimiento y protección.

Los objetivos primordiales del presente estudio, son la demostración experimental *in situ* en la Laguna Huizache-Caimanero, del consumo de detritos de vegetación halofita, por los camarones peneidos *Penaeus vannamei* y *P. stylirostris*, y el efecto de dicho consumo sobre sus tasas de crecimiento.

AREA DE ESTUDIO

La Laguna Huizache y Camainero está situada a los 23°00' N y 106° 05' O (Fig. 1). Este sistema lagunar está delimitado por dos ríos: el Presidio y el Baluarte que se conectan a la laguna por estrechos y sinuosos canales llamados esteros. Durante el período de precipitación, hay aporte considerable de agua dulce junto con la marina; el resultado de tal mezcla y de una fuerte evaporación, es que se presenta una variación anual de la salinidad de 1 a 55‰. La temperatura oscila entre 19 y 36°C.

En el período de estiaje, los esteros conducen agua marina hacia la laguna, compensando la pérdida de agua por evaporación. En esta época el área del sistema lagunar se reduce notablemente de 173 km² (profundidad media 0.65 m) a 51 km² (profundidad media de 0.20 m).

Las áreas de la laguna que permanecen expuestas, son colonizadas densamente por vegetación halofita, que al ser inundado nuevamente el sistema en la temporada de lluvias, se fragmentan y descomponen.

Las características geomorfológicas de la Laguna de Huizache-Caimanero, han sido descritas con detalle por Ayala-Castañares *et al.* (1970).

DISEÑO EXPERIMENTAL

El desarrollo del presente experimento se dividió en dos fases: la de descomposición de la vegetación halofita y formación de detritos (bioabono) bajo condiciones de laboratorio y la experimental de consumo de detritos por las especies de camarones peneidos *P. vannamei* y *P. stylirostris in situ* en la Laguna de Huizache y Caimanero.

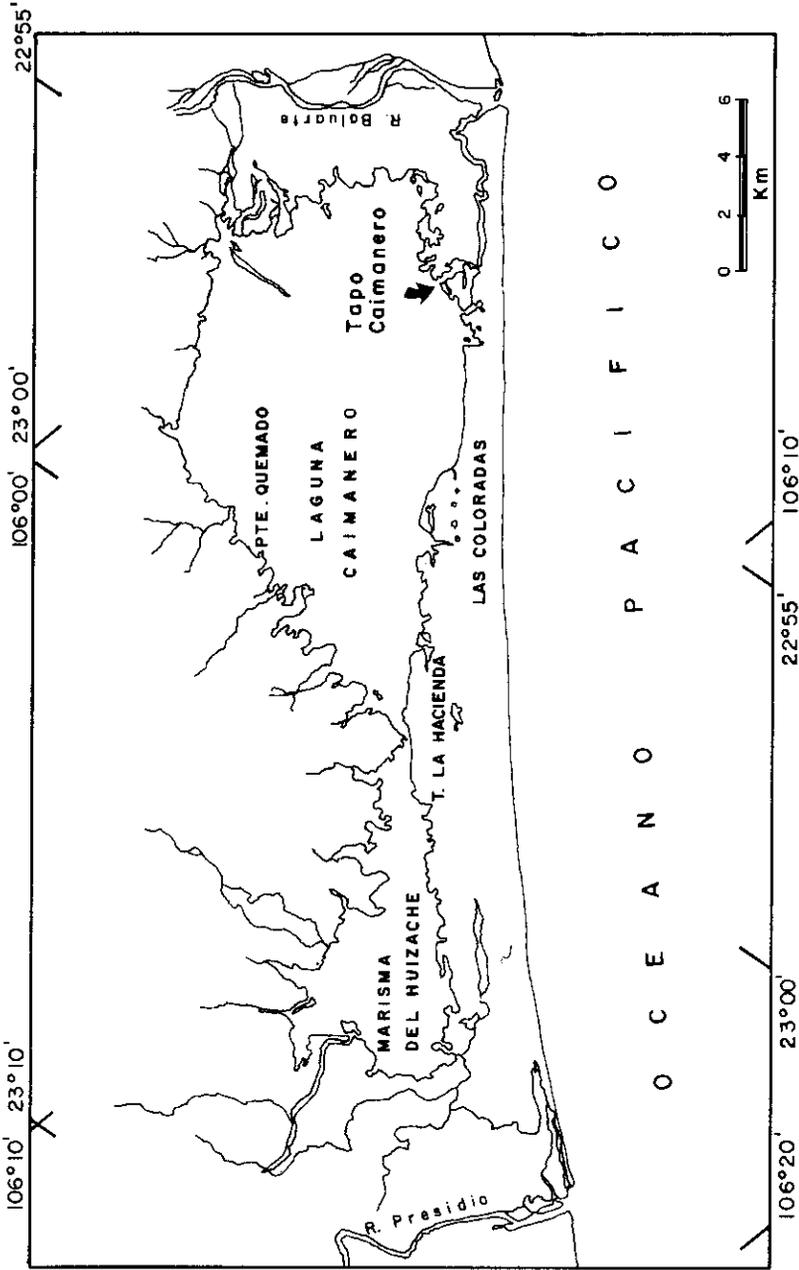


Fig. 1. Ubicación de la Laguna de Huizache y Caimanero, Sin. y localización del área de experimentación.

Elaboración del bioabono halofito.

El material vegetal utilizado para la elaboración del bioabono suministrado en la dieta de *P. vannamei* y *P. stylirostris*, se colectó a partir de 4 géneros de halofitas (*Sesuvium* sp., *Cressa* sp., *Suaeda* sp. y *Salicornia* sp.), que se establecen en las superficies desecadas de la Laguna de Huizache y Caimanero. De cada género se obtuvo una biomasa de 50 kg y un volumen total de 200 kg.

El material vegetal fue mezclado y seccionado hasta obtener fragmentos de aproximadamente 1 cm y así se mantuvo durante 30 días en 4 estanques o posas de descomposición de 500 litros, de salinidad de 10‰.

Con el propósito de reproducir con mayor precisión el proceso de descomposición, en el laboratorio, el material halofito *in situ*, fue sometido a condiciones aeróbicas-anaeróbicas y luz-obscuridad, según el diseño presentado en la figura 2. El tiempo de descomposición se determinó a través de los análisis semanales de los niveles de proteínas solubles (según técnica de Ellman, 1972), carbohidratos solubles (según técnica de Allen, 1974) y demanda bioquímica de oxígeno (según técnica de Golterman, 1971). Esta última variable permitió cuantificar el carbono lixiviado y el nivel del proceso de descomposición.

Consumo de bioabono halofito.

El experimento de consumo de detritos de halofitas por *P. vannamei* se llevó al cabo en el mes de mayo de 1982, en tanto que el de *P. stylirostris* se efectuó en junio de 1983. Los individuos juveniles de cada especie se capturaron en el sistema lagunar de Huizache y Caimanero, los cuales, previo al experimento, fueron aclimatados por un período de 24 h. La longitud total (medida de la base del pedúnculo ocular al telson) de los individuos *Penaeus* sp. fue de 6.0 y 7.0 cm, respectivamente.

El procedimiento adoptado para la demostración del consumo por los camarones del material detrítico derivado de la descomposición de las plantas halofitas y del efecto independiente o aleatorio sobre la tasa de crecimiento, incluyó las variables: aerobiosis, anaerobiosis, luz y obscuridad con la correspondiente réplica.

En la localidad del Tapo Caimanero (Fig. 1), se colocaron 10 jaulas para mantener, en cautiverio, durante aproximadamente un mes, una población de 8 individuos por jaula, cuya densidad equivalente a 2 ind/m² se considera óptima para lograr un buen crecimiento (Edwards, 1977). Las jaulas, construidas de malla de plástico con 3 mm de abertura, cubrían una superficie de 4 m² por 1.2 m de altura, su parte superior permaneció descubierta a través del experimento para evitar aislamiento del ambiente estuarino. Antes de la introducción de los individuos a las jaulas, se adicionó en ocho de ellas 25 kg de bioabono o detrito de halofitas mezclado con 25 kg de sedimento lagunar, a lo cual sucedió el proceso de estabilización durante 24 h. En la dos jaulas restantes designadas como control, solo se adicionó 50 kg de sedimento.

Con el objeto de evaluar el grado de aerobiosis y la carga de materia orgánica, se analizó semanalmente y, en cada jaula, el oxígeno disuelto y la demanda química de oxígeno. Una vez concluido el experimento, se estimó la sobrevivencia y la longitud

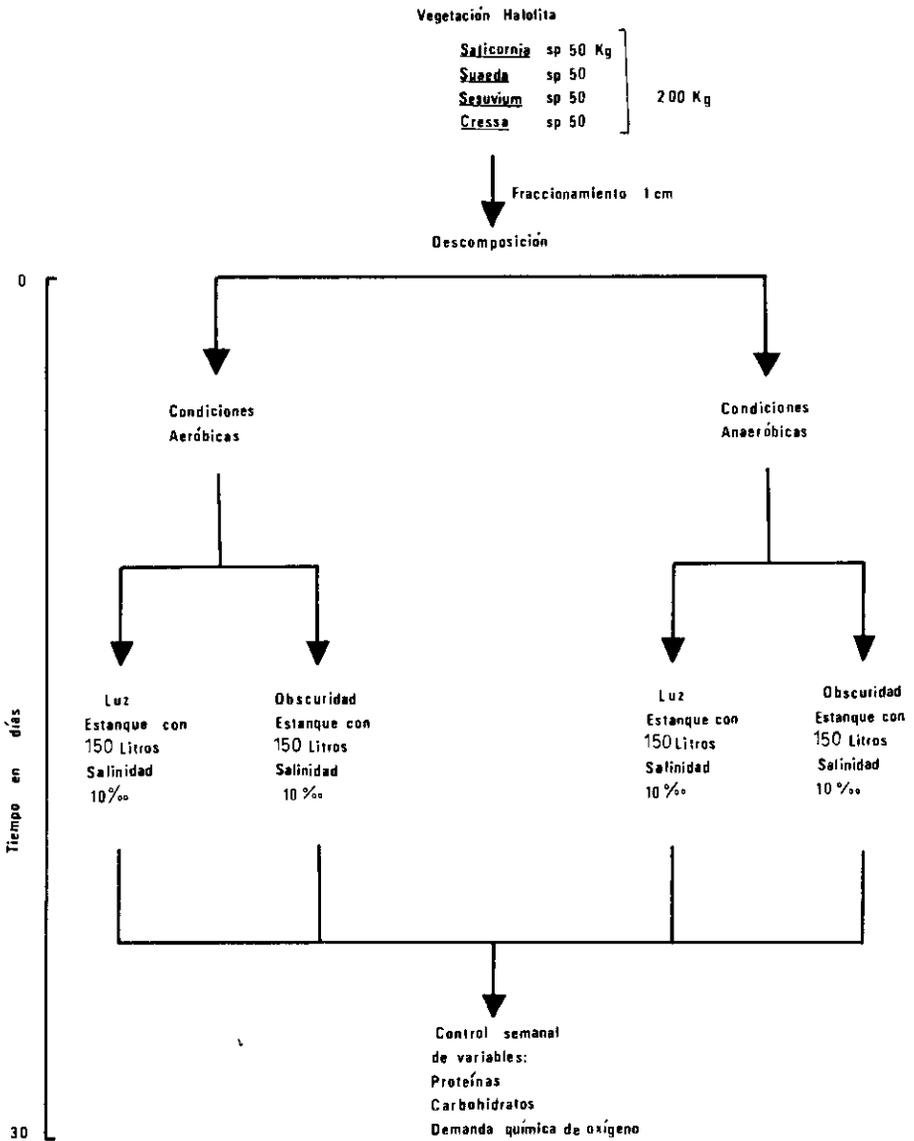


Fig. 2. Diseño experimental del proceso de descomposición del material halofito en el laboratorio.

total promedio de los individuos. El diseño experimental anterior se muestra en la figura 3.

Las tasas de crecimiento calculadas para cada especie, fueron comparadas entre sí, para demostrar diferencias mediante pruebas de ANOVA simple. En el caso de *P. stylirostris*, los datos fueron analizados según el modelo ANOVA de clasificación doble con cinco réplicas, con el propósito de establecer el efecto de los tratamientos aeróbico/anaeróbico y luz/obscuridad y de la interacción de estas variables sobre la tasa de crecimiento. Este modelo factorial no fue posible aplicarlo a los datos de la especie *P. vannamei* por no satisfacer los requerimientos de dicho modelo. Las tasas de crecimiento pertenecientes a los controles fueron comparadas a través de pruebas de T (Zar, 1974).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los camarones peneidos a los que les fue suministrado detritos de halofitas de la modalidad de descomposición anaeróbica bajo condiciones de obscuridad, mostraron los mayores incrementos de longitud total, correspondiendo un crecimiento de 0.42 mm/día para *P. vannamei* y de 0.31 mm/día para *P. stylirostris* (Tabla 1). Sin embargo, no se comprobaron diferencias significativas en las tasas de crecimiento en las cuatro modalidades (ANOVA, $p < 0.25$). El análisis factorial de ANOVA con cinco réplicas para la última especie (Tabla 2) confirmó que no existe efecto alguno ($0.25 < p$), no habiendo interacción entre el tipo de descomposición y las condiciones de iluminación sobre las tasas de crecimiento ($F = 0$).

Esta semejanza puede ser debida a que la composición química y bacteriológica de los detritos obtenidos, no muestra diferencias en su calidad bromatológica y, en consecuencia, las tasas de crecimiento en los peneidos son parecidas. Así mismo, no se distinguieron diferencias apreciables en el contenido de proteínas solubles (20.5 mg/g promedio), carbohidratos (65.9 mg/g promedio) solubles y demanda química de oxígeno (5.70 mg O₂/g promedio), durante el período de elaboración del bioabono halofito.

En este sentido, la calidad bromatológica de los detritos depende más de la naturaleza química de los materiales vegetales, que del propio proceso de descomposición, tal como lo señalan Godshalk y Wetzel (1978) y de la Lanza (1983). Sumado a esto, las transformaciones de los materiales orgánicos a nivel de sedimento en una laguna costera, pueden llevarse a cabo tanto aeróbica como anaeróbicamente, indistinto de las condiciones de luz o de oscuridad (en la columna de agua o incluidos en el sedimento). Estas modalidades son susceptibles de ocurrir sucesivamente en una misma área, dependiendo de las condiciones climáticas, circulación y rasgos geomorfológicos de los sistemas acuáticos; por lo tanto, no existe un proceso de descomposición definido. A pesar de esto, el detrito es una fuente energética que sostiene una microbiota diversa (bacterias, hongos, protozoarios, anfípodos, etc.) que incrementan el valor bromatológico para los consumidores secundarios.

Recientemente se ha evaluado con detalle el significado ecológico del detrito como una fuente nutricional completa, sobre todo para consumidores como el camarón (Flint y Rabalais, 1981); sin embargo, los resultados logrados a este respecto no han sido del todo satisfactorios. Autores como Phillips (1984), Gleason y Zimmerman (1984), consideran que este tipo de consumidores satisfacen sus requerimientos esenciales a partir

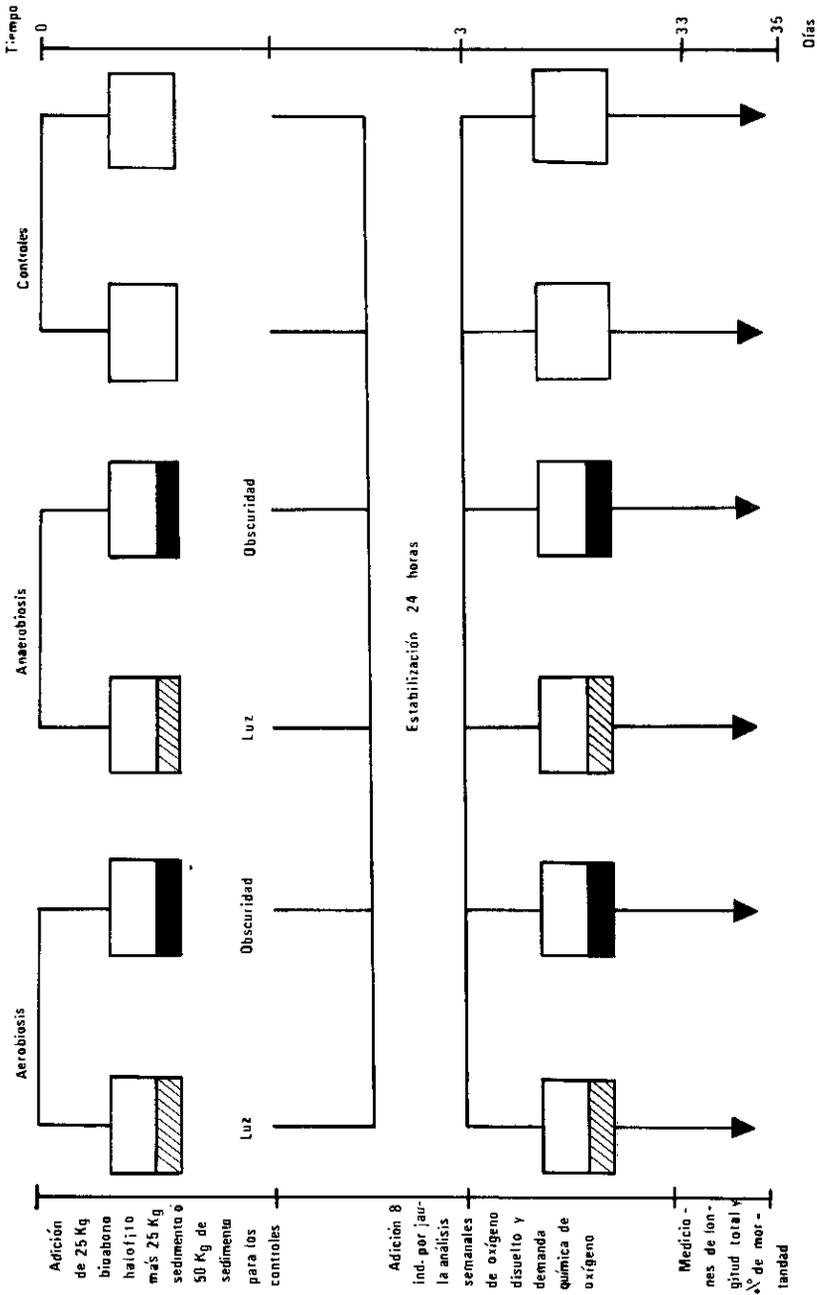


Fig. 3. Diseño experimental de consumo de detritos de halofitas por *Penaeus tannanensis* y *P. stylirostris*.

TABLA 1

Incremento promedio de longitud total (mm/día) al final del experimento de consumo de las 4 modalidades de descomposición por *P. vannamei* y *P. stylirostris*.

<i>Penaeus vannamei</i>				
AEROBIOSIS		CONTROL	ANAEROBIOSIS	
Luz	Oscuridad		Luz	Oscuridad
0.35	0.38	0.34	0.40	0.42
<i>Penaeus stylirostris</i>				
AEROBIOSIS		CONTROL	ANAEROBIOSIS	
Luz	Oscuridad		Luz	Oscuridad
0.31	0.29	0.19	0.27	0.31

de los componentes de la cadena trófica del detrito, en donde se incluyen plantas vasculares, fitoplancton, algas, hongos, bacterias, protozoarios y meiofauna, dentro de una estrategia alimentaria. Estas consideraciones solamente han sido dilucidadas, hasta ahora, por el progreso de las investigaciones en acuicultura.

Uno de los resultados más relevantes en este trabajo, fue la diferencia significativa (t de student, $0.05 < p < 0.025$) observada en las tasas de crecimiento de *P. stylirostris* con respecto a los controles. El consumo por esta especie fue, en buena medida, comprobado, ya que el crecimiento mostró un aumento de 69% respecto a los controles.

La diferencia de asimilación entre las dos especies, coincide con las observaciones que Menz (1976), realizó en la Laguna de Huizache y Caimanero. Este autor indica que *P. stylirostris* crece más rápido que *P. vannamei*, particularmente las fases iniciales de desarrollo, lo cual puede atribuirse a una más eficiente asimilación. Las tasas de crecimiento entre los controles de ambas especies fueron significativamente diferentes ($0.01 < p < 0.025$), estimándose 0.35 mm/día para *P. vannamei* y 0.19 mm/día para *P. stylirostris*, cifras que son comparables a las calculadas por Edwards (1977) de 0.20 mm/día (± 0.05) en las llanuras cercanas al Tapo Caimanero. Los máximos registrados por este autor correspondieron a la marisma suroeste lejos del Tapo, con 0.80 mm/día.

Tomando en consideración que solo *P. stylirostris* asimiló los detritos de halofitas, su tasa de crecimiento máxima de 0.31 mm/día es alta, comparada con la estimada por Edwards (1977) en *P. vannamei* del 0.20 mm/día, en la misma localidad del Tapo Caimanero y con una sobrevivencia semejante del 35%. Las condiciones de confinamiento, restringen obviamente la conducta migratoria de los camarones, en lo que pueden quedar implícitos los hábitos alimentarios y, en consecuencia, subestimar los resultados.

TABLA 2

Resultados del Análisis Factorial ANOVA con réplicas, correspondientes al experimento de *Penaeus stylirostris*.

FUENTE DE VARIACIÓN	SS	DF	MS
Total	5.61	19	
Celdas	0.28	3	
Factor A (aeróbico/anaeróbico)	0.01	1	0.01
Factor B (luz/obscuridad)	0.27	1	0.27
A x B	0	1	0
Entre celdas	5.33	16	0.33

Gleason y Zimmerman (1984), en sus experimentos de laboratorio sobre dietas en *P. aztecus*, registraron tasas de crecimiento máximas de 0.12 mm/día en estadios postlarvarios, con una alimentación de *Skeletonema costatum*. Esta dieta produjo los mejores resultados, seguidos por epífitos de *Spartina* y no se registró crecimiento alguno en detritos de *Spartina*. Esto sólo tiene significado, en cuanto a la preferencia y calidad alimentaria, ya que la tasa de crecimiento fue baja, debida, posiblemente, al confinamiento extremo a que se sometieron los organismos (vasos de precipitado de 250 ml). Sin embargo, estos autores consideran que la sobrevivencia y crecimiento lineal se lleva más adecuadamente con el aporte vegetal y aun cuando los camarones no sobreviven en detritos de *Spartina*, otros tipos de detritos pueden tener un valor nutricional como el de los pastos marinos y algas. Se considera que los detritos de *Spartina*, pueden contribuir indirectamente a la nutrición a través del consumo de otros organismos detritívoros como los nemátodos.

El alto contenido de celulosa de este tipo de vegetación, puede representar un inconveniente para su consumo. Foulds y Mann (1978), señalan que *Mysis stenolepis* asimila la celulosa entre un 30 a un 50%, siendo ésta una eficiencia alta. Es posible que *P. stylirostris* no solamente consume la microbiota asociada a los detritos, sino también el propio detrito.

Bajo esta circunstancia, cualquier vegetación halofita en condiciones de descomposición *in situ* en lagunas costeras, sostiene una microbiota diversa, susceptible de ser utilizada por camarones peneidos. Uno de los beneficios que conlleva esta descomposición *in situ*, es la creación de condiciones propias del grado de aerobiosis, óxido-reducción y pH del medio, además de aquellas de complejidad bioquímica nutricional en la cadena trófica de los detritos. Esta situación fue observada en los experimentos de consumo realizados en el Tapo Caimanero, donde las concentraciones de oxígeno disuelto en el agua de la interfase agua-sedimento, oscilaron entre el 70 y 129% de saturación, así como también el nivel de la capa de reducción varió entre 0 y 7 cm de profundidad

en el sedimento; condiciones adecuadas a pesar de que se recibió una alta carga de materia orgánica halofita (DQO de 5.5 mg O₂/l).

De esta manera el cultivo agrícola de halofitas en áreas desecadas durante el período de estiaje en sistemas lagunares de cambios climáticos extremos, como la Laguna de Huizache y Caimanero, asociados alternadamente con el camarón, pueden representar en el futuro una alternativa en el cultivo de peneidos.

CONCLUSIONES

El proceso de descomposición aeróbico o anaeróbico de la vegetación halofita bajo condiciones de luz y obscuridad, no determinaron diferencias químicas apreciables en la concentración de proteínas y carbohidratos solubles, como también en la demanda química de oxígeno, durante el desarrollo experimental. Dado esto se estima como consecuencia, la escasa diferencia en el consumo por las especies *P. vannamei* y *P. stylirostris* ($0.25 < < p$).

Se reconoce un consumo diferencial entre las dos especies de camarones; *P. vannamei* no asimiló los detritos procedentes de dicha descomposición ($p < 0.25$), a pesar de esto sus tasas de crecimiento fueron altas (0.42 mm/día) para el área del Tapo Caimanero, con dependencia regional o de sustrato. *P. stylirostris* asimiló los detritos de halofitas, mostrando un aumento del 69%, respecto a los controles ($0.05 < p < 0.025$). En consecuencia, los hábitos alimentarios de ambas especies difieren.

Ya sea que los camarones peneidos consuman directamente el detrito y/o su microbiota asociada, la explotación de la vegetación halofita a nivel de sus productos de descomposición *in situ* en las lagunas costeras, representa un recurso potencial a la agricultura y acuicultura, sobre todo en aquellas zonas costeras sometidas a cambios climáticos extremos.

AGRADECIMIENTOS

Deseamos manifestar nuestro sincero agradecimiento al doctor Virgilio Arenas, por impulsar esta investigación y haber constituido parte original de la misma; así mismo a Salvador Hernández Pulido, quien ofreció el apoyo necesario para el desarrollo del trabajo experimental.

LITERATURA CITADA

- ALLEN, S. E., 1974. Chemical Analysis of Ecological Materials. Blackwell Scientific Publications/Oxford, London, 245-247.
- AYALA-CASTAÑARES, A., M. GUTIÉRREZ y V. M. MALPICA, 1970. I Informe final de los estudios de geología marina en las regiones de Yavaros, Son., Huizache y Caimanero, Sin. y Agiabampo, Sin., durante la primera etapa. Informe final de los trabajos contratados en los planes piloto de Escuinapa y Yavaros, Secretaría de Recursos Hidráulicos. Universidad Nacional Autónoma de México, 3-190.
- CARLBERG, S. R., 1972. New Baltic Manual with methods for sampling and analysis of Physical, Chemical and Biological parameters. International Council for the Exploration of the Sea. Charlottenlund Slot, DK-2920 Charlottenlund, Denmark, 145 p.

- DE LA LANZA, G., 1981. Importancia de la Materia Orgánica en los Sedimentos de la Laguna de Huizache y Caimanero, Sinaloa, México. Tesis de Doctorado. Colegio de Ciencias y Humanidades, Unidad Académica de Ciclos Profesionales y de Postgrado. *Univ. Nat. Autón. de México*, 93 p.
- , 1983. Química de la fase sedimentaria en lagunas costeras. Reunión Alejandro Villalobos. Instituto de Biología, *Univ. Nat. Autón. de México*, en prensa.
- EDWARDS, R. R. C., 1977. Field experiments on growth and mortality of *Penaeus vannamei* in a Mexican Coastal Lagoon Complex. *Estuarine and Coastal Marine Science* 5: 107-121.
- ELLMAN, E. L., 1972. The Biuret Reaction: changes in the ultraviolet absorption spectra and its applications to the determinations of peptide bonds. *Analytical Biochemistry* 3: 40-48.
- FLINT, W. R. and N. N. RABALAIS, 1981. Gulf of Mexico shrimp production: A food web hypothesis. *Fish. Bull.* 79 (4): 734-746.
- FOULDS, J. B. and K. H. MANN, 1978. Cellulose digestion in *Mysis stenolepis* and its ecological implications. *Limnol. Oceanogr.* 23 (4): 760-766.
- GLEASON, D. F. and R. J. ZIMMERMAN, 1984. Herbivory potential of brown shrimp associated with salt marshes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 84: 235-246.
- GOLTERMAN, H. L., 1971. *Methods for chemical analysis of fresh waters*. IBP. Handbook No. 8 International Biological Programme. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 116 p.
- GODSHALK, G. L. and R. G. WETZEL, 1978. Decomposition of aquatic angiosperms I. Dissolved components. *Aquat. Botan.*, 5: 281-300.
- HANSON, J. A. and L. GOODWIN, 1977. *Shrimp and prawn farming in the Western Hemisphere*. Dowden, Hutchinson and Ross, Inc., Stroudsburg, 439 p.
- LEE, P. G., G. G. SMITH and A. L. LAWRENCE, 1984. Digestive proteases of *Penaeus vannamei* Boone: Relationships between enzyme activity, size and diet. *Aquaculture*, 42: 225-239.
- MENZ, A., 1976. Bionomics of penaeid shrimp in a lagoon complex on the Mexican Pacific coast. Doctor in Philosophy Thesis, Department of Marine Biology, University of Liverpool, 145 p.
- PHILLIPS, N. N., 1984. Role of different-microbes and substrates as potential suppliers of specific, essential nutrients to marine detritivores. *Bulletin of Marine Science* 35 (3): 283-297.
- VENKATARAMIAH, A., G. J. LAKSHMI and G. GUNTER, 1975. Effect of protein level and vegetable matter on growth and food conversion efficiency of brown shrimp. *Aquaculture* 6: 115-125.
- ZAR, J. H., 1974. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall Inc., New York, 163-169.