

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
FACULTAD DE CIENCIAS AGROALIMENTARIAS
ESCUELA DE ZOOTECNIA

Determinación de la tasa de alimentación para tilapia del Nilo (*Oreochromis niloticus*, Linnaeus, 1759) en condiciones comerciales corregida por el Coeficiente Térmico de Crecimiento

José Javier Arce Vega

Tesis presentada para optar por el título en el grado académico de Licenciatura en Ingeniería Agronómica con énfasis en Zootecnia

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio

2014

Esta tesis fue aceptada por la Comisión de Trabajos Finales de Graduación de la Escuela de Zootecnia de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar por el grado de Licenciatura en Ingeniería Agronómica con énfasis en Zootecnia.

Ing. Ruth Vargas Cordero, M.A.E.

Directora de tesis

Ing. Jorge Camacho Sandoval, Ph.D.

Miembro del tribunal

Ingo Wehrtmann, Dr.

Miembro del tribunal

Ing. Catalina Salas Durán, Ph.D.

Miembro del tribunal

Ing. Jorge Sánchez González, M.Sc.

Director de Escuela

Ing. Javier Arce Vega

Sustentante

Dedico este trabajo a:

Mis padres: Adela Rosa y José Ángel

Mi hermana: Ana María

DEDICATORIA

Expreso mis sinceros agradecimientos:

A mi mamá, mi papá y mi hermana, por su apoyo incondicional a lo largo de mi vida gracias al cual he logrado realizarme personal y profesionalmente.

A la profesora Ruth Vargas Cordero por su valioso acompañamiento, motivación y sus pertinentes sugerencias durante la carrera y realización de esta investigación.

Al personal de la Empresa Aqua Corporación Internacional, por la oportunidad de desarrollarme profesionalmente y colaborar con los datos necesarios para la ejecución de este proyecto.

A mis compañeros de carrera por su amistad y apoyo.

A todas las personas que de alguna manera me apoyaron para lograr este objetivo.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

DEDICATORIA.....	iii
ÍNDICE DE CONTENIDOS	iv
ÍNDICE DE CUADROS	vi
ÍNDICE DE FIGURAS	vii
RESUMEN	viii
INTRODUCCIÓN	1
OBJETIVOS	5
Objetivo general:.....	5
Objetivos específicos:.....	5
MARCO TEÓRICO.....	7
Crecimiento en peces	7
Metabolismo y eficiencia alimenticia.....	9
Modelos matemáticos.....	12
Ecuación von Bertalanffy.....	14
Tasa Específica de Crecimiento (TEC)	15
Coeficiente Térmico de Crecimiento (CTC).....	16
Tasa de Alimentación	18
MATERIALES Y MÉTODOS	22
Metodología General	22
Caracterización de épocas térmicas	24
Determinación de índices de desempeño (CTC y TEC).....	25
Evaluación de índices de desempeño (CTC y TEC)	26

Determinación de curvas de crecimiento	27
Evaluación de curvas de crecimiento	28
Determinación de tasas de alimentación.....	28
RESULTADOS.....	30
Épocas térmicas	30
Índices de desempeño.....	34
Curvas de crecimiento	36
Tasa de alimentación.....	39
DISCUSIÓN	41
Épocas térmicas	41
Índices de desempeño.....	42
Curvas de crecimiento	44
Tasas de alimentación.....	45
CONCLUSIONES.....	48
LITERATURA CITADA.....	49
GLOSARIO.....	58
ANEXO 1.....	59

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Valores de temperaturas limitantes y de confort para <i>Oreochromis sp.</i>	11
Cuadro 2. Media de valores térmicos presentados para cada mes. Cañas, Guanacaste. 2006 - 2012.	30
Cuadro 3. Temperatura media por época térmica anual obtenida del Canal de Riego Sur. Cañas, Guanacaste. 2006-2012.....	32
Cuadro 4. Peso Inicial (g), peso final (g), temperatura del agua (°C) y tiempo (días) de fases de producción N1, NE y E2 de <i>Oreochromis niloticus</i> producida bajo épocas cálida y fría en Aqua Corporación Internacional.....	33
Cuadro 5. Valores medios de TEC y efectos de las fases en cada uno de las épocas térmicas.....	34
Cuadro 6. Valores medios de CTC y efectos de las fases en cada uno de las épocas térmicas.....	35
Cuadro 7. Ecuaciones de regresión para peso absoluto (g) en función del tiempo según fase, época térmica e índice de desempeño.	36
Cuadro 8. Ecuaciones de regresión para la variable crecimiento (g/d) en función del tiempo de acuerdo a la fase, época térmica e índice de desempeño.	37
Cuadro 9. Pesos de cosecha proyectados de acuerdo a la fase, época térmica e índice de desempeño.....	38
Cuadro 10. Tiempo de cosecha (días) proyectado de acuerdo a la fase, época térmica e índice de desempeño.	39
Cuadro 11. Tasa de alimentación (%PV/d) para cada fase productiva y época térmica determinada a partir de Requerimiento de Energía Digestible (EDReq).	40

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Curvas de crecimiento típicas en animales terrestres (a) y peces (b)..	7
Figura 2. Curva de crecimiento tipo sigmoideo y parámetros asociados en su evaluación. ..	8
Figura 3. Curva de crecimiento de <i>O. niloticus</i> mantenida a 29°C ($\pm 2^\circ\text{C}$) en comparación a dos modelos de crecimiento, TEC y CTC.....	18
Figura 4. Diagrama de la distribución de la energía dietaria en peces de acuerdo a los modelos bioenergéticos típicos para determinación de requerimientos energéticos..	19
Figura 5. Área de estudio y punto de muestreo de datos térmicos del Canal de Riego Sur. Cañas, Guanacaste. 2013.....	22
Figura 6. Foto archivo de estanques de producción, empresa Aqua Corporación Internacional. Cañas, Guanacaste. 2010.	23
Figura 7. Comportamiento térmico anual (temperaturas promedios) del agua del Canal de Riego Sur en base a épocas térmicas. Cañas, Guanacaste. 2006-2012.	31
Figura 8. Curvas de crecimiento de <i>Oreochromis niloticus</i> por fase y época térmica expresadas como peso absoluto (g).	59
Figura 9. Curvas de crecimiento de <i>Oreochromis niloticus</i> por fase y época térmica expresadas como ganancia de peso diario (g/d).....	60

RESUMEN

El objetivo de esta investigación fue desarrollar un modelo matemático para el estudio del crecimiento de *Oreochromis niloticus* bajo condiciones de producción estacionales; que posteriormente sea útil como herramienta matemática para la simulación mecanística y dinámica del sistema.

Se compararon dos modelos lineales de crecimiento generados a partir del Coeficiente Térmico de Crecimiento (CTC) y la Tasa Específica de Crecimiento (TEC) para determinar el comportamiento a través del tiempo para tres fases de producción (Nursery:N1, Desarrollo:NE y Engorde:E2) y dos épocas térmicas distintas (fría y cálida) con datos de producción obtenidos de una explotación comercial en Cañas, Costa Rica.

La evaluación de los modelos de crecimiento generados mostró una alta capacidad de predicción del peso final; empleando el CTC se obtuvieron R^2 superiores a 0,90 para cuatro de las seis combinaciones de fase y época térmica evaluadas mientras que la TEC sólo lo fue en dos de ellas.

Se evaluaron de igual forma los días estimados de cosecha bajo las condiciones de producción donde tanto TEC como CTC mostraron valores superiores a 0,90 de R^2 con excepción de la combinación N1:fría estimada por el CTC.

Se determinaron tasas de alimentación a partir de la estimación de Requerimiento de Energía Digestible integrando datos de fuentes comerciales y reportadas en la literatura. El requerimiento energético fue calculado a partir de la ganancia energética esperada (Energía Retenida, ER), y la estimación de pérdidas energéticas asociadas a metabolismo basal (EMB), incremento calórico alimenticio (ICA) y la excreción branquial y urinaria (EB + EU); todos estimados a partir de compilación de datos de estudios publicados.

El estudio mostró la utilidad del modelaje matemático como herramienta estratégica de análisis para el estudio del crecimiento de *O. niloticus* en condiciones de producción estacionales.

INTRODUCCIÓN

La producción pecuaria en América Latina se enfrenta actualmente al desafío de suplir la demanda local y mundial de alimentos de origen animal, esto en el marco de la presión que ejerce la globalización y sostenibilidad de la seguridad alimentaria. Costa Rica por su parte, cuenta con recursos hídricos y tecnológicos de alto potencial que han permitido establecer explotaciones piscícolas de variable envergadura. Esto ha permitido producir proteína de alta calidad para una población en constante crecimiento, cubriendo las necesidades locales e incursionando en el mercado internacional (FAO, 2004). Además, ha logrado diferenciarse de los sistemas extensivos como la ganadería en un menor impacto ambiental y alto rendimiento por área (FAO, 2009).

La tilapia (*Oreochromis spp.*) constituye un conjunto de especies adaptadas al trópico que gracias a su rusticidad ha facilitado la producción en cultivos intensivos respondiendo a alimentos balanceados con alto nivel proteínico. A nivel mundial, ésta ha venido creciendo a una tasa de 10% anual desde el 2001, haciendo de este uno de los grupos de especies cultivadas de mayor importancia y rápido crecimiento (FAO, 2012).

Esta especie es producida en un gran número de países con climatologías considerablemente distintas lo cual se asocia a variaciones en perfiles térmicos del agua, sistemas de cultivo (estanques, jaulas) e intensificación productiva desde sistemas de subsistencia o extensivos hasta empresas con cultivos super-intensivos (Yi, 1998, 1999.; Chowdhury *et al.*, 2013).

En años recientes, la expansión de áreas de cultivo e intensificación de los sistemas productivos ha incrementado dramáticamente la demanda de alimento balanceado para tilapia a nivel mundial (Tacon y Metian, 2008; Naylor *et al.*, 2009). El alimento balanceado representa una alta inversión, superando el 50% de los costos operacionales (Poot *et al.*, 2009) y las implicaciones que este tiene en el rendimiento y rentabilidad de la producción, hacen imprescindible mejorar su administración procurando un máximo potencial de crecimiento bajo condiciones específicas de cultivo (Naylor *et al.*, 2009; Bureau y Hua, 2010)

Así mismo, la intensificación y el potencial de desarrollo de esta actividad no se desligan de desafíos en materia de sostenibilidad ambiental y calidad del producto; factores altamente influenciados por el manejo del recurso alimenticio y la nutrición (Tacon y Metian, 2008).

A partir de los criterios anteriores es que se busca desarrollar modelos explicativos cada vez más certeros que permitan comprender las variables que influyen en la producción y la predicción de resultados de acuerdo con el escenario que se presente (Dumas *et al.*, 2010).

Uno de los procesos productivos más complejos de determinar y predecir por su naturaleza multifactorial es el crecimiento, el cual se encuentra en función de variables de tipo fisiológico, genético, nutricional, conductual y ambiental. La temperatura ambiental es uno de los factores abióticos más importantes, que actúa en este sentido, como un factor controlador que influencia los requerimientos metabólicos y los procesos relacionados a la transformación del alimento como consumo, digestibilidad y estrés (Bureau y Hua, 2010).

En sistemas de confinamiento, la determinación de ésta y otras condiciones ambientales necesarias es esencial para obtener el mayor rendimiento animal, por lo que consecuentemente se han estudiado sus efectos sobre el crecimiento y desarrollo de peces de diferentes especies (Pitcher y Macdonald, 1973; Reig, 2001; González, 2007; Baroiller *et al.*, 2009; Ramos y Renato, 2009; Azaza *et al.*, 2010; Steinbacher *et al.*, 2011).

Aunque existe un consenso entre investigadores en torno a la influencia de la temperatura en el desarrollo de animales ectotermos como los peces, muchos de los métodos utilizados actualmente para la estimación de tasas diarias de crecimiento (TCD) y de alimentación (TAD) no toman en cuenta esta variable, lo cual las hace vulnerables a errores de estimación bajo condiciones de producción cambiantes (Aguilar, 2010; Dumas *et al.*, 2010).

Sin bien en condiciones tropicales las fluctuaciones térmicas no son tan drásticas como en otras latitudes, aun así se considera que la respuesta del pez a los cambios de temperatura determinará el pronóstico de su crecimiento y ajuste respectivo de la tasa de alimentación (Bureau *et al.*, 2000).

En el caso de los peces tropicales existe información limitada en esta área de estudio en comparación con peces de zonas templadas como los salmónidos, para los cuales se han determinado y validado modelos bioenergéticos que consideran la gradiente térmica dentro de funciones de crecimiento y alimentación no lineales (Iwama y Tautz, 1981; Azebedo *et al.*, 1998; Bureau y Hua, 2010).

Tal es el caso del modelo energético desarrollado por Cho y Bureau (1998) para salmónidos, el cual se basa en el cálculo del Coeficiente Térmico de Crecimiento (CTC) a partir de los registros históricos del sistema productivo. Esto permite en una primera fase, la predicción del peso corporal tomando en cuenta la premisa de que el crecimiento corporal se modifica consecuentemente con la temperatura del agua dado el carácter poiquilotérmico de los peces. En una segunda fase, se estiman las necesidades calóricas de mantenimiento y crecimiento a partir de la sumatoria de grados por día a partir de la temperatura a la que ha estado expuesto el pez para el posterior ajuste de las tasas de alimentación (Aguilar, 2010).

Estudios de este tipo han sido escasos en tilapia (Kaushik, 1998; Bureau *et al.*, 2000) determinando un único CTC para un ámbito amplio de pesos. Sin embargo, de acuerdo a Dumas *et al.* (2010), se considera que el coeficiente cambia a lo largo del ciclo de vida del pez y que una sola expresión no es satisfactoria para describir en forma adecuada la trayectoria del crecimiento para todo el ciclo de vida. En consecuencia, Aguilar (2010) determinó y verificó un modelo bioenergético a partir de valores de CTC para cuatro diferentes fases de crecimiento en tilapia nilótica (*Oreochromis niloticus*) y tilapia roja (*Oreochromis* sp.), comparando, las predicciones realizadas en variables de respuesta como tasa de alimentación y conversión alimenticia donde obtuvo resultados satisfactorios especialmente en fases productivas intermedias. A su vez, Chowdhury *et al.* (2013) determinó los requerimientos de alimento y generación de desechos bajo condiciones comerciales para diferentes pesos de tilapia a partir de un modelo bioenergético.

La consideración de las variables de mayor preponderancia dentro de los modelos matemáticos debe estar en función de las condiciones particulares de cada explotación contemplando además la evaluación de las particularidades climáticas y geográficas de las regiones tropicales. De acuerdo con Hernández (2002) este es un

aspecto importante para definir los efectos ambientales sobre el animal, su alimento y su entorno físico; sobre todo al considerar la presencia de microclimas que marcan diferencias aún dentro de un área relativamente pequeña.

Existe una necesidad creciente en explotaciones acuícolas por contar con herramientas para toma de decisiones previas en torno al diseño de las instalaciones (establecimiento de lotes, momento de máxima biomasa y determinación de número de estanques), planificación de la granja (organización de desdobles, clasificaciones y previsión de ventas), gestiones de alimentación y evaluación del rendimiento a través de indicadores como conversión alimenticia y ganancia de peso en el tiempo Chowdhury *et al.* (2013).

Tomando en cuenta lo mencionado anteriormente, es que se pretende mediante esta investigación generar un modelo matemático que describa el crecimiento para *O. niloticus* bajo condiciones comerciales. Así mismo, se determinará la tasa de alimentación óptima para una explotación comercial de ésta especie, considerando las diferencias térmicas estacionales en la zona del Pacífico Norte de Costa Rica.

OBJETIVOS

Objetivo general:

Definir la tasa óptima de alimentación de la tilapia del Nilo (*Oreochromis niloticus*) considerando variables ambientales térmicas, mediante la determinación del Coeficiente Térmico de Crecimiento, calculado a partir de los registros históricos de una empresa productora de tilapia.

Objetivos específicos:

1. Establecer un perfil anual de temperatura del agua comprendido entre el periodo 2006-2012 para la zona en estudio.

Metas:

1.1 Perfil hidrotermal de la zona donde se ubica la empresa (*épocas térmicas*).

1.2 Perfil de temperatura por fase productiva.

2. Determinación de Coeficiente Térmico de Crecimiento (CTC) y Tasa Específica de Crecimiento (TEC).

Metas:

2.1 Coeficiente Térmico de Crecimiento y Tasa Específica de Crecimiento de acuerdo a las fases productivas y épocas térmicas.

2.2 Soporte estadístico para los coeficientes determinados para los índices de desempeño CTC y TEC.

3. Describir las curvas de crecimiento para *O. niloticus* de acuerdo a la fases productivas y épocas térmicas.

Metas:

3.1 Tasas de crecimiento de acuerdo a los índices de desempeño CTC y TEC.

3.2. Tasas de crecimiento de acuerdo a época térmica y fase productiva.

4. Estimar la Tasa de Alimentación Diaria (TAD) para *O. niloticus* de acuerdo a la fases productivas y épocas térmicas.

Metas:

4.1 Tasa de Alimentación Diaria de acuerdo a la TEC.

4.2 Comparación entre los valores actuales y los calculados de acuerdo a época térmica y fase productiva a partir de los requerimientos energéticos de *O. niloticus*.

MARCO TEÓRICO

Crecimiento en peces

La curva de crecimiento en animales, vista como un patrón de ganancia de peso conseguido a través del tiempo, se identifica por un comportamiento prácticamente sigmoideo caracterizado por un fuerte incremento durante las etapas iniciales y juveniles, y una posterior desaceleración a medida que el animal se acerca a su estado adulto o se presentan eventos reproductivos. Algunas especies de peces, moluscos y anfibios sin embargo, son capaces de continuar creciendo más allá de la madurez sexual o presentan crecimientos indeterminados (Figura 1) cuya regulación se atribuye a factores ambientales o genéticos que afectan la capacidad de sintetizar fibras musculares (Dumas *et al.*, 2010).

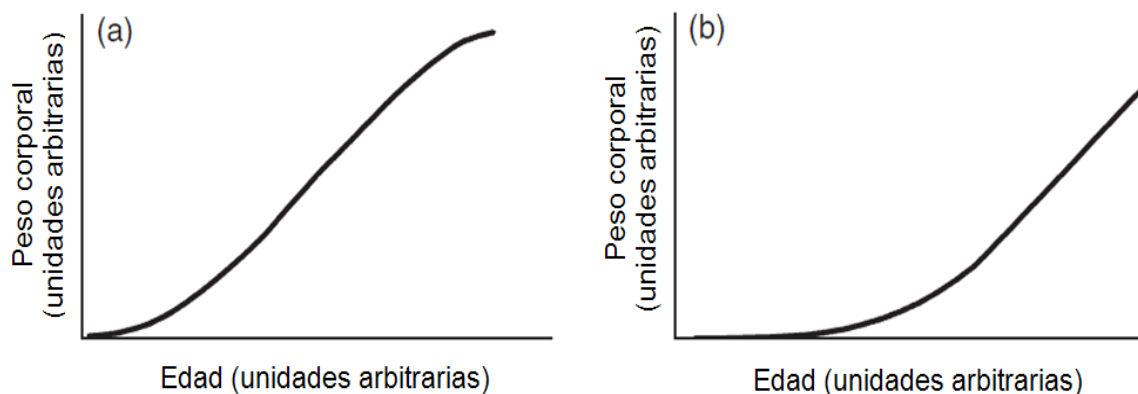


Figura 1. Curvas de crecimiento típicas en animales terrestres (a) y peces (b).

Tomado de Dumas *et al.* (2010).

El comportamiento de la curva (b) puede explicarse gracias a la estrecha relación que existe entre el crecimiento y la concentración de ácidos nucleicos en los peces, de forma que el contenido de ADN es relativamente más estable que el ARN y está más asociado con el número de células o actividad mitótica (Ali *et al.*, 2005).

Es decir, en éstos el crecimiento es debido a la proliferación celular

(hiperplasia), mientras que el ARN está ligado a la síntesis de proteína e incremento en el tamaño de las células (hipertrofia) como sucede en otros grupos como los mamíferos (Bureau *et al.*, 2000).

La plasticidad en el crecimiento de los peces debe ser visto a la luz del análisis de diferencias interespecíficas, variando entre poblaciones y entre individuos. Cuando las condiciones de alimento no son limitantes, los peces podrían seguir creciendo por hiperplasia a lo largo de toda su vida e incluso después de la madurez sexual (Aguilar, 2010). Se ha demostrado incluso, que el crecimiento durante la etapa adulta responde significativamente a variaciones en la temperatura en etapas embrionarias (Steinbacher *et al.*, 2011).

Este tipo de crecimiento de igual forma es descrito por una trayectoria de tipo sigmoidea (Henderson, 2006) a través del tiempo, con lo que se pueden determinar algunos puntos de interés (comercial y de investigación) dentro de la curva generada como se indica en la Figura 2. El punto de inflexión es definido como el punto donde termina la fase de aceleración e inicia la fase de desaceleración del crecimiento y que corresponde al instante donde se logra el mayor incremento de peso por unidad de tiempo; es decir la máxima tasa de crecimiento absoluta (Perni *et al.*, 2005).

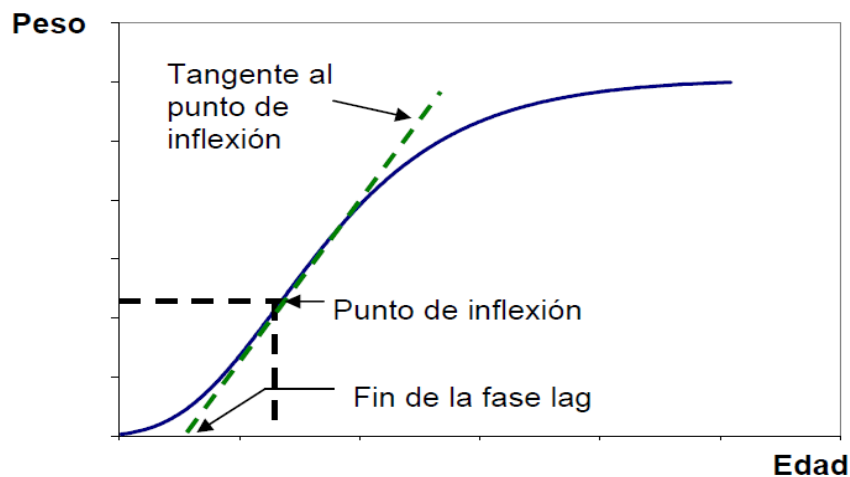


Figura 2. Curva de crecimiento tipo sigmoideo y parámetros asociados en su evaluación. Tomado de Aguilar (2010).

Otro punto de interés dentro de la curva es la finalización de la fase lag o fase de estructuración, el cual es definido como el intercepto con el eje X ($Y=0$) de la tangente que pasa por el punto de inflexión (Perni *et al.*, 2005) y que biológicamente se asocia con la culminación de la fase de adaptación al ambiente. A partir de aquí se considera que el animal está listo para expresar las mayores tasas de crecimiento (Aguilar, 2010).

Metabolismo y eficiencia alimenticia

Los peces están sujetos a niveles de alimentación de máximo aprovechamiento (conversión) a partir de los cuales se da una disminución gradual conforme se acerca al nivel de saciedad (Azebedo *et al.*, 1998). La ración óptima como describe Reig (2001), sea en una o varias tomas, está influenciada primeramente por el peso, ya que los peces pequeños consumen cantidades relativamente más grandes y, por la temperatura ambiental que aumenta la tasa de digestión diaria y por ende la ingesta.

Teóricamente, el detrimento en la eficiencia con raciones altas puede atribuirse a la disminución en la digestibilidad, aumento en la proporción de energía no-fecal perdida por excreciones urinarias y de agallas o al aumento en el consumo de energía utilizada en procesos como incremento calórico, formación de productos metabólicos y actividad voluntaria del animal (Xie *et al.*, 1997).

Estas premisas son de suma importancia a la hora de elaborar las tablas de alimentación artificial cuando es posible hacer una inferencia sobre algún aspecto metabólico asociado a la eficiencia o algún indicador productivo como el Factor de Conversión (FC) (Chowdhury *et al.*, 2013).

No obstante, no se puede relacionar el crecimiento a cualquier factor ambiental sin tener en cuenta el consumo de alimento. Por ejemplo, si la temperatura corporal aumenta, la tasa de respiración lo hace consecuentemente, disminuyendo la afinidad entre la hemoglobina y el oxígeno y haciendo más difícil la transferencia de este elemento en la sangre por lo que el gasto metabólico aumenta (González, 2007). Por ende, un aumento en la temperatura se ve asociado a un aumento en el

metabolismo, lo cual se traducirá en menor rendimiento, pero una aceleración en el crecimiento si el animal cuenta con los recursos nutricionales y de oxigenación.

Una forma de clasificar los factores externos que modifican la tasa metabólica puede ser considerando dos grupos (Reig, 2001): (1) los factores controladores, que actúan simultáneamente compensando sus efectos, por ejemplo la temperatura, el fotoperiodo, la salinidad, etc.; y (2) los factores limitantes, conformados por aquellos que intervienen directamente en las cadenas de procesos metabólicos, por ejemplo los metabolitos, el alimento, el agua y los gases respiratorios.

El oxígeno disuelto, se destaca como uno de los principales factores limitantes en la producción; su monitoreo en el cultivo se hace necesario diariamente y hasta dos o tres veces al día en algunos casos (Cantor, 2007). Su demanda en *O. niloticus* se estima entre 3 y 10 mg/L, dependiendo de factores como la temperatura del agua, edad, número de peces en el estanque, ración alimenticia y hora del día (Domínguez *et al.*, 2004).

Cabe destacar que en sistemas con bajo recambio, la producción primaria del estanque constituida por algas y organismos fotosintéticos puede influir significativamente en la demanda de oxígeno y producción de material orgánico como consecuencia de procesos metabólicos (Boyd, 1996).

La influencia de la temperatura ha sido estudiada mediante parámetros productivos por múltiples autores (Atwood *et al.*, 2003; Tessema *et al.*, 2006; Azaza *et al.*, 2007; Drummond *et al.*, 2009; Ramos y Renato, 2009), a través de la determinación de las temperaturas límite de sobrevivencia de diferentes líneas y las temperaturas óptimas de crecimiento a partir de cuantificación de mortalidad, tasas de consumo, heterogeneidad, etc.

Algunos estudios (Tessema *et al.*, 2006; Baroiller *et al.*, 2009) describen la posible afectación por efecto de variaciones de temperatura durante la etapa de reproducción, influyendo significativamente en el momento de la diferenciación sexual. Lo anterior afecta negativamente el rendimiento por interacción entre individuos de diferente sexo durante los eventos reproductivos o afecta positivamente el rendimiento por efecto del dimorfismo sexual al presentarse una mayor incidencia de machos en temperaturas superiores a los 32°C (Carvalho y Gonçalves, 2008;

Ramos y Renato, 2009). Así mismo se han realizado numerosos estudios relacionados al efecto sobre el crecimiento y sobrevivencia en etapas tempranas de *O. niloticus* al variar las condiciones térmicas en el ambiente (Kaushik, 1998; Baras *et al.*, 2001; Azaza *et al.*, 2007; Drummond *et al.*, 2009; Wessels *et al.*, 2011).

A su vez, la exposición a temperaturas extremas no sólo afecta directamente en sobrevivencia, sino que se ven asociadas a depresión del sistema inmunológico y susceptibilidad a patógenos: Domínguez *et al.* (2004) determinaron cambios significativos de concentración de inmunoglobulinas presentes en sangre en condiciones más frías.

Otros autores reportan que la proliferación del agente fúngico *Saprolegnia* es más común en tilapia *O. niloticus* mantenida a bajas temperaturas (Popma y Lovshin, 1996; Atwood *et al.*, 2003). Este agente fúngico representa un patógeno de gran repercusión económica en la acuicultura ya que afecta la biomasa final obtenida por aumento en mortalidad, la calidad del producto final también se ve afectada especialmente en su aspecto por lesiones sobre la piel y el filete (Zaror *et al.*, 2004).

Se han reportado diversos valores a nivel mundial para temperaturas limitantes y de confort en tilapia (Cuadro 1), considerando rangos óptimos de crecimiento en temperaturas alrededor de los 28°C, los valores reportados para el cese de alimentación son considerados para la determinación posterior de la temperatura mínima efectiva.

Cuadro 1. Valores de temperaturas limitantes y de confort para *Oreochromis sp.*

Óptima	Temperatura (°C)			Especie	Referencia
	Cese de alimentación	Letal mínima	Letal máxima		
	13 - 18	10,6		<i>O. niloticus</i>	Atwood <i>et al.</i> , 2003
27 - 35				<i>O. niloticus</i>	Baras <i>et al.</i> , 2001
20 - 30		12	42	<i>Oreochromis sp.</i>	Cantor, 2007
28 - 32				<i>Oreochromis sp.</i>	Kubitza, 1999
29 - 31	16	11	37	<i>O. niloticus</i>	Popma y Lovsin, 1996

Kapetsky y Nath (1997), concluyeron que *O. niloticus* tiende a mostrar una tasa máxima de consumo alimentario dentro de un rango de temperaturas, antes que a una temperatura única, condicionado a la capacidad que tenga el pez para desplazarse en el medio.

En sistemas acuáticos naturales, la *O. niloticus* se comporta bajo ciertas condiciones como ectotermo regulador, con capacidad de desplazarse dentro de la columna de agua de manera que se ubica en aguas más o menos profundas a medida que la temperatura del agua superficial cambia (Azaza *et al.*, 2007); sin embargo, la posibilidad que tiene el pez para realizar esto en los actuales sistemas de acuicultura es muy limitada. A su vez, se atribuye que las interacciones entre tamaño del pez y la preferencia de temperatura varían de acuerdo a intervalos ontogénicos, atribuido en parte a la relación entre el área superficial de la agalla y el volumen corporal que varía de forma alométrica (Azaza *et al.*, 2010).

En peces de aguas templadas, el crecimiento responde de acuerdo a las estaciones con un comportamiento multifásico o discontinuo (Azebedo *et al.*, 1998). Estos periodos se caracterizan por un rápido crecimiento en las estaciones cálidas y de mantenimiento del peso o escaso crecimiento en estaciones frías. Este comportamiento también se observa en peces tropicales y es generado por la estacionalidad de los ciclos de lluvia y sequía, que afectan tanto la disponibilidad de hábitat y alimento, así como la calidad y la temperatura del agua (Henderson, 2006).

Las variables antes expuestas y otras no determinadas afectan finalmente el establecimiento de la Tasa de Alimentación Diaria (TAD), definida por Cho y Bureau (1998) como la cantidad teórica de alimento mínima otorgada bajo la mayoría de condiciones, adaptada por los productores a las propias condiciones locales como temperatura, mejoramiento genético, etc.

Modelos matemáticos

Como describe Dumas *et al.* (2010), durante el último siglo se han desarrollado modelos matemáticos como métodos más eficientes para la estimación del

crecimiento y requerimientos nutricionales en acuicultura; los cuales son fenómenos complejos y en el caso de los peces, de gran plasticidad biológica.

A continuación se dará una breve descripción de los principales modelos utilizados hoy en día según Casas (2007):

Dependiendo de la capacidad de explicación de un fenómeno puede hablarse de modelos empíricos, cuya capacidad de explicación es baja ya que pretende la descripción de un fenómeno en función de variables independientes, pero sin entrar en los mecanismos de acción de las mismas, en cambio los modelos mecanísticos, incluyen una serie de variables más precisas que permiten inferir mejor sobre las variables dependientes o de salida.

Dependiendo de la naturaleza de las variables de salida del modelo, éste puede ser determinístico cuando el valor de dichas variables es exacto, o sea, no posee un componente aleatorio; en este caso el modelo refleja el comportamiento del promedio de la población animal, por el contrario si en estas variables se incluyen distribuciones de probabilidad, el modelo adquiere un carácter estocástico.

Cuando la variable tiempo se incorpora dentro del modelo se dice que es dinámico, ya que de no incorporarse, la aplicabilidad del modelo se reduce a un instante específico, por lo que el modelo se denomina estático. Los modelos de optimización y determinación de requerimientos de nutrientes fundamentados en relaciones dosis - respuesta son normalmente estáticos, por el contrario los estudios de crecimiento y de deposición de macromoléculas son modelos dinámicos.

La estadística ofrece la posibilidad de establecer el grado de asociación entre variables mediante técnicas de correlación y regresión, con el fin de definir ecuaciones matemáticas que permitan predecir una variable dependiente. Cuando se tiene una relación no lineal entre la variable independiente y la de respuesta, se puede acudir a transformaciones que permitan establecer una asociación lineal entre las variables transformadas o recurrir a técnicas de regresión no lineal que permiten ajustar una ecuación no lineal que las relacionen de manera satisfactoria (Mendes, 1999; Aguilar, 2010).

La herramienta del modelaje matemático se debe utilizar en explotaciones acuícolas según su nivel de complejidad, siendo la aproximación mediante

ecuaciones lineales, las de mayor practicidad pero asociadas a una menor capacidad de explicación del fenómeno (Katsanevakis, 2006).

Alternativas más integrales, como las obtenidas mediante modelos no lineales, cuentan con mayor capacidad de definir el crecimiento, sin embargo su uso en condiciones de producción dependen del manejo de las variables necesarias para definirlos (Dumas *et al.*, 2010).

Aproximaciones más mecanísticas aún, se logran mediante el uso de modelos bioenergéticos y de dinámica de macromoléculas (agua, lípidos, proteína, cenizas) los cuales definen coeficientes o relaciones alométricas (relación peso/tamaño) según sean dispuestas a diferentes edades del animal (Aguilar, 2010). Esto permite cuantificar las tasas de deposición de nutrientes y relaciones metabólicas, de gran interés al formular sistemas de alimentación, diseño de la actividad productiva en general y hasta el impacto ambiental (Dumas *et al.*, 2010; Hua *et al.*, 2010).

Por lo tanto, al identificar las principales variables asociadas al crecimiento se debe buscar bajo condiciones de producción aquellas que aporten un balance entre practicidad y precisión en el modelo; posteriormente, la capacidad de predicción puede ser evaluada utilizando índices de regresión como R^2 .

Ecuación von Bertalanffy

Considerando el uso de modelos no lineales para describir el crecimiento, la ecuación de von Bertalanffy (1957) constituye la más estudiada y aplicada para estudiar el crecimiento y realizar predicciones de peso en peces y otros animales ectotermos (Hernandez y Ratkowsky, 2004; De Graaf y Prein, 2005; Katsanevakis 2006; Dumas *et al.*, 2010).

La ecuación como tal, establece una relación alométrica entre el peso y la longitud denotada como: $P = a * L^b$. Donde P es el peso, a es un factor de condición corporal, L es la longitud y b es un coeficiente alométrico que es cercano a 3, el cual es incorporado a la ecuación y permite relacionar la longitud y el peso corporal a partir de una variable de condición corporal usando la ecuación denotada por Aguilar (2010) como:

$$P_t = P_{\infty}(1 - \exp^{-c(t-t_0)})^3$$

En la cual P_t es el peso corporal en el tiempo t , P_{∞} es el peso asintótico, e es la base de los logaritmos naturales, c es la tasa de maduración, t_0 es el tiempo cuando $P = 0$, el cual es hipotético y predicho por el modelo.

La ecuación parte de la consideración que el crecimiento es la diferencia entre el anabolismo y el catabolismo, concepto que según Lester *et al.* (2004) es considerado como impreciso al no contemplar las diferencias entre las etapas de maduración del organismo y describir un crecimiento discontinuo.

En estos casos, las premisas sugeridas por von Bertalanffy han sido utilizadas por investigadores como Cho y Bureau (1998), para incorporar coeficientes en función de la temperatura y el tiempo que permitan una mejor descripción del crecimiento bajo condiciones específicas de producción.

Tasa Específica de Crecimiento (TEC)

Los orígenes de este indicador de crecimiento se remontan a 1798 desde que el matemático Thomas Malthus desarrollara su modelo correspondiente a la dinámica exponencial demográfica (Malthus, 1978). Desde entonces la ecuación conocida en idioma inglés como *Specific Growth Rate* (SGR) o Tasa Específica de Crecimiento (TEC) ha sido utilizada en estudios relacionados a peces como *Ictalurus balsanus* (Arce y Luna, 2003), *Oncorhynchus mykiss* (Morales, 2004), *Oreochromis niloticus* (Jover *et al.*, 1998), entre otros. El modelo se encuentra determinado de acuerdo con Dumas *et al.*, (2010) por la siguiente ecuación:

$$\text{Tasa Específica de Crecimiento (TEC)} = 100 \times (\ln P_f - \ln P_i) / t$$

Donde \ln es el logaritmo natural, P_f es el peso final (g), P_i es el peso inicial (g), t es el tiempo (días) del ciclo.

La TEC ha sido propuesta con regularidad como un modelo de crecimiento en acuicultura (Willoughby, 1999; Houlihan *et al.*, 2001) a pesar de no considerar el efecto del tamaño corporal o la temperatura en el crecimiento. Además está basado en la asunción incorrecta de que el crecimiento íctico se da de forma continuamente exponencial (Dumas *et al.*, 2010). Por lo que el pronóstico obtenido a partir de la TEC puede verse seriamente afectado tras fluctuaciones en la temperatura ambiental especialmente en periodos cortos de tiempo, a pesar de ello, permanece tras algunas modificaciones, siendo ampliamente recomendado en la literatura de forma práctica (Dumas *et al.*, 2010), siendo su aplicación válida únicamente para el valor de este parámetro donde se desarrolló el análisis.

Coeficiente Térmico de Crecimiento (CTC)

El concepto de unidades térmicas y su relación con la acuicultura fue introducido desde inicios del siglo XX (Belehrádek, 1930) a partir de estudios que permitieran explicar el efecto térmico en la maduración de la ova y el tiempo de eclosión en salmónidos.

Posteriormente, el concepto de unidad térmica fue utilizado por Iwama y Tautz (1981) para estimar crecimiento posterior a la eclosión. Aunque este concepto no fue utilizado explícitamente, consideró las primeras asociaciones entre el anabolismo de los peces y la temperatura del agua durante la fase de crianza.

El concepto de Coeficiente Térmico de Crecimiento CTC como tal, fue introducido por Cho y Bureau (1998), involucrando la acumulación térmica presentada durante un periodo determinado de tiempo. El ajuste a la fórmula desarrollada por el principio de incluir la temperatura efectiva a la que es sometido el animal, define la siguiente ecuación:

$$\text{Coeficiente Térmico de Crecimiento (CTC)} = (P_f^{1/3} - P_i^{1/3}) / \sum^{\circ}C_e$$

Donde: P_f es el peso final, P_i el peso inicial y $\sum^{\circ}C_e$ es la suma de las temperaturas efectivas medias diarias en grados centígrados.

La temperatura efectiva utilizada en la fórmula consiste en la diferencia entre la temperatura mínima en que la especie es capaz de desarrollarse (Atwood *et al.* (2003), para denotar el valor correspondiente a las necesidades calóricas de mantenimiento de *O. niloticus* y la temperatura media diaria, al multiplicar por el tiempo se obtiene la sumatoria de la temperatura efectiva tal que:

$$\sum^{\circ}C_e = \text{Temperatura efectiva}(T) * \text{Tiempo}(t).$$

Aunque fue desarrollado originalmente para salmónidos, el CTC ha sido determinado en varias ocasiones en otras especies y aplicado ampliamente en diversos estudios (p. ej.: Einen *et al.*, 1995; Kaushik, 1998; Willoughby 1999; Aguilar, 2010). Se hace énfasis en que los valores obtenidos de este coeficiente varían dependiendo de factores como la especie, nutrición, genética y crianza, entre otros; por lo que es necesario calcularlo para un sistema específico de producción utilizando el historial propio de la empresa o región.

Los valores obtenidos por los autores reflejan las posibles diferencias a encontrar a partir de las condiciones en que se determine el coeficiente, siendo posible su uso bajo esas mismas condiciones.

Para el caso de la *O. niloticus* son escasos los estudios realizados bajo condiciones de producción que han sido validados contemplando la variabilidad en la temperatura ambiental (Bureau *et al.*, 2000; Aguilar, 2010; Chowdhury *et al.*, 2013).

Verificaciones del modelo realizadas por Bureau *et al.* (2000) contra valores observados, sugieren que el modelo de crecimiento a partir de CTC es eficiente en la determinación de curvas de crecimiento para especies tropicales como la tilapia como se aprecia en la Figura 3.

En torno a la conveniencia en el uso de este modelo, Jobling (2003) realiza una revisión de tres supuestos del CTC: a) La raíz cúbica del peso corporal tiene un crecimiento lineal en función del tiempo, b) El coeficiente alométrico entre el peso y la longitud es 3, y c), la temperatura ejerce un efecto lineal creciente sobre el incremento de la raíz cúbica del peso corporal. Dumas *et al.* (2010), sugieren que la estimación a partir de unidades térmicas puede acarrear errores sistemáticos a medida que la temperatura se aleja del rango óptimo de crecimiento por ejemplo al contemplar valores superiores a los tolerados por la especie.

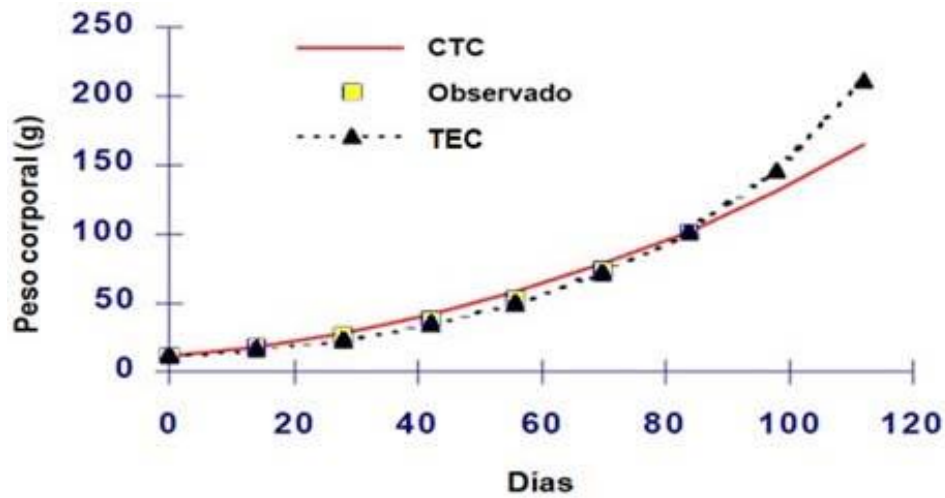


Figura 3. Curva de crecimiento de *O. niloticus* mantenida a 29°C ($\pm 2^\circ\text{C}$) en comparación a dos modelos de crecimiento, TEC y CTC. Adaptado de Bureau *et al.* (2000).

También se considera imprecisa la asunción de que el valor del coeficiente alométrico siempre es 3, ya que como indica Morales (2004), valores menores están asociados a bajas en la condición corporal al aumentar la longitud en tanto valores mayores indicarían una mejoría; aunado a esto, las diferencias alométricas pueden estar presentes especialmente por factores como dimorfismo sexual, línea genética y sistema de cultivo.

La escogencia del modelo de crecimiento más adecuado posee implicaciones importantes (Cantor, 2007), ya que a partir de los principios y las variables involucradas en su cálculo, se realizará la posterior determinación y administración de la tasa de alimentación.

Tasa de Alimentación

De acuerdo a lo enunciado anteriormente es que la estimación de la tasa de alimentación varía en complejidad dependiendo del método utilizado (Cantor, 2007). En su forma más simple, se obtiene al relacionar una variable de ganancia de peso

(TEC) con otra que refleje el aprovechamiento del alimento (FC, digestibilidad de la dieta).

En modelos más mecanísticos, la estimación de la TAD se ha realizado a partir de principios bioenergéticos como los expuestos por Cho y Bureau (1998), los cuales se basan en el uso de la energía de acuerdo al metabolismo de los peces. La forma en la que la energía es utilizada habitualmente para cálculos en función del metabolismo se denota en la Figura 4.

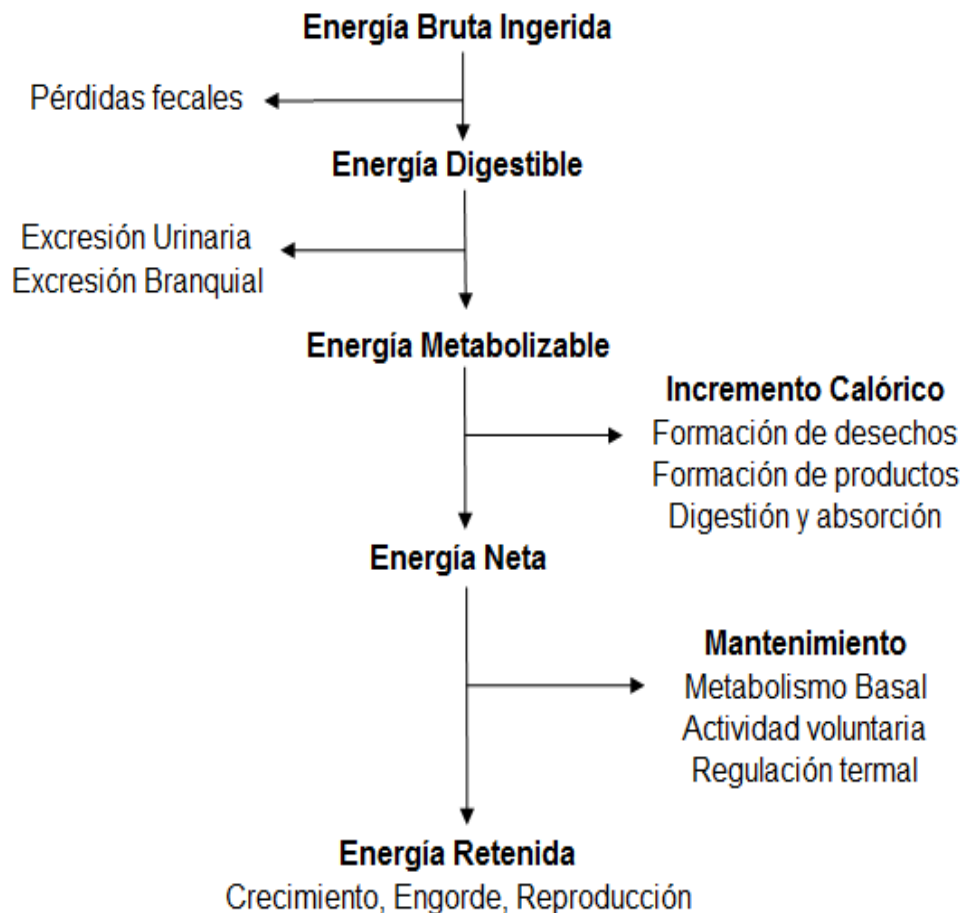


Figura 4. Diagrama de la distribución de la energía dietaria en peces de acuerdo a los modelos bioenergéticos típicos para determinación de requerimientos energéticos. Cada proceso metabólico implica una pérdida energética. Adaptado de Dumas *et al.* (2010).

Bajo las premisas anteriores es que Cho y Bureau (1998) plantean la estimación del Requerimiento de Energía Digestible (EDReq) a partir de la sumatoria de la Energía Retenida (ER) y la energía requerida para funciones fisiológicas básicas, éstas son: Metabolismo Basal (EMB), Incremento Calórico Alimenticio (ICA) y la Excreción Urinaria y Branquial (EU+EB).

$$\text{EDReq} = \text{ER} + \text{EMB} + \text{ICA} + (\text{EU} + \text{EB})$$

El cálculo de cada gasto fisiológico es a su vez estimado a partir de ecuaciones desarrolladas por Cho y Bureau (1998) que contemplan el efecto de la temperatura sobre índices alométricos y deposición de nutrientes. Recientemente, estos índices han sido determinados por Chowdhury *et al.* (2013) a partir de una revisión de más de 40 estudios relacionados a requerimientos energéticos en *O. niloticus*, con lo cual se han planteado ecuaciones simplificadas para cada requerimiento fisiológico como se indican a continuación:

$$\text{Energía Retenida (ER)} = (6,43 * \text{Pf} - 6,43 * \text{Pi})$$

$$\text{Metabolismo Basal (EMB)} = [(-30,33 + 2,37 * \text{°T}) * \text{Pf}^{0.80}]$$

$$\text{Incremento Calórico Alimentario (ICA)} = [0,45 * (\text{ER} + \text{EMB})]$$

$$\text{Excreción Urinaria y Branquial (EU+EB)} = [0,043 * (\text{ER} + \text{EMB} + \text{ICA})]$$

De acuerdo con Chowdhury *et al.* (2013), el proceso final en la optimización de la ración alimenticia consiste en estimar la generación de desechos con el fin de lograr un mejor entendimiento del aprovechamiento del alimento. Previo a la determinación de la TAD, por tanto, se deben tener en cuenta tres factores principalmente:

- (1) La selección de un modelo de mejor ajuste para cada fase productiva.
- (2) Determinar las mejores expresiones matemáticas para estimar la composición corporal a razón de peso, longitud corporal, etc.
- (3) Determinar las expresiones adecuadas que permitan determinar los costos energéticos por concepto de Metabolismo Basal (EMB), Incremento Calórico Alimenticio (ICA), y Excreciones Branquiales y Urinarias (EB + EU).

Los tres componentes en conjunto son utilizados para determinar los requerimientos de energía digestible (EDReq) y calcular la cantidad de alimento en base al rendimiento esperado o calidad nutricional de la dieta y la energía digestible de la dieta (EDD). De acuerdo con Aguilar (2010), la cantidad de energía digestible requerida para producir un kilogramo de biomasa no es un parámetro corrientemente reportado en los estudios de nutrición de peces; sin embargo, puede ser estimada a partir de la densidad calórica de la dieta y la conversión alimenticia.

MATERIALES Y MÉTODOS

Metodología General

El desarrollo de este trabajo se llevó a cabo a partir de los registros de producción de la empresa *Aqua Corporación Internacional S.A.* ubicada en el cantón de Cañas, Guanacaste, Costa Rica; a una altura de 90 msnm, en una zona donde la temperatura diaria del agua oscila entre 20 y 31°C a lo largo del año, se presenta además una precipitación anual de 1636,5 mm. Se utilizó la base de datos de mediciones diarias realizadas en la entrada de agua proveniente del Canal de Riego Sur, principal fuente del recurso hídrico de la empresa y señalado en la Figura 5. Esta base de datos corresponde a seis lecturas diarias de 6:00 a 18:00 entre los años 2006 y 2012 (inclusive) para un total de 2555 días en estudio.



Figura 5. Área de estudio y punto de muestreo de datos térmicos del Canal de Riego Sur (punto amarillo). Cañas, Guanacaste. 2013.

También se utilizó la base de datos con información de cada ciclo productivo (estanque cosechado) proveniente de 198 estanques, comprendido entre los años 2009 y 2012. De esta se extrajo información de clasificación por fase productiva, datos de siembra (fecha, peso) y cosecha (fecha, peso); así como los datos de temperaturas diarias por estanque (seis mediciones diarias de 6:00 a 18:00). A partir de todos los datos anteriores se calcularon las variables necesarias para el análisis por ciclo productivo, a saber: temperatura media diaria (T), días del ciclo, Peso Inicial (Pi), Peso Final (Pf), que permitieron calcular los índices de desempeño, TEC y CTC.

Se realizó una depuración de esta base de datos, tomando en cuenta los ciclos que reportaran temperaturas medias inferiores a 20°C y superiores a 40°C, así como registros que enunciaran valores anómalos o no reportaran variables de interés. Se contabilizaron finalmente 1388 registros de producción (Unidades Observacionales) correspondientes a los ciclos desarrollados en 198 estanques durante el periodo indicado. Los ciclos contemplados en el estudio, fueron desarrollados en estanques de tamaños variables construidos en tierra, ubicados convenientemente de acuerdo al flujo de agua y disposición geográfica. Todos contaron con aireación mecánica distribuida de acuerdo al área del estanque y densidad de siembra (Figura 6).



Figura 6. Foto archivo de estanques de producción, empresa Aqua Corporación Internacional. Cañas, Guanacaste. 2010.

Históricamente la empresa ha definido su producto como peces reversados sexualmente en la fase de alevinaje; a partir de la cual se trabaja secuencialmente con tres fases productivas definidas a continuación:

Nursery (N1): el manejo se da contemplando programas de alimentación con alimentos de 36% de proteína; la ración se suministra mediante alimentadores semiautomáticos, controlados por un operador. Se basa en un peso de ingreso y registrado de 1 g hasta alcanzar los 40 g en aproximadamente 60 días. El peso final real se determina mediante un muestreo poblacional, al momento del traslado a la siguiente fase productiva.

Desarrollo (NE): el manejo se da contemplando programas de alimentación con alimentos de 34% de proteína; la ración se suministra mediante alimentadores semiautomáticos, controlados por un operador. Se basa en un peso de ingreso de 40 g, recibido de la fase N1 hasta alcanzar los 250 g en aproximadamente 60 días.

Engorde 2 (E2): el manejo se da contemplando programas de alimentación con alimentos de 29 y 24% de proteína; la ración se suministra mediante alimentadores semiautomáticos, controlados por un operador. Se basa en un peso de ingreso de 250 g hasta alcanzar el peso de mercado entre los 900 y 1000 g en aproximadamente 120 días.

El alimento utilizado durante el periodo en estudio fue el utilizado por la empresa, cuyas características responden al uso corriente durante el proceso productivo, manufacturados para tilapia, cumpliendo con las recomendaciones nutricionales para esta especie.

Las observaciones recolectadas en esta investigación fueron utilizadas para estimar los coeficientes que serían posteriormente utilizados para generar los modelos lineales de crecimiento. Esto se realizó mediante curvas de regresión que mejor definieran el comportamiento a través del tiempo.

Caracterización de épocas térmicas

Los valores de temperatura del agua fueron clasificados tomando en cuenta los valores medios observados en la fuente de agua (canal de riego) con respecto a

otras fuentes naturales (ríos, lagos) que presenten condiciones y parámetros menos estables y que no son regularmente utilizados en la empresa.

Como estudio preliminar se parte de las evidencias observadas en la temperatura del agua de la explotación, presentando los valores más bajos durante la estación seca y los más altos durante la estación lluviosa. Es por esto que se propone establecer dos *Épocas Térmicas* a partir del valor medio anual de este parámetro, refiriéndose a las mismas como *fría* (debajo de la media) y *cálida* (arriba de la media) para distinguirlas de las denotadas para las estaciones meteorológicas como *seca* y *lluviosa* respectivamente. Concomitante a lo anterior, el término tiene correspondencia con los siguientes requisitos:

La asignación de los meses correspondientes a cada época térmica se realizó bajo dos criterios: (1) determinar los meses cuyas temperaturas se encontraran por encima y debajo de la media total; (2) diferencia térmica entre meses consecutivos para contemplar aumento o disminución en el caso de los meses de transición.

Lo anterior considera tanto la temperatura de la toma de agua, así como las temperaturas correspondientes a cada ciclo productivo, por cuanto si bien guardan relación con las de la toma de agua, se ven afectadas por otra serie de variables de manejo y de la profundidad efectiva del estanque.

La diferencia entre estas épocas se estableció mediante una prueba de t. Los valores se expresaron como medias y error estándar (\pm E.E.) y se establecieron diferencias significativas cuando $P < 0,05$.

Se estimaron los valores medios para las variables por ciclo de cultivo a partir de mediciones de temperatura realizadas a cada estanque en un periodo comprendido entre 2009 y 2012. Se tomó como referencia el mes de siembra de cada ciclo para asignarlo de acuerdo a las *Épocas Térmicas* determinadas con anterioridad.

Determinación de índices de desempeño (CTC y TEC)

Se calcularon los índices de desempeño: CTC (1), TEC (2) y FC (3) utilizando como variables independientes el peso inicial (P_i), peso final (P_f), tiempo de cultivo (t) y

alimento ofrecido (AO) reportados en los informes de producción. La temperatura media por ciclo (T) y la suma de las temperaturas efectivas ($\sum \text{°C}_e$) fueron obtenidas a partir de cada una de las mediciones diarias para cada estanque durante sus ciclos respectivos.

$$\text{TEC} = 100 \times (\ln P_f - \ln P_i) / t \quad (1)$$

$$\text{CTC} = (P_f^{1/3} - P_i^{1/3}) / \sum \text{°C}_e \quad (2)$$

$$\text{FC} = \text{AO} / (P_f - P_i) \quad (3)$$

Para efectos de esta investigación, se utilizó el valor base de 15,5°C desprendido de los valores determinados por Atwood *et al.* (2003), para denotar el valor correspondiente a las necesidades calóricas de mantenimiento de *O. niloticus*. Posteriormente este valor se utilizó para la estimación de crecimiento a partir de la sumatoria de grados día acumulados por el pez dentro de la fórmula del CTC de acuerdo al ajuste realizado por Iwama y Tautz (1981); se considera por tanto: $\sum \text{°C}_e = t * (\text{temperatura media } (T) - 15,5 \text{ °C})$.

Evaluación de índices de desempeño (CTC y TEC)

La diferencia entre las medias para TEC y CTC fue analizada considerando las diferencias entre las fases productivas en cada época térmica. Se evaluó además la influencia de la densidad de siembra expresada como peces/m² como covariable. Para el análisis de los datos se realizó una transformación de la variable de respuesta CTC en su forma logarítmica LN (CTC). Se estableció el supuesto de normalidad mediante la prueba de bondad de ajuste descrita por Kolmogorov (Allen, 1976). El análisis de supuestos de homogeneidad de varianzas fue verificado mediante la prueba de Levene documentada por Martínez y Martínez (1997).

La comparación entre las medias de cada índice productivo se realizó mediante un análisis ANOVA seguido de una prueba de comparación múltiple DMS Tukey utilizando el programa estadístico *Infostat*. Los valores se expresaron como medias y desviación estándar estableciendo diferencias significativas cuando $P < 0,05$.

El modelo de análisis propuesto para la evaluación de la hipótesis y las variables consideradas se expresa a continuación:

$$Y_{ijk} = \mu + F_i + E_j + (E^*F)_{ij} + \beta(X_{ij} - X_{..}) + \lambda_{ijk}$$

Donde:

Y_{ijk} = observación sobre la variable de respuesta (CTC / TEC)

μ = media común

F = efecto de la i -ésima Fase (N1, NE, E2)

E = efecto de la j -ésima Época Térmica (cálida, fría)

$(E^*F)_{ij}$ = interacción entre Época Térmica y Fase

$\beta(X_{ij} - X_{..})$ = Covarianza de la densidad de siembra sobre Y

λ_{ijk} = error estadístico

Determinación de curvas de crecimiento

Se realizó una simulación de las curvas de crecimiento a partir de un ajuste de las ecuaciones para el cálculo de la TEC (1) y el CTC (2); estimando el valor de peso final a lo largo del tiempo observado en cada combinación de fase productiva y época. Se denotan por tanto las ecuaciones (4) y (5) para TEC y CTC respectivamente; asumiendo que se mantuvieron iguales condiciones de alimentación y manejo así como una temperatura constante.

$$P_f = P_i * \exp^{(TEC * t / 100)} \quad (4)$$

$$P_f = [P_i^{1/3} + (CTC * \sum^{\circ} C_e)]^3 \quad (5)$$

Donde nuevamente el peso inicial (P_i), peso final (P_f), tiempo de cultivo (t), temperatura efectiva [$\sum^{\circ}C_e = t * (\text{temperatura media } (T) - 15,5^{\circ}\text{C})$] y exp es la base de los logaritmos naturales.

Los índices de desempeño para cada una de las seis condiciones se utilizaron de igual forma para generar curvas de crecimiento expresadas como: peso absoluto (g) y ganancia de peso (g/d) a través del tiempo. La elaboración de las curvas de crecimiento se realizó mediante el programa Excel.

Evaluación de curvas de crecimiento

Las curvas de crecimiento calculadas a partir de los índices de desempeño CTC y TEC de acuerdo a fase productiva y época térmica fueron evaluadas utilizando un análisis de regresión simple; tomando como variables independientes las descritas de acuerdo a las ecuaciones para estimación de peso final (4) y (5). El análisis se realizó utilizando mínimos cuadrados como método de estimación y verificación de los modelos, el grado de ajuste fue evaluado mediante el coeficiente de determinación R^2 .

Como análisis complementario se reportaron las ecuaciones simplificadas que describen el crecimiento en función de los días; expresado como peso neto (g) y ganancia de peso (g).

Se realizó también una estimación de los pesos de salida y días de cosecha a partir de las ecuaciones para TEC y CTC, estimados bajo igualdad de condiciones a las reales para cada combinación de fase y época térmica, las diferencias de estimación se reportaron en forma de porcentaje.

Determinación de tasas de alimentación

Para el cálculo de la tasa de alimentación actual, se utilizaron los valores obtenidos de Factor de Conversión (FC) observados; multiplicando por la TEC calculada para

cada combinación de fase productiva y época térmica. Se determina por lo tanto a partir de la fórmula $TAD = TEC * FC$.

Posteriormente, se realizó una estimación bioenergética de la dieta a partir del cálculo del Requerimiento de Energía Digestible (EDReq) mediante el algoritmo de Cho y Bureau (1998). El cálculo de EDReq se realizó a partir de la sumatoria de la Energía Retenida (ER), Energía de Metabolismo Basal (EMB), Incremento Calórico Alimenticio (ICA) y la Energía por excreción Urinaria y Branquial (EU+EB) Ec. (8).

$$EDreq = ER + EMB + ICA + (EU + EB) \quad (8)$$

Para el cálculo de cada gasto fisiológico se utilizaron las ecuaciones simplificadas desarrolladas por Chowdhury *et al.* (2013) según se indican a continuación:

$$\text{Energía Retenida (ER)} = (6,43 * Pf - 6,43 * Pi) \quad (9)$$

$$\text{Metabolismo Basal (EMB)} = [(-30,33 + 2,37 * °T) * Pf^{0.80}] \quad (10)$$

$$\text{Incremento Calórico Alimentario (ICA)} = [0,45 * (ER + EMB)] \quad (11)$$

$$\text{Excreción Urinaria y Branquial (EU+EB)} = [0,043 * (ER + EMB + ICA)] \quad (12)$$

La estimación de la cantidad de alimento se realizó al dividir la EDReq entre valores de Energía Digestible contenida en dietas comerciales (EDD). Para los valores de EDD se utilizaron los reportados por Chowdhury *et al.* (2013) según la fase productiva a saber: Nursery (1,6-30 g): 15,4 MJ/kg (3678 kcal); Desarrollo (31-220g): 14,3 MJ/kg (3415 kcal) y Engorde (>220g): 13,9 MJ/kg (3320 kcal).

Se estimó el consumo expresado como %PV logrado según fase, este valor calculado, fue posteriormente corregido en función del FC, de forma que resulta un indicador no sólo cuantitativo, sino una forma de estimar eficiencia metabólica y rendimiento al evaluar en base a TAD definidas para aprovechamiento del alimento.

RESULTADOS

Épocas térmicas

Se determinó una temperatura media total de $26,2 \pm 1,3$ °C y el valor mensual medio del periodo en estudio; los valores correspondientes a cada mes, su oscilación diaria (rango) y cambio con respecto al mes anterior se presentan en el Cuadro 2. A partir del valor medio se asignaron las épocas térmicas tal que la época cálida corresponde a los meses de abril a octubre y la época fría al periodo de noviembre a marzo.

Cuadro 2. Media de valores térmicos presentados para cada mes. Cañas, Guanacaste. 2006 - 2012.

Mes	Temperatura (°C)	Rango (°C)	Diferencia con mes anterior (°C)
Abril	$26,30 \pm 0,60$	1,8	1,3
Mayo	$26,96 \pm 0,53$	1,6	0,7
Junio	$27,20 \pm 0,45$	1,6	0,2
Julio	$26,99 \pm 0,41$	1,7	-0,2
Agosto	$27,03 \pm 0,40$	1,8	0,1
Septiembre	$27,11 \pm 0,66$	1,7	0,1
Octubre	$26,79 \pm 0,87$	1,6	-0,3
Noviembre	$26,11 \pm 0,88$	1,7	-0,7
Diciembre	$25,40 \pm 0,73$	2,0	-0,7
Enero	$24,59 \pm 0,73$	1,8	-0,8
Febrero	$24,51 \pm 0,43$	1,9	-0,1
Marzo	$25,03 \pm 0,57$	2,1	0,5

* Presentación secuencial de los meses según gradiente térmica a través del año.

El cambio térmico más abrupto se presentó entre marzo y abril, siendo además marzo el que presentó mayor variación durante el día; sin embargo su temperatura fue baja como para asignarlo a la época cálida. Se calcularon entonces, las temperaturas medias correspondientes a $26,9 \pm 0,64$ °C para la época cálida y $25,1 \pm 0,9$ °C y para la época fría. La prueba t reflejó diferencias significativas ($p < 0,05$).

Durante el periodo evaluado se determinó un comportamiento periódico caracterizado por temperaturas medias muy estables durante los meses de mayo a octubre, mes a partir del cual la temperatura disminuye gradualmente determinado por una línea de ajuste polinómica de tercer grado, la cual fue la que presentó el mejor índice de correlación ($R^2 = 0,9308$). Para una mejor comprensión del comportamiento y asignación de las épocas térmicas se presenta la Figura 7.

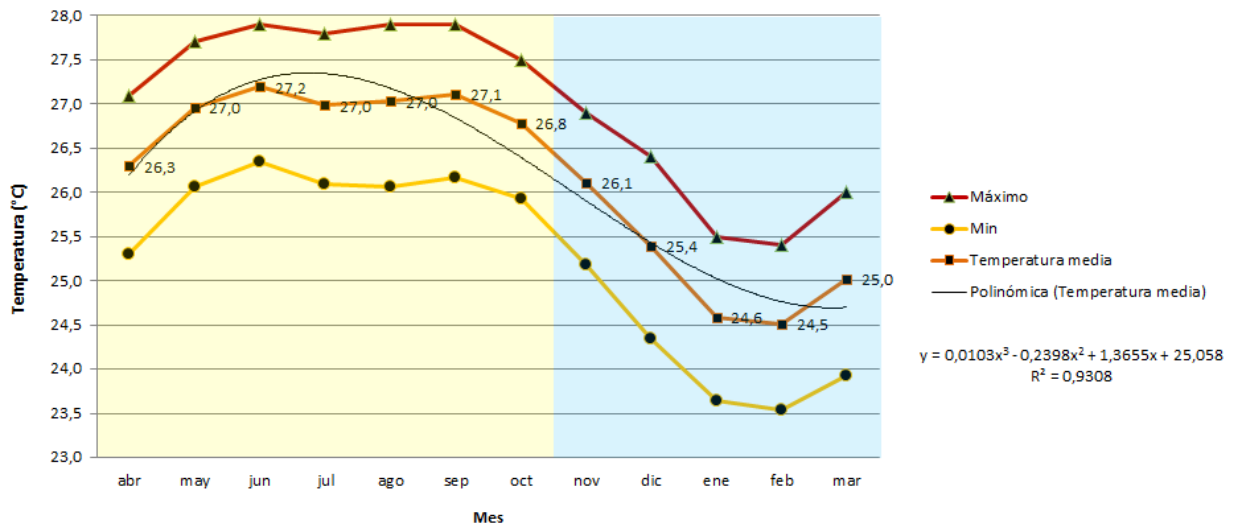


Figura 7. Comportamiento térmico anual (temperaturas promedios) del agua del Canal de Riego Sur en base a épocas térmicas. Cañas, Guanacaste. 2006-2012.

Se evidencia basado en la diferencia entre meses, que existe un comportamiento ascendente de temperatura comprendido de marzo a junio, seguido de ligeras variaciones entre julio y setiembre; un descenso gradual se presenta de octubre a febrero aproximadamente.

El comportamiento de las temperaturas a través de los años (Cuadro 3) se reporta como información complementaria que permita percibir variaciones entre los años producto de fenómenos cíclicos como el ENSO (Amador *et al.*, 2006).

Cuadro 3. Temperatura media por época térmica anual obtenida del Canal de Riego Sur. Cañas, Guanacaste. 2006-2012.

Época térmica	Año						
	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012
Cálida	26,9 ± 0,6	26,9 ± 0,7	26,6 ± 0,5	27,0 ± 0,7	26,9 ± 0,5	26,9 ± 0,8	27,1 ± 0,6
Fría	25,1 ± 0,9	25,1 ± 0,5	24,8 ± 0,7	25,1 ± 1,2	25,7 ± 1	25,2 ± 0,7	25,0 ± 0,8

Se clasificó cada registro de producción a una época térmica de acuerdo a su mes de siembra y se reportaron los valores medios junto a las variables necesarias para el cálculo de las curvas de crecimiento y tasas de alimentación. Los valores se reportan de acuerdo a la combinación de los factores época térmica y fase en el Cuadro 4.

Cada combinación de fase y época térmica evaluada presenta concordancia en el comportamiento estacional de acuerdo al análisis inferido de las temperaturas del canal, sin embargo bajo las condiciones de producción aumenta la temperatura del agua alrededor de 1°C.

Cuadro 4. Peso Inicial (g), peso final (g), temperatura del agua (°C) y tiempo (días) de fases de producción N1, NE y E2 de *Oreochromis niloticus* producida bajo épocas cálida y fría en Aqua Corporación Internacional. Cañas, Guanacaste. 2009 – 2012.

Variable	Época Térmica	Fase	n	Media	D.E.
Peso Inicial (g)	Cálida	N1	121	1,4	0,3
		NE	389	53,6	15,1
		E2	415	311,4	64,7
	Fría	N1	59	1,0	0,2
		NE	100	45,9	12,4
		E2	304	328,9	70,1
Peso Final (g)	Cálida	N1	121	43,5	15,2
		NE	389	319,4	44,5
		E2	415	948,4	85,2
	Fría	N1	59	33,4	18,4
		NE	100	286,4	61,3
		E2	304	1046,0	67,9
Tiempo (días)	Cálida	N1	121	58	11
		NE	389	82	15
		E2	415	127	25
	Fría	N1	59	56	13
		NE	100	78	17
		E2	304	155	32
Temperatura (°C)	Cálida	N1	121	27,4	1,2
		NE	389	27,9	1,2
		E2	415	27,2	1,2
	Fría	N1	59	25,3	2,4
		NE	100	25,8	1,7
		E2	304	26,0	1,6

Índices de desempeño

Se realizó el análisis de varianza de los valores medios determinados para la TEC y sus efectos, los cuales se reportan en el Cuadro 5. Las interacciones entre los factores fase y época térmica fueron altamente significativas ($P < 0,0001$), por lo tanto no se analizaron los efectos individuales de los factores a pesar de que la época térmica no mostró diferencias significativas ($P = 0,7344$).

Cuadro 5. Valores medios de TEC y efectos de las fases en cada uno de las épocas térmicas.

Época Térmica	Fase	Media	D.E.
Cálida	N1	6,02 ^a	0,80
	NE	2,25 ^b	0,33
	E2	0,91 ^c	0,17
Fría	N1	6,00 ^a	0,82
	NE	2,42 ^d	0,39
	E2	0,78 ^e	0,16
(P<F)	Interacción	<0,0001	
	Época Térmica	0,7344	
	Fase	<0,0001	
	Covariable	<0,0001	

¹ Diferentes superíndices al lado de los valores indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre las medias determinadas por la prueba de DMS Tukey en el ANOVA.

El análisis estadístico de la TEC arrojó diferencias significativas ($P < 0,05$) en la prueba de bondad de ajuste Kolmogorov (Allen, 1976), por lo que el supuesto de normalidad se estableció a partir del teorema del límite central, el valor R^2 reportado fue de 0,95.

Se realizó así mismo el análisis de varianza de los valores medios determinados para el CTC y sus efectos, los cuales se reportan en el Cuadro 6. El análisis evidenció interacción altamente significativa ($P < 0,0001$) entre los factores fase y época térmica, por lo tanto no se analizaron los efectos individuales de los

factores y la covariable a pesar de ser altamente significativos. Las diferencias no fueron significativas entre las fases de N1 y NE de la época fría, ni entre las fases de E2, además se considera alta la D.E. para la fase de N1 en la época fría.

Cuadro 6. Valores medios de CTC y efectos de las fases en cada uno de las épocas térmicas.

Época Térmica	Fase	Media ¹	D.E.
Cálida	N1	0,00345 ^a	0,00059
	NE	0,00309 ^b	0,00046
	E2	0,00209 ^c	0,00037
Fría	N1	0,00381 ^d	0,00103
	NE	0,00381 ^d	0,00058
	E2	0,00207 ^c	0,00050
(P<F)	Interacción	<0,0001	
	Época Térmica	<0,0001	
	Fase	<0,0001	
	Covariable	<0,0001	

¹ Diferentes superíndices al lado de los valores indican diferencias significativas (P<0,05) entre las medias determinadas por la prueba de DMS Tukey en el ANOVA.

Se estableció el supuesto de normalidad mediante la prueba de bondad de ajuste (Kolmogorov) descrita por Allen (1976) obteniendo un valor $p=0,1964$ sin presentar diferencias significativas ($P>0,05$). Por lo tanto se acepta la hipótesis de que no existen diferencias entre esta distribución y una distribución normal y que los datos analizados respetan el principio de normalidad necesario para realizar inferencias estadísticas en base a un modelo lineal. El valor R^2 reportado para el modelo general fue de 0,65.

Curvas de crecimiento

Se generaron las curvas de crecimiento en función del tiempo determinadas a partir de TEC y CTC y se reportaron las ecuaciones junto con el índice de determinación en el Cuadro 7. Las ecuaciones de mejor ajuste utilizadas corresponden a regresiones exponenciales en el caso de la TEC y polinómicas de 2° grado para CTC. De acuerdo al R^2 , únicamente la TEC mostró valores aceptables en la fase de N1 en época fría; se considera que la predicción de las otras fases fue igualmente insatisfactoria para ambos índices de desempeño.

Cuadro 7. Ecuaciones de regresión para peso absoluto (g) en función del tiempo según fase, época térmica e índice de desempeño.

Índice de Desempeño	Época Térmica	Fase	Ecuación	R^2
TEC	Cálida	N1	$y = 1,3377e^{0,060x}$	0,70
		NE	$y = 53,577e^{0,0225x}$	0,33
		E2	$y = 311,44e^{0,0091x}$	0,28
	Fría	N1	$y = 1,0282e^{0,06x}$	0,82
		NE	$y = 45,887e^{0,0242x}$	0,49
		E2	$y = 328,89e^{0,0078x}$	0,26
CTC	Cálida	N1	$y = 0,0111x^2 + 0,0093x + 2,0446$	0,70
		NE	$y = 0,0214x^2 + 1,3605x + 55,059$	0,42
		E2	$y = 0,017x^2 + 3,4005x + 313,32$	0,29
	Fría	N1	$y = 0,0102x^2 - 0,0025x + 1,6473$	0,55
		NE	$y = 0,0216x^2 + 1,2219x + 47,457$	0,52
		E2	$y = 0,0118x^2 + 2,9133x + 330,79$	0,24

Los coeficientes de regresión se consideran bajos en ausencia del efecto de otras fuentes de variación como el peso inicial o la temperatura. Las curvas generadas en función del tiempo se presentan en el Anexo 1, donde se aprecia una mayor concavidad en el modelo generado a partir de la TEC en comparación al modelo del CTC que describe un comportamiento más lineal.

Las ecuaciones de regresión que describen el comportamiento del crecimiento visto como ganancia (g/d) en función de la variable tiempo, se indican en el Cuadro 8. Los valores de coeficiente de determinación se consideran de baja capacidad de estimación para las condiciones productivas de la explotación estudiada, destacando únicamente las predicciones para las fases de N1 y E2 en época fría determinadas por la TEC.

Cuadro 8. Ecuaciones de regresión para la variable crecimiento (g/d) en función del tiempo de acuerdo a la fase, época térmica e índice de desempeño.

Índice de Desempeño	Época Térmica	Fase	Ecuación	R ²
TEC	Cálida	N1	$y = 0,078e^{0,0602x}$	0,58
		NE	$y = 1,1914e^{0,0225x}$	0,40
		E2	$y = 2,8208e^{0,0091x}$	0,67
	Fría	N1	$y = 0,0598e^{0,0601x}$	0,76
		NE	$y = 1,0965e^{0,0242x}$	0,26
		E2	$y = 2,5551e^{0,0078x}$	0,85
CTC	Cálida	N1	$y = 0,0002x^2 + 0,0105x + 0,1415$	0,59
		NE	$y = 0,0001x^2 + 0,0304x + 1,5515$	0,47
		E2	$y = 5,22E-05x^2 + 2,73E-02x + 3,56E+00$	0,70
	Fría	N1	$y = 0,0002x^2 + 0,0094x + 0,1172$	0,28
		NE	$y = 0,0002x^2 + 0,03x + 1,4254$	0,11
		E2	$y = 2,93E-05x^2 + 1,89E-02x + 3,05E+00$	0,69

Las curvas generadas para cada descripción del peso absoluto (g) y para la ganancia de peso (g) en función del tiempo para cada combinación fase:época térmica se ubican en el Anexo 1 donde se establece la diferencia entre las ecuaciones descritas por la TEC y CTC. Se evidencia en el caso del modelo generado a partir del CTC, que el comportamiento corresponde a un aumento más estable en el tiempo, mientras que la TEC estima un aumento exponencial cada vez más pronunciado a medida que avanzan los días.

Se realizó la estimación de los pesos finales a partir de los índices de desempeño (Cuadro 9), al contrastar estos valores contra los observados, se consideran las diferencias con magnitudes superiores a 10% como altas y coeficientes de determinación inferiores a 0,85 como imprecisos. De acuerdo al R^2 el CTC mostró resultados satisfactorios a excepción de la fase de E2 en época fría. El modelo de la TEC se consideró preciso en el caso del N1 en ambas épocas y el NE en la época cálida. Sin embargo, las diferencias en la estimación del peso final se consideraron altas en las fases de E2 para ambos índices de desempeño, así como las del NE en época fría estimado por la TEC y del N1 en época fría estimado por el CTC.

Cuadro 9. Pesos de cosecha proyectados de acuerdo a la fase, época térmica e índice de desempeño.

Índice de Desempeño	Época Térmica	Fase	Peso estimado (g)	Diferencia	R^2
TEC	Cálida	N1	44,0	6,1%	0,87
		NE	339,1	8,3%	0,93
		E2	989,2	8,7%	0,84
	Fría	N1	29,7	0,1%	0,90
		NE	302,8	10,6%	0,79
		E2	1101,9	16,8%	0,73
CTC	Cálida	N1	40,6	-2,0%	0,92
		NE	312,1	-0,4%	0,87
		E2	1021,1	12,2%	0,91
	Fría	N1	34,1	15,0%	0,91
		NE	274,7	0,3%	0,90
		E2	1066,6	13,0%	0,63

Los resultados de la simulación realizada para la estimación de día de cosecha se reportaron en el Cuadro 10 como los días necesarios para llegar al peso real de cosecha de cada condición, las diferencias encontradas señalan variaciones

de mayor magnitud en la estimación correspondiente a la fase de engorde con diferencias negativas superiores al 10% del valor real a pesar de poseer altos índices de determinación. Los valores de R^2 fueron satisfactorios en todos los casos a excepción del de la fase de N1 en época fría estimada por CTC.

Cuadro 10. Tiempo de cosecha (días) proyectado de acuerdo a la fase, época térmica e índice de desempeño.

Índice de Desempeño	Época Térmica	Fase	Días a cosecha	Diferencia	R^2
TEC	Cálida	N1	57	-1,7%	0,95
		NE	78	-4,3%	0,97
		E2	118	-7,2%	0,96
	Fría	N1	56	-0,1%	0,94
		NE	74	-5,3%	0,96
		E2	135	-12,8%	0,97
CTC	Cálida	N1	59	1,0%	0,91
		NE	82	0,3%	0,97
		E2	112	-11,5%	0,97
	Fría	N1	52	-6,6%	0,79
		NE	78	-0,2%	0,95
		E2	136	-12,3%	0,91

Tasa de alimentación

Se establecieron las tasas de alimentación diaria a partir de la determinación del Requerimiento de Energía Digestible (EDReq) versus el ciclo de producción esperado por fase, los valores obtenidos se muestran considerablemente inferiores con respecto a las observadas (Cuadro 11). Sin embargo, al realizar el ajuste corrigiendo mediante el Factor de Conversión, los valores requeridos se aproximan satisfactoriamente a los observados.

Cuadro 11. Tasa de alimentación (%PV/d) para cada fase productiva y época térmica determinada a partir de Requerimiento de Energía Digestible (EDReq).

Época Térmica	Fase	TAD (%PV/d)			
		EDReq	EDReq*FC	Real	Diferencia
Cálida	N1	5,4%	6,9%	7,6%	-0,8%
	NE	2,5%	3,5%	3,2%	0,3%
	E2	1,2%	2,5%	1,9%	0,6%
Fría	N1	5,5%	10,4%	11,3%	-1,0%
	NE	2,3%	3,2%	3,4%	-0,2%
	E2	0,8%	1,8%	1,7%	0,1%

Las mayores diferencias entre las TAD calculadas y las observadas se encontraron en las fases de N1, calculando valores por debajo del valor real evaluados a un mismo Factor de Conversión.

DISCUSIÓN

Épocas térmicas

La asignación de las épocas térmicas se encuentra en concordancia con las denotadas por el Instituto Meteorológico Nacional (2008). Se destaca que de acuerdo al presente estudio, la estación seca corresponde a temperaturas menores e inestables del agua; la estación lluviosa a temperaturas de agua superiores y relativamente estables. El mes de abril constituye un mes de transición, presentando un valor térmico cercano a la media pero de aumento pronunciado, por lo que se considera dentro de los meses cálidos y marca el inicio de esta época (Solano, 1996). El mes de noviembre se considera de igual forma como mes de transición al presentar una disminución marcada por lo que indica el inicio de la época fría.

De acuerdo con Solano y Villalobos (2001) la región del Pacífico Norte de Costa Rica cuenta con dos estaciones de precipitación definidas como seca entre los meses de diciembre a marzo y lluviosa entre los meses de mayo a octubre. Abril y noviembre son designados como meses de transición en los cuales las condiciones ambientales oscilan en rangos amplios y poco definidos (IMN, 2008).

El efecto sobre la variación en la temperatura del agua se ve justificado por la influencia que ejerce el viento en la subregión central del Pacífico Norte, correspondiente a la zona de Cañas y Tilarán, el cual aumenta en velocidad gradualmente conforme empieza la estación seca y disminuyendo abruptamente entre marzo y abril (Solano, 1996). De acuerdo con Amador *et al.* (2006), los espacios que caracterizan los sistemas montañosos de Centroamérica, permiten que corrientes fuertes de aire circulen a través del continente, afectando drásticamente la temperatura de la superficie oceánica, y la dinámica climática del Pacífico Oriental. La influencia del viento contribuye significativamente al enfriamiento del agua y favorece la incorporación de oxígeno al generar movimiento en la superficie rompiendo la tensión superficial del agua. Además, la capacidad de disolución de este elemento aumenta a medida que la temperatura disminuye. De acuerdo con

Solano y Villalobos (2001), es importante considerar que los fenómenos conocidos como El Niño y La Niña, tienen alto efecto en la zona; en el caso del primero puede llegar a disminuir las lluvias hasta en un 26% y aumentar la temperatura ambiente en 1°C; el segundo está más asociado a un aumento en las lluvias (IMN, 2008).

Se contempló la influencia de los fenómenos periódicos del ENOS (El Niño y la Niña) sobre la temperatura del agua entre los años estudiados (IMN, 2008), sin embargo no se encontró relación con los periodos en que estos se presentaron.

Índices de desempeño

En base a los resultados de la TEC, la diferencia no significativa obtenida entre el N1 de la época cálida y el NE de la época fría no se determinó que guardara relación con alguna variable controlable, razón por la cual fueron contempladas individualmente. En el caso del CTC, se presentaron dos casos de diferencias no significativas: (1) entre las fases de N1 y NE de la época fría y (2) en el caso de los de E2 de ambas épocas.

El primer caso es atribuido al traslape entre los pesos finales y los iniciales de la siguiente fase, como consecuencia se presentan altas desviaciones (DE) en la fase de N1 en la época fría.

El segundo caso se supone es producto de la duración de los ciclos de E2 y su mayor capacidad de adaptación como adultos al medio, además, se desarrollan simultáneamente entre épocas térmicas, es decir, en muchos casos inician en una época y finalizan en otra, lo que hace difícil su clasificación individual. Se trataron por separado para efectos de caracterización y estudio ya que sus variables de partida son diferentes, sin embargo eventualmente se podrían considerar sin clasificación por época. Otra consideración supone un comportamiento de crecimiento más lineal posterior a la maduración del pez y variación en los índices alométricos de acuerdo al tipo de crecimiento (hiperplasia/hipertrofia) predominante (Ali *et al.*, 2005).

El CTC ha sido estudiado por varios años como variable que permite predecir el crecimiento generado por la tilapia bajo condiciones específicas de producción.

Por ejemplo, Kaushik (1998) determinó apoyado en literatura y datos experimentales, valores de CTC para tilapia nilótica comprendido entre 0,00101 y 0,00141 (promedio: 0,00128) a temperaturas entre 20 y 17°C. Por su parte Aguilar (2010) calculó el coeficiente para cuatro fases de crecimiento y dos tipos diferentes de alimentación para esta especie en condiciones de laboratorio obteniendo valores de 0,00206 en alevinaje, 0,00171 en crecimiento 1; 0,00103 en crecimiento 2 y 0,00043 en finalización. Los valores obtenidos por Kaushik (1998) y Aguilar (2010) difieren de los del presente principalmente por haber sido desarrollados en temperaturas constantes de 20 °C y 28 °C respectivamente, y además bajo condiciones de laboratorio. Aunado a esto, la corrección por temperatura efectiva (Iwama y Tautz, 1981) aplicada en el presente estudio genera valores elevados de CTC por lo que su comparación es compleja.

Los valores obtenidos por Chowdhury *et al.* (2013) se clasificaron de acuerdo a la fase productiva *O. niloticus* reportando CTC tal que: <30 g = 0,00140; 30-220 g = 0,00160; >220g = 0,00090. Además se reportaron los valores de TEC para los mismo pesos como se indica a continuación: <30 g = 5,45; 30 – 220 g = 3,01; >220 g = 0,96.

El análisis realizado por Chowdhury *et al.* (2013), permite realizar la comparación con respecto a la TEC, donde los valores obtenidos fueron levemente mayores en su mayoría a los obtenidos en el presente estudio y los valores de CTC, se mostraron más bajos. Las diferencias se atribuyen principalmente, entre las muchas variables existentes, a una diferencia térmica en las condiciones de cultivo entre 1 y 2 °C, lo cual es consecuente con el comportamiento de los índices de desempeño.

Se destaca que el cálculo de los valores de CTC para diferentes condiciones de producción no arrojarán necesariamente valores similares, por lo que la importancia en el uso de este indicador está en definir los parámetros más importantes a caracterizar de acuerdo a los recursos disponibles y tipo de explotación, así como el procedimiento requerido para su cálculo e interpretación.

Curvas de crecimiento

Se evidencia que existe una diferencia apreciable en las curvas determinadas a partir de los índices de desempeño. La capacidad predictiva de los modelos para peso final y días a cosecha se realizó en función del índice de determinación y de la diferencia porcentual obtenida de las simulaciones en relación a los valores observados.

En la totalidad de los datos, la capacidad de descripción del proceso de crecimiento por parte de la TEC se muestra superior contra la del CTC, con valores de R^2 de 0,95 y 0,64 respectivamente. Sin embargo, la inclusión de nuevas variables independientes en la regresión supone un aumento en la capacidad de predicción, así como en el número de parámetros a estimar para el modelo (Joblin, 2003). La clasificación por fase se ha visto respaldada por autores como Aguilar (2010) y Chowdhury *et al.* (2013) debido principalmente a las diferencias de manejo bajo condiciones comerciales. La clasificación por épocas térmicas (estacional) responde a estudios como el de Pitcher y Macdonald (1973) y a un criterio práctico considerando las diferencias existentes relacionadas al rendimiento y comportamiento alimenticio.

En la predicción de peso final, la TEC mostró una capacidad de predicción muy buena para la combinación N1:fría, la cual corresponde a la de peor predicción para el CTC. Ambos índices sobreestiman el peso final en las condiciones del engorde lo cual puede ser explicado de acuerdo con Dumas *et al.* (2010) debido a que ambas curvas de crecimiento (CTC y TEC) son altamente sigmoideas, lo que provoca que el proceso no se defina adecuadamente para fases de crecimiento que ya han superado el proceso de adaptación como en este caso las fases de E2.

Esta condición en el caso de la TEC tiene otra implicación, ya que la repartición del alimento calculada en base a este índice a través del tiempo es muy desigual y una vez llegado a su peso de predicción, eleva las raciones de forma exponencial (Katsanevakis, 2006).

El uso del CTC por otro lado, contempla la temperatura como un factor adicional de variación y define una trayectoria de tipo cuadrática, por lo que la

predicción del peso final también y eventual distribución de la ración se ve afectada en las fases superiores pero en menor magnitud que la TEC.

Por otro lado, la baja capacidad de predicción en las fases de engorde puede atribuirse a la duración de los ciclos, los cuales se extienden por alrededor de cuatro meses y la posibilidad de que estos se desarrollen en ambas épocas térmicas es alta.

Ambas consideraciones tienen implicaciones importantes a razón de proyección de inventario y consideración de los costos operacionales (Naylor *et al.*, 2009) como se evidencia al hacer el análisis de los días a cosecha. En este caso los valores obtenidos en las simulaciones realizadas para TEC y CTC implican tiempos de salida menores en la mayoría de los casos, con especial consideración en el caso del E2 donde la diferencia negativa implica un ahorro de días que lleva implícitos factores económicos operacionales no calculados en este estudio.

Tasas de alimentación

Los análisis bioenergéticos parten del hecho de que los animales poseen un requerimiento constante de energía independientemente del consumo de alimento Cho y Bureau (1998). Este requerimiento energético se divide en dos grandes porciones, aquella necesaria para mantenimiento de la vida, las funciones corporales sin cambios físicos involucrados (EMB) y aquella destinada a otras funciones corporales específicas como reproducción y crecimiento (ER) (Kaushik, 1998).

La información utilizada para estimar la demanda de la Energía del Metabolismo Basal en este estudio, parte del análisis realizado por Chowdhury *et al.* (2013) en base a revisión de literatura de tres especies de tilapia: *Oreochromis niloticus*, *O. mossambicus*, y *Tilapia rendalii*. Comparativamente, los valores obtenidos en el presente estudio reflejan una alta similitud para TAD (%PV/d) sin ajustar mediante el FC se consideran de una gran similitud a los obtenidos por Chowdhury *et al.* (2013) donde en promedio por fase productiva obtuvo los siguientes valores: Nursery: 6,0%; Desarrollo: 2,55%; Engorde: 1,2%. La gran similitud con los

datos anteriores y los obtenidos en el presente estudio (N1: 5,4%; NE: 2,5% y E2: 1,2%) se da especialmente en el caso de la época térmica cálida, ya que la temperatura es equivalente a la del estudio.

Por su parte Aguilar (2010) obtuvo valores de 4,2% para Alevinaje (0,8 - 40g); 2,43% para Crecimiento 1 (40 - 118 g); 1,21% para Crecimiento 2 (118 - 445g) y 0,81% para Finalización (445 - 606 g). Los valores para Alevinaje se consideran bajos con respecto a los obtenidos en el presente estudio, las TAD para las fases superiores guardan concordancia considerando que el estudio se desarrolló bajo temperatura constante a 28 °C.

La validación de la estimación realizada a partir de EDREq fue satisfactoria, obteniendo valores de gran similitud con los observados posterior al ajuste utilizando el FC observado por fase y época térmica. No se encontró literatura que permitiera comparar los datos ajustados planteados en análisis o similares. El algoritmo permite sin embargo, una vez validado el modelo, el ajuste de TAD a partir de otros valores de FC a conveniencia del analista.

Adicionalmente a este análisis, resulta conveniente realizar estudios sobre la calidad nutricional o aporte calórico de la ración suministrada, así como la determinación de digestibilidad de las dietas. Esto con el fin de establecer, a un valor esperado de FC (aparente o real), cuál sería la tasa de alimentación a suministrar y la densidad nutricional que esta debería contener. Una vez determinada la TAD, se debe determinar la forma de administración a través del tiempo en base a la selección de un modelo apropiado que mejor describa la evolución del peso a través del tiempo (Aguilar, 2010).

Se considera en el presente estudio, que el modelo de CTC es el más apropiado a utilizar en la mayoría de fases y épocas evaluadas por presentar mejores índices de determinación y su capacidad de explicación considerando variables térmicas.

La posibilidad de evaluar otros modelos de mejor ajuste como los no lineales en condiciones de producción, requieren generalmente de la cuantificación de otras variables que permitan hacer inferencias asociadas al crecimiento como las asociadas a índices alométricos (Lester *et al.*, 2004).

Posterior a la definición del modelo a utilizar y a la estimación de los requerimientos nutricionales se establecerán las estrategias de alimentación, considerando que la tilapia por ejemplo, responde positivamente a incrementos en número de ofertas de alimento dado el pequeño tamaño del estómago y su comportamiento alimenticio de consumo frecuente (Lovell, 1998).

Otra consideración que puede afectar el rendimiento de los peces en el ciclo de Engorde dependerá de qué época térmica provengan su orígenes se haya iniciado su desarrollo (Azaza *et al.*, 2010); ya que al explotar su potencial de crecimiento en las primeras etapas de vida, deberían llegar en menor tiempo al peso de la siguiente fase.

Con las consideraciones anteriores es posible potencializar el rendimiento visto como FC en dos sentidos: (1) disminuyendo los días de cosecha o (2) bajando la tasa de alimentación; esto en función de consideraciones económicas y de mercado a lo largo del año. En todo caso, una estimación precisa de la digestibilidad de nutrientes para crecimiento y mantenimiento es fundamental para mejorar la precisión de los modelos bioenergéticos.

Limitaciones de los análisis

La mayor limitante de este análisis radicó en la escasa información basada en principios bioenergéticos para tilapia en Costa Rica. Son necesarios más estudios relacionados a deposición de nutrientes o incremento calórico a partir de las dietas comerciales utilizadas y principalmente un mayor control de variables de producción como relaciones alométricas (longitud/peso) para evaluar el uso de modelos no lineales.

El estudio realizado no tomó en cuenta valores de sobrevivencia ya que su estimación bajo condiciones de producción se encuentra supeditada a otra serie de factores no controlados como depredación, morbilidad, manejo postsiembra, entre otros; los cuales afectan la estimación de la TAD por su relación directa con el FC.

CONCLUSIONES

La aproximación conceptual y metodológica al modelo bioenergético de CTC permitió explicar satisfactoriamente el proceso de crecimiento en *O. niloticus* bajo las condiciones evaluadas de producción. Igualmente estimar los requerimientos energéticos y establecer tasas de alimentación para seis diferentes escenarios de producción considerando fases productivas y épocas térmicas.

La TEC es el mejor estimador del proceso en su totalidad pero pierde capacidad de predicción al incorporar la variable térmica y separación por fases, donde es superado por el CTC en descripción y dinamismo de acuerdo a las épocas térmicas y fases estudiadas.

Para una siguiente etapa de este estudio, se debe realizar la validación de los modelos propuestos así como la tasa de alimentación, donde se comparen valores observados a través del tiempo contra los estimados por el modelo en condiciones determinadas.

Se evidenció la necesidad de incrementar los estudios en torno al metabolismo energético, del uso de nutrientes y de los factores exógenos que modifican el rendimiento de la tilapia en Costa Rica. En consecuencia, se debe mejorar la especificidad en la información aportada por las dietas en base a la digestibilidad de sus componentes y su aporte energético que permita realizar mejores estimaciones en torno a modelos bioenergéticos más dinámicos, tal que la determinación del CTC en las varias regiones en las que se produce tilapia estén acordes a tasas de alimentación más precisas.

En términos generales se logró desarrollar con relativa exactitud un modelo bioenergético a partir del peso corporal y comportamiento del crecimiento del peso en base a índices alométricos. Se evidenció la necesidad de mejorar dicha exactitud a través de un conocimiento más profundo del metabolismo de esta especie.

La metodología a seguir sin embargo, es aplicable y como se evidencia en el estudio, de gran implicación económica al traducir los ajustes en términos de cantidad de alimento y costos operacionales.

LITERATURA CITADA

- AGUILAR, F. 2010. Modelos matemáticos no lineales como herramienta para evaluar el crecimiento de tilapia roja (*Oreochromis* spp.) y tilapia nilótica (*Oreochromis niloticus* var. Chitralada) alimentadas con dietas peletizadas o extruidas. Tesis de Magíster en Producción Animal, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. 135 pp.
- ALI, M.; SALAM, A.; RAZAQ, S.; ANSARI, T. 2005. Dynamics of body composition, RNA:DNA ratio and elemental concentration of rohu *Labeo rohita* (ham.) in relation to stress induced by fasting. *Asian Fisheries Science* 18: 15-23.
- ALLEN, M. 1976. Kolmogorov-Smirnov Test for Discrete Distributions. Tesis de Magíster en Investigación de Operaciones. Naval Postgraduate School. California, Estados Unidos. 135 pp.
- AMADOR, J.; ALFARO, E.; LIZANO, O.; MAGAÑA, V. 2006. Atmospheric forcing of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography* 69:101-42.
- ARCE, E.; LUNA, J. 2003. Efecto de dietas con diferente contenido proteico en las tasas de crecimiento de crías del Bagre del Balsas *Ictalurus balsanus* (Pisces: Ictaluridae) en condiciones de cautiverio. *Revista AquaTIC* 18: 39-47.
- ATWOOD, H.; TOMASSO, J.; WEBB, K.; GATLING, D. 2003. Low-temperature tolerance of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*: effects of environmental and dietary factors. *Aquaculture Research* 34: 241-251

- AZAZA, M.; DHRAIEF, M.; KRAIEM, M. 2007. Effects of water temperature on growth and sex ratio of juvenile Nile tilapia *Oreochromis niloticus* (Linnaeus) reared in geothermal waters in southern Tunisia. *Journal of Thermal Biology* 33(2): 98-105.
- AZAZA, M.; LEGENDRE, M.; KRAIEM, M.; BARAS, E. 2010. Size-dependent effects of daily thermal fluctuations on the growth and size heterogeneity of Nile tilapia *Oreochromis niloticus*. *Journal of Fish Biology* 76: 669-683
- AZEBEDO, P.; YOUNG, C.; LEESON, S.; BUREAU, D. 1998. Effects of feeding level and water temperature on growth, nutrient and energy utilization and waste outputs of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquatic Living Resources* 11(4): 227-238
- BARAS, E.; JACOBS, B.; MELARD, C. 2001. Effect of water temperature on survival, growth and phenotypic sex of mixed XX–XY progenies of Nile tilapia *Oreochromis niloticus*. *Aquaculture* 192: 187-199. Consultado el 14 abril 2012. Disponible en:
<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S004484860000452X>
- BAROILLER, J.; D'COTTA, H.; BEZAULT, E.; WESSELS, S.; HOERSTGEN, G. 2009. Tilapia sex determination: Where temperature and genetics meet. *Comparative Biochemistry and Physiology* 153(1): 30-38.
- BELEHRÁDEK, J. 1930. Temperature coefficients in biology. *Biological Reviews* 5: 30-58.
- BOYD, C. 1996. Manejo de suelo y de la calidad de agua en la acuicultura de piscinas. Asociación Americana de la Soya. Alabama. 62 pp.

- BUREAU, D.; AZEVEDO, P.; TAPIA, M.; CUZON, G. 2000. Pattern and cost of growth and nutrient deposition in fish and shrimp: Potential implications and applications. *Avances en Nutrición Acuícola V. Memorias del V Simposium Internacional de Nutrición Acuícola*, Yucatán, Mexico. 19-22.
- BUREAU, D.; HUA, K.; 2010. Towards effective nutritional management of waste outputs in aquaculture, with particular reference to salmonid aquaculture operations. *Aquaculture Research* 41: 777–792.
- CANTOR, F. 2007. Manual de producción de tilapia. Secretaría de Desarrollo Rural del Estado de Puebla. Puebla, México. 97 pp.
- CARVALHO, T.; GONÇALVES, E. 2008. Sex group composition, social interaction and metabolism in the fish Nile tilapia. *Brazilian Journal of Biology* 68(4): 807-812.
- CASAS, G. 2007. Caracterización del crecimiento y la composición corporal de cerdos en condiciones comerciales en el trópico alto colombiano. Tesis de Maestría en Salud y Producción Animal, Universidad Nacional de Colombia.
- CHO, C.; BUREAU, D. 1998. Development of bioenergetics models and the Fish-PrFEQ software to estimate production, feeding ration and waste output in aquaculture. *Aquatic Living Resource* 11(4): 199-210.
- CHOWDHURY, K.; SIDDIQUI, S.; HUA, K.; BUREAU, D. 2013. Bioenergetics-based factorial model to determine feed requirement and waste output of tilapia produced under commercial conditions. *Aquaculture* 410-411: 138-147.

- DE GRAAF, G.; PREIN, M. 2005. Fitting growth with the von Bertalanfy growth function: a comparison of three approaches of multivariate analysis of fish growth in aquaculture experiments. *Aquaculture Research* 36: 100-109.
- DOMÍNGUEZ, M.; TSUCHIYA, M.; TAKEMURA, A.; NAKAMURA, S. 2004. Impact of different environmental factors on the circulating immunoglobulin levels in the Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*. *Aquaculture* 241: 491-500.
- DRUMMOND, C.; SOLIS, L.; VICENTINI, B. 2009. Growth and survival of tilapia *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) submitted to different temperatures during the process of sex reversal. *Ciência e Agrotecnologia* 33(3): 895-902.
- DUMAS, A.; FRANCE, J.; BUREAU, D. 2010. Modelling growth and body composition in fish nutrition: where have we been and where are we going? *Aquaculture Research* 41(2): 161-181.
- EINEN, O.; HOLMEFJORD, I.; ASGARD, T.; TALBOT, C. 1995. Auditing nutrient discharges from fish farms: theoretical and practical considerations. *Aquaculture Research* 26: 701-713.
- FAO. 2004. Tendencias y desafíos de la agricultura, los montes y la pesca en América Latina y el Caribe. Oficina Regional de la FAO para América Latina y el Caribe, Santiago de Chile. pp 30–55.
- FAO. 2009. El estado mundial de la pesca y la acuicultura 2008. Roma, FAO Editores.176 pp.
- FAO. 2012. Estado Mundial de la Pesca y la Acuicultura 2012. Roma, Italia.

- GONZÁLEZ, G. 2007. Efectos de la temperatura sobre la alimentación y la respiración de los gupis *Poecilia reticulata* (Pisces: Poeciliidae). *Anales Universitarios de Etología* 1: 27-31.
- HENDERSON, P. 2006. The Growth of tropical fishes. In: *The Physiology of Tropical Fishes*. Academic Press. 634p.
- HERNÁNDEZ, M. 2002. Desarrollo de un modelo conceptual para la simulación dinámica, mecanística del consumo de bovinos pastoreando en el trópico. Tesis de magíster en Producción Animal Tropical. Yucatán, México. 294 pp.
- HERNANDEZ, A.; RATKOWSKY, D. 2004. Growth of fishes, crustaceans and molluscs: estimation of the von Bertalanfy, Logistic, Gompertz and Richards curves and a new growth model. *Marine Ecology Progress Series* 282: 237-244.
- HOULIHAN, D.; BOUJARD, T.; JOBLING, M. 2001. *Food Intake in fish*. Blackwell Science. Oxford, UK.
- HUA, K.; BIRKETT, S.; DE LANGE C.; BUREAU, D. 2010. Adaptation of a no ruminant nutrient-based growth model to rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum). *Journal of Agricultural Science* 148: 17-29.
- IMN (Instituto Meteorológico Nacional). 2008. El clima, su variabilidad y cambio climático en Costa Rica. Segunda Comunicación Nacional sobre Cambio Climático. San José, Costa Rica. 75 pp.
- IWAMA, G.; TAUTZ, A. 1981. A simple growth model for salmonids in hatcheries. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38: 649-656.

- JOBLING, M. 2003. The thermal growth coefficient (TGC) model of fish growth: a cautionary note. *Aquaculture Research* 34: 581-584.
- JOVER , M.; PÉREZ, L.; ZARAGOZA, L.; FERNÁNDEZ, J. 1998. Crecimiento de tilapias (*Oreochromis niloticus* , L.) con piensos extrusionados de diferente nivel proteico. *Archivos de Zootecnia* 47: 11-20.
- KAPETSKY, J.; NATH, S. 1997. Una evaluación estratégica de la potencialidad para piscicultura dulceacuícola en América Latina. COPESCAL Documento Técnico. No. 10. Roma, FAO. 125p. Consultado el 14 abril 2012. Disponible en: <http://www.fao.org/docrep/005/W5268S/W5268S00.htm#TOC>
- KAUSHIK, S. 1998. Nutritional bioenergetics and estimation of waste production in non-salmonids. *Aquatic Living Resources* 11(4): 211-217.
- KATSANEVAKIS, S. 2006. Modelling fish growth: model selection, multi-model inference and model selection uncertainty. *Fisheries Research* 81: 229-235.
- KUBITZA, F. 1999. Nutrição e alimentação de tilápias. *Panorama da Aqüicultura*, 9(52): 42-48.
- LESTER, N.; SHUTER, B.; ABRAMS, P. 2004. Interpreting the von Bertalanfy model of somatic growth in fishes: the cost of reproduction. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 271: 1625-1631.
- LOVELL, T 1998. *Nutrition and Feeding of Fish*, Second edition. Kluwer Academic Publishers. 267 pp.
- MALTHUS, T. 1798. *An Essay on the Principle of Population*. Library of Economics and Liberty. Consultado el 09 junio 2013. Disponible en: <http://www.econlib.org/library/Malthus/malPop.html>

- MARTÍNEZ, R.; MARTÍNEZ, N. 1997. Diseño de experimentos: Análisis de datos estándar y no estándar. Bogotá: Editorial Guadalupe Ltda. 479 p. ISBN 958-9251-32-3
- MENDES, P. 1999. Estatística aplicada à aquicultura. Recife (Brasil): Ed. Bargaço. 265 p.
- MORALES, G. 2004. Crecimiento y eficiencia alimentaria de la trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*) en jaulas bajo diferentes regímenes de alimentación. Tesis de Licenciatura en Ingeniería Agronómica, Universidad de Buenos Aires, Argentina. 50 pp.
- NAYLOR, R.; HARDY, R.; BUREAU, D.; CHIU, A.; ELLIOT, M.; FARRELL, A.; FORSTER, I.; GATLIN, D.; GOLDBURG, R.; HUA, K.; NICHOLS, P. 2009. Feeding aquaculture in an era of finite resources. Proceedings of the National Academy of Sciences 106: 15103–15110.
- PERNI, S.; ANDREW, P.; SHAMA, G. 2005. Estimating the maximum growth rate from microbial growth curves: definition is everything. Food Microbiology 22: 491-495
- PITCHER, T.; MACDONALD, P. 1973. Two models for seasonal growth in fishes. The Journal of Applied Ecology. 10(2): 599-606.
- POOT, C.; SALAZAR, R.; HERNÁNDEZ, M. 2009. Evaluación de dietas comerciales sobre el crecimiento de tilapia (*Oreochromis niloticus*) (Linnaeus), etapa crianza. 2º Congreso Internacional de Investigación Cd. Delicias, Chihuahua, México. Consultado el 14 abril 2012. Disponible en: <http://www.itescham.com/Syllabus/Doctos/r1977.PDF>

- POPMA, T.; LOVSHIN, L. 1996. Worldwide prospects for commercial production of Tilapia. Research and Development Series, Auburn 41: 15-17. Consultado el 29 abril 2012. Disponible en:
<http://repo.lib.auburn.edu/repo/handle/123456789/4157>
- RAMOS, E.; RENATO, L. 2009. Effects of different temperatures on testis structure and function, with emphasis on somatic cells, in sexually mature Nile tilapias (*Oreochromis niloticus*). Biology of Reproduction 80: 537-544.
- REIG, A. 2001. Influencia de la temperatura y la salinidad sobre el crecimiento y consumo de oxígeno de la dorada (*Sparus aurata* L.). Tesis Doc, Barcelona, España. Universidad de Barcelona. 64 pp.
- SOLANO, J. 1996. Aspectos fisiográficos básicos para las principales regiones de Costa Rica. Ministerio del Ambiente y Energía, Instituto Meteorológico Nacional. San José, Costa Rica.
- SOLANO, J.; VILLALOBOS. R. 2001. Aspectos fisiográficos aplicados a un bosquejo de regionalización geográfico climático de Costa Rica. Tópicos Meteorológicos y Oceanográficos 8(1): 26-39.
- STEINBACHER, P.; MARSCHALLINGER, J.; OBERMAYER, A.; NEUHOFER, A.; SÄNGER, A.; STOIBER, W. 2011. Temperature-dependent modification of muscle precursor cell behavior is an underlying reason for lasting effects on muscle cellularity and body growth of teleost fish. The Journal of Experimental Biology 214: 1791-1801.
- TACON, A.; METIAN, M. 2008. Global overview on the use of fish meal and fish oil in industrially compounded aquafeeds: trends and future prospects. Aquaculture 285: 146–158.

- TESSEMA, M.; MÜLLER, A.; HÖRSTGEN, G. 2006. Effect of rearing temperatures on the sex ratios of *Oreochromis niloticus* populations. *Aquaculture* 258: 270-277.
- VON BERTALANFY, L. 1957. Quantitative laws in metabolism and growth. *Quarterly Review of Biology* 32: 217-231.
- WESSELS, S.; Samavati, S.; Hörstgen, G. 2011. Effect of early temperature treatments on sex differentiation in Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* lines selected for high and low thermo-sensitivity. *Aquaculture* 316: 139-142.
- WILLOUGHBY, S. 1999. *Manual of Salmonid Farming*. Blackwell Science. Oxford, UK.
- XIE, S.; CUI, Y.; YANG, Y.; LIU, J. 1997. Energy budget of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in relation to ration size. *Aquaculture* 15(4): 57-68.
- YI, Y. 1998. A bioenergetics growth model for Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) based on limiting nutrients and fish standing crop in fertilized ponds. *Engineering* 18: 157–173.
- YI, Y. 1999. Modelling growth of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in a cage-cum-pond integrated culture system. *Aquacultural Engineering* 21: 113-133.
- ZAROR, L.; COLLADO, L.; BOHLE, H.; LANDSKRON, E.; MONTAÑA, J.; AVENDAÑO, F. 2004. *Saprolegnia parasitica* en salmones y truchas del sur de Chile. *Archivos de Medicina Veterinaria* 36(1): 71-78.

GLOSARIO

Alométrico: referente a los cambios de dimensión relativa de las partes corporales de acuerdo a los cambios en el tamaño total de un individuo.

Crecimiento indeterminado: incremento no determinado en tamaño corporal desde el nacimiento hasta la muerte del animal.

Dimorfismo: existencia de dos formas o dos aspectos anatómicos diferentes en una misma especie.

Ectotermia: condición de dependencia de fuentes externas para la regulación de la temperatura corporal.

Época térmica: periodos en que se presenten las mayores diferencias térmicas de acuerdo a la temperatura óptima de crecimiento para la especie en estudio.

Modelo: representación de fenómenos complejos o relaciones entre ellos a través de una forma más simple.

Ontogénico: referente al desarrollo de un organismo desde la fecundación, pasando por su etapa adulta y hasta la senescencia.

Poiquilotermia: estrategia conductual de la ectotermia en la cual la temperatura corporal fluctúa en conjunto con la ambiental.

Temperatura efectiva: diferencia entre la temperatura mínima en que la especie es capaz de desarrollarse y la temperatura promedio diaria.

ANEXO 1

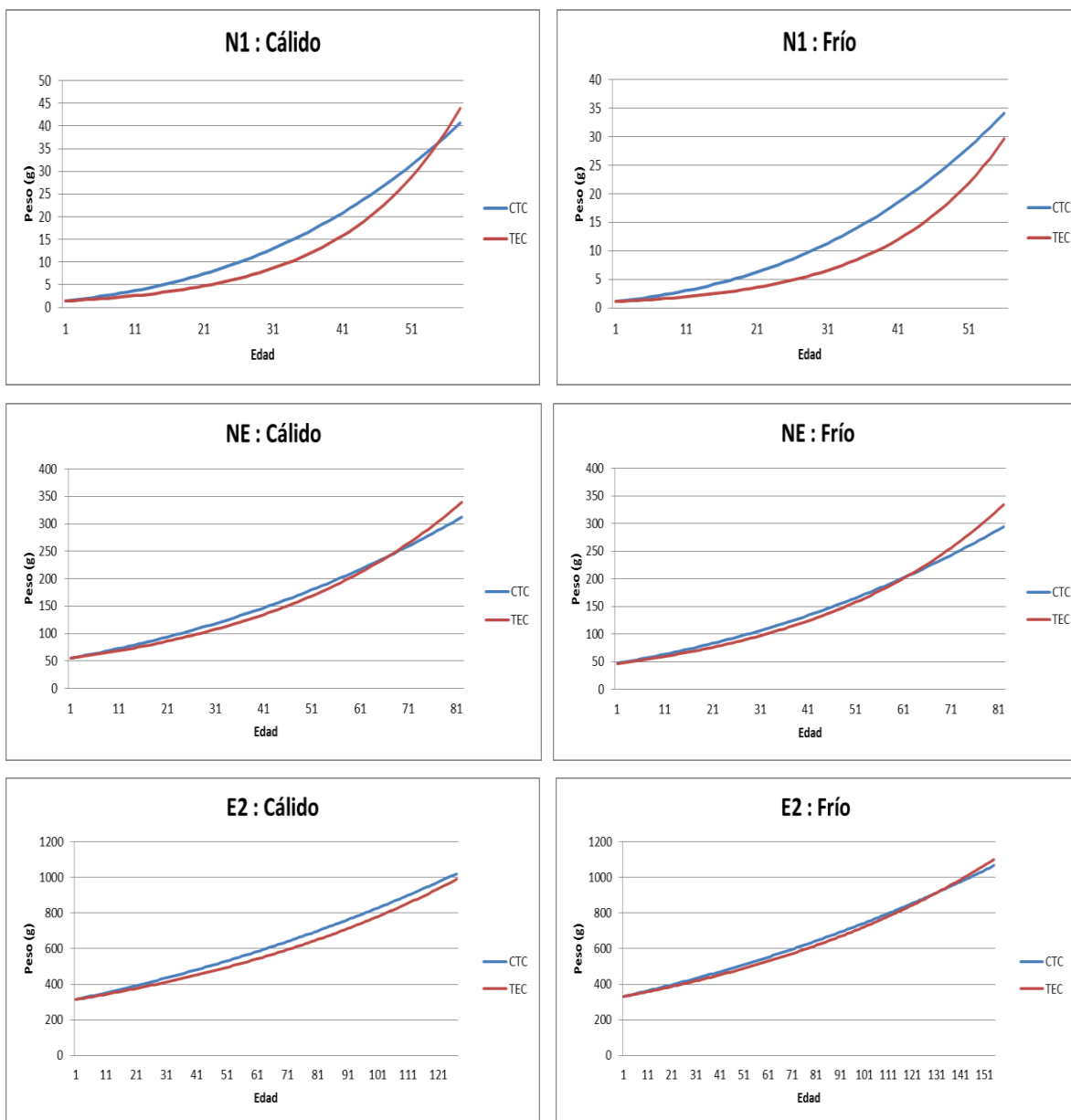


Figura 8. Curvas de crecimiento de *Oreochromis niloticus* por fase y época térmica expresadas como peso absoluto (g).

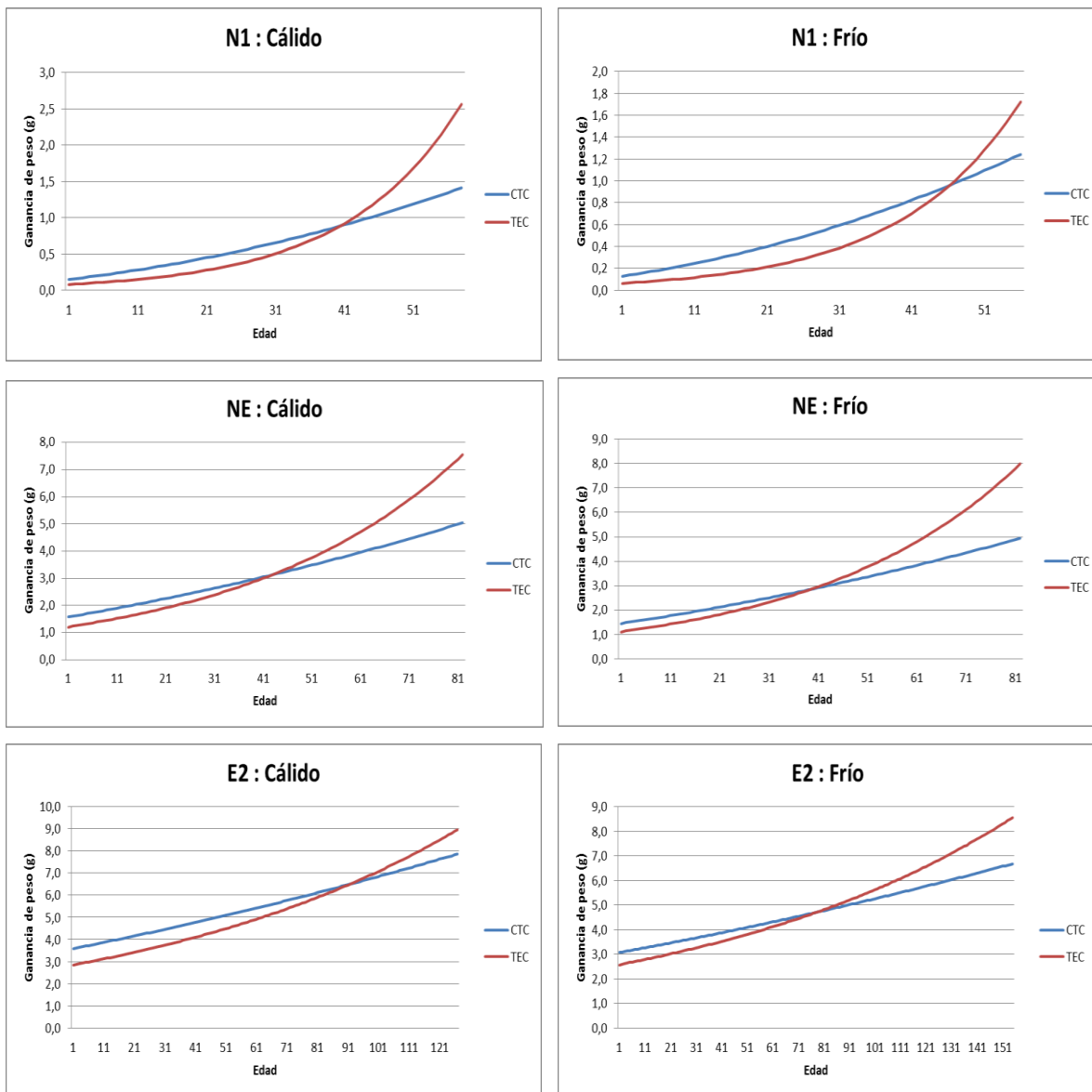


Figura 9. Curvas de crecimiento de *Oreochromis niloticus* por fase y época térmica expresadas como ganancia de peso diario (g/d).