



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

**Efecto de la restricción alimenticia
sobre el metabolismo energético y el
crecimiento en juveniles de cachama
blanca *Piaractus brachypomus*
(Cuvier, 1818)**

Liliana Rodríguez Velásquez

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Medicina Veterinaria y de Zootecnia
Bogotá, Colombia
2012

Efecto de la restricción alimenticia y sobre el metabolismo energético y el crecimiento en juveniles de cachama blanca *Piaractus brachypomus* (Cuvier, 1818)

Liliana Rodríguez Velásquez

Trabajo de investigación presentado como requisito parcial para optar al título de:
Magister en Salud y Producción Animal

Director (a):

Zootecnista Ph. D. Miguel Ángel Landines Parra

Línea de Investigación:

Fisiología de la Reproducción

Grupo de Investigación:

Fisiología de Peces

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Medicina Veterinaria y de Zootecnia

Bogotá, Colombia

2012

DECLARATORIA DE ORIGINALIDAD

Yo certifico, como la autora de esta tesis y como primera autora de las publicaciones resultantes, que fui la persona principalmente involucrada en los procesos de diseño y aplicación del estudio e igualmente en la fase de análisis de resultados y preparación de manuscritos; asimismo expreso que la información derivada de los artículos publicados y no publicados del trabajo de los demás ha sido reconocida en el texto y las referencias aparecen en la bibliografía. Aseguro que la tesis no ha sido presentada a evaluación en otra institución.

Liliana Rodríguez Velásquez

*A la Universidad pública,
que aún en su agonía
forma profesionales con compromiso social.*

Resumen

Para evaluar el efecto de la restricción de alimento sobre el comportamiento metabólico, fisiológico y productivo de la cachama blanca, se llevaron a cabo dos experimentos, el primero en condiciones controladas de laboratorio y el segundo en condiciones de campo.

En el primer ensayo se utilizaron 64 juveniles de $58,40 \pm 6,56$ g de peso, asignados aleatoriamente por ocho semanas a los siguientes tratamientos: Control: alimentación diaria; Tratamiento 1: T1 (-1,+1): un día de ayuno y uno de alimentación; Tratamiento 2: T2 (-3,+2): tres días de ayuno y dos días de alimentación y Tratamiento 3: T3 (-2,+3) dos días de ayuno tres de alimentación. Al culminar el periodo experimental se tomaron muestras de sangre para determinar: hemoglobina, hematocrito, glucosa, lípidos totales, proteína total plasmática, lactato, triglicéridos, colesterol, insulina, T_3 , IGF-1 y cortisol. Posteriormente, los animales fueron sacrificados, pesados y medidos; se pesaron las vísceras y el hígado y en la carcasa se realizó determinación de proteína y energía. Fueron calculados: tasa de crecimiento específico (TCE), factor de condición (K), crecimiento relativo (CR), índice hepatosomático (IHS), índice de grasa visceral (IGVS) e índice víscerosomático (IVS), sobrevivencia y costo total de alimento. Los resultados mostraron que no hubo diferencias significativas en la mayoría de los parámetros analizados. Hubo diferencias significativas en IHS, en el que T1 (-1,+1) presentó los menores valores y en TCE, donde T3 (-2,+3) fue significativamente más bajo; asimismo, hubo diferencias significativas en la hemoglobina y el hematocrito, parámetros en los cuales T1 (-1,+1) presentó los mayores valores. El lactato y el colesterol mostraron diferencias significativas entre el grupo control y los grupos tratados. En cuanto al costo del alimento para todo el ciclo experimental, se establecieron los siguientes valores: Control: US\$ 11,13; T1 (-1,+1): US\$ 6,14; T2 (-3,+2): US\$ 6,15; T3 (-2,+3): US\$ 9,35.

En el segundo experimento se utilizaron 177 juveniles ($212,58 \pm 12,07$ g), distribuidos en dos estanques y asignados al azar a los siguientes tratamientos: Tratamiento 1 (T1): alimentación todos los días y Tratamiento 2 (T2): alimentación un día sí y un día no durante 84 días. Se realizaron colectas de sangre los días 1, 28, 42, 56, 70 y 84 de 7 animales de cada tratamiento para determinación de: hematocrito, hemoglobina, glucosa, lactato, proteína, triglicéridos, colesterol, cortisol e insulina. Los animales fueron pesados, medidos y sacrificados para retirar el hígado, las vísceras y la grasa visceral, con el propósito de calcular el IHS, el IVS y el IGV. Al final del ensayo, los animales fueron fileteados para realizar análisis proximal y de energía. Los resultados mostraron que para triglicéridos, colesterol y cortisol no hubo diferencias significativas entre los tratamientos en ninguno de los tiempos de colecta. La hemoglobina fue superior en el T1 en los días 1 y 42, no existiendo diferencias entre los tratamientos en los demás tiempos de muestreo. La proteína plasmática no presentó diferencias significativas al final del ensayo. En cuanto a las variables de peso y longitud, no hubo diferencias significativas entre los tratamientos. El índice de grasa visceral no presentó diferencias entre los tratamientos en el último muestreo. Los parámetros del análisis proximal y la energía no presentaron diferencias entre los tratamientos.

A partir de los resultados encontrados en los dos ensayos, se pudo concluir que los juveniles de cachama blanca son capaces de adaptarse metabólicamente a la carencia parcial de alimento, sin que esta afecte significativamente su condición fisiológica, lo cual posibilitaría que soporten condiciones de falta de alimento, sin ningún cambio irreversible en su organismo, ni en la composición del producto final.

Palabras clave: Ayuno, cachama blanca, crecimiento compensatorio, fisiología de peces, *Piaractus brachypomus*, restricción alimenticia.

Abstract

Two experiments were carried out in order to evaluate the effect of food restriction on the metabolic, physiological and productive performance of cachama blanca. The first experiment was carried out at the laboratory under controlled conditions, and the other one was carried out in the field.

For the first experiment, 64 juveniles weighting 58.40 ± 6.56 g. were used. They were assigned at random to the following treatments during eight weeks. Control: daily feeding; Treatment 1 T1 (-1,+1): one day of fasting followed by one day of feeding; Treatment 2 T2 (-3,+2): three days of fasting followed by two days of feeding and Treatment 3 T3 (-2,+3): two days of fasting followed by three days of feeding. At the end of the experimental period three blood samples were taken in order to determine hemoglobin, hematocrit, glucose, total lipids, total plasmatic protein, lactate, triglycerides, cholesterol, insulin, T_3 , IGF-1 and cortisol. Later, the animals were sacrificed, weighed and measured; viscera and liver were weighted and a portion of the white muscle was used in order to determine protein and energy. The following factors were calculated: specific growth rate (SGR), condition factor (K), relative growth (RG), hepatosomatic index (HSI), visceral fat index (VFI) and visceralsomatic index (VSI), survival and food total cost. The results showed there were not significant differences in most of the parameters analyzed.

For the second experiment 177 juveniles of (212.58 ± 12.07 g) were used. They were distributed in two ponds and assigned the following treatments at random: T1: daily feeding and T2: one day of feeding followed by one day of fasting during 84 days. Blood samples of 7 animals of each treatment were taken on days 1, 28, 42, 56, 70 and 84 of the experiments in order to determine: hematocrit, hemoglobin, glucose, lactate, protein, triglycerides, cholesterol, cortisol and insulin. The animals were weighed, measured and sacrificed in order to remove the liver, viscera, and the visceral fat in order to calculate the

HSI, the VIS and the VFI. At the end of the experiment, the animals were cut in fillets in order to determine the energy and proximal analysis. There were no significant differences in the results of triglycerides, cholesterol and cortisol in any of the days of sample collection. The hemoglobin was higher in T1 in days 1 and 42; there were no differences between the treatments in the other days when samples were taken. The plasmatic protein did not show significant differences at the end of the experiment. In reference to the weight and length variables, there were no significant differences among the treatments. The visceral fat index did not show differences among the treatments in the last samples collection. There were no differences in the parameters of energy and proximal analysis among the treatments.

Based on the two experiments, it can be concluded that the juveniles of cachama blanca are capable of metabolically adapt to the partial lack of food and that the food restriction does not significantly affect their physiological condition, which would allow them to endure fasting periods without affecting their organism or the composition of the final product.

Keywords: Compensatory growth, cachama blanca, fasting, fish physiology, food restriction, *Piaractus brachypomus*.

Contenido

	Pág.
Resumen	V
Abstract	VII
Contenido	IX
Lista de figuras	XI
Lista de tablas	XIII
Introducción	15
1. Restricción alimenticia en peces: metabolismo y crecimiento compensatorio	17
1.1 Crecimiento.....	17
1.2 Regulación del consumo	18
1.3 Ayuno y restricción alimenticia	19
1.4 Metabolismo	22
1.5 Crecimiento compensatorio.....	23
1.6 Especie	27
2. Evaluación de la restricción alimenticia y el crecimiento compensatorio en laboratorio	29
Resumen	29
Abstract.....	31
2.1 Objetivos.....	33
2.1.1 Objetivo general	33
2.1.2 Objetivos específicos.....	33
2.2 Materiales y métodos	33
2.2.1 Localización	33
2.2.2 Material experimental y tratamientos	33
2.2.3 Muestras y análisis de muestras.....	34
2.2.4 Diseño experimental y análisis de resultados.....	36
2.3 Resultados.....	37
2.3.1 Química sanguínea	37
2.3.2 Perfil hormonal.....	40
2.3.3 Parámetros productivos e índices.....	41
2.3.4 Proteína y energía del músculo blanco.....	43
2.4 Discusión de resultados	43
2.5 Conclusiones	49

3. Evaluación de la restricción alimenticia y el crecimiento compensatorio en estanque	51
Resumen	51
Abstract.....	53
3.1 Objetivos.....	55
3.1.1 Objetivo general	55
3.1.2 Objetivos específicos.....	55
3.2 Materiales y métodos	55
3.2.1 Localización	55
3.2.2 Material experimental y tratamientos	55
3.2.3 Muestreos y análisis de muestras.....	56
3.2.4 Diseño experimental y análisis de resultados.....	57
3.3 Resultados.....	58
3.3.1 Parámetros sanguíneos	58
3.3.2 Peso, longitud e índices	63
3.3.3 Composición del filete	65
3.4 Discusión de resultados	65
3.5 Conclusiones	70
4. Conclusiones y Recomendaciones	71
4.1 Conclusiones	71
4.2 Recomendaciones.....	73
Bibliografía	75

Lista de figuras

- Figura 2.1:** Valores medios \pm desviación estándar de hemoglobina en juveniles de cachama blanca sometidos a tres condiciones de restricción alimenticia. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos. 38
- Figura 2.2:** Valores medios \pm desviación estándar de hematocrito en juveniles de cachama blanca sometidos a tres condiciones de restricción alimenticia. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos. 39
- Figura 2.3:** Valores medios \pm desviación estándar de lactato en juveniles de cachama blanca sometidos a tres condiciones de restricción alimenticia. Barras con letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos. 39
- Figura 2.4:** Valores medios \pm desviación estándar de colesterol en juveniles de cachama blanca sometidos a tres condiciones de restricción alimenticia. Barras con letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos. 40
- Figura 2.5:** Valores medios \pm desviación estándar de IHS en juveniles de cachama blanca sometidos a tres condiciones de restricción alimenticia. Barras con letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos. 41
- Figura 2.6:** Valores medios \pm desviación estándar de TCE en juveniles de cachama blanca sometidos a 3 condiciones de restricción alimenticia. Barras con letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos. 42
- Figura 2.7:** Costo total del alimento utilizado en los diferentes tratamientos 42
- Figura 3.8:** Valores medios \pm desviación estándar de hematocrito en juveniles de cachama blanca sometidos a dos condiciones de manejo alimenticio. Barras con letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos en cada día de muestreo. 60
- Figura 3.9:** Valores medios \pm desviación estándar de hemoglobina en juveniles de cachama blanca sometidos a dos condiciones de manejo alimenticio. Barras con letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos en cada día de muestreo. 60

- Figura 3.10:** Valores medios \pm desviación estándar de glucosa en juveniles de cachama blanca sometidos a dos condiciones de manejo alimenticio. Barras con letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos en cada día de muestreo. 61
- Figura 3.11:** Valores medios \pm desviación estándar de insulina en juveniles de cachama blanca sometidos a dos condiciones de manejo alimenticio. Barras con letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos en cada día de muestreo. 61
- Figura 3.12:** Valores medios \pm desviación estándar de lactato en juveniles de cachama blanca sometidos a dos condiciones de manejo alimenticio. Barras con letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos en cada día de muestreo. 62
- Figura 3.13:** Valores medios \pm desviación estándar de proteína en juveniles de cachama blanca sometidos a dos condiciones de manejo alimenticio. Barras con letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos en cada día de muestreo. 62
- Figura 3.14:** Valores medios \pm desviación estándar de peso en los dos grupos experimentales. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos en cada día de muestreo. 64

Lista de tablas

	Pág.
Tabla 2.1: Análisis proximal del alimento utilizado	34
Tabla 2.2: Valores medios \pm desviación estándar de glucosa, proteína, lípidos totales y triglicéridos en juveniles de cachama blanca sometidos a tres condiciones de restricción alimenticia. No se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos.	38
Tabla 2.3: Valores medios \pm desviación estándar de insulina, cortisol, T_3 e IGF-1 en juveniles de cachama blanca sometidos a tres condiciones de restricción alimenticia. No se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos.	40
Tabla 2.4: Valores medios \pm desviación estándar de GP, CR, K, IGV e IVS e para juveniles de cachama blanca sometidos a tres condiciones de restricción alimenticia. No se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos.	41
Tabla 2.5: Valores medios \pm desviación estándar de proteína y energía en el músculo de cachama blanca.	43
Tabla 3.6: Análisis proximal del alimento utilizado.	56
Tabla 3.7: Valores medios \pm desviación estándar de triglicéridos, colesterol y cortisol en juveniles de cachama blanca sometidos a dos condiciones de manejo alimenticio. No se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos.	59
Tabla 3.8: Valores medios \pm desviación estándar de longitudes en juveniles de cachama blanca sometidos a dos condiciones de manejo alimenticio.	63
Tabla 3.9: Valores medios \pm desviación estándar de IHS, IVS e IGV en juveniles de cachama blanca sometidos a dos condiciones de manejo alimenticio	64
Tabla 3.10: Análisis proximal del filete de <i>Piaractus brachypomus</i> al finalizar el ensayo (84 días). Datos expresados como media \pm desviación estándar.	65

Introducción

En esta primera década del Siglo XXI cuando ya se ha comprendido y aceptado el concepto de globalización, tanto en el campo de las telecomunicaciones y de información cultural, como en los diversos campos de producción y desarrollo, no se puede desconocer la vital influencia de la acuicultura en el progreso mundial.

Son innumerables los beneficios que reportaría la aplicación práctica de la acuicultura en el desarrollo económico de este planeta, que si bien se llama Tierra, contiene más alto porcentaje de agua que de tierra, y más aún, por la diversidad de organismos que ofrece dicho elemento. Dentro de tal panorama mundial no se pueden ignorar y mucho menos desaprovechar las posibilidades de vida acuática que se podrían generar, cultivar y tecnificar en nuestro país, gracias a sus dos océanos y a sus innumerables ríos.

La acuicultura desempeña un papel prioritario para la llamada “seguridad alimentaria del planeta”, ya que los productos acuáticos poseen un alto valor nutricional por sus contenidos proteico y mineral, además de ser altamente digestibles, características por las cuales, también pueden ser incluidos dentro del grupo de alimentos para el hombre moderno (Vinatea, 2005). Hoy en día cerca del 50% del pescado consumido en el mundo es producido por la acuicultura (FAO, 2006), convirtiéndola en una de las mejores opciones de producción de proteína (FAO, 2003) y en fuente importante de generación de empleo (FAO, 2001). Asimismo, la actividad se perfila como la alternativa más viable frente a la drástica disminución en las pesquerías en los últimos años (FAO, 2009).

Sin embargo, debido a que la acuicultura es una actividad promisoriosa tanto en el mundo como en nuestro país, se hace necesario que en los diferentes sistemas de cultivo se implementen estrategias de producción que mantengan un balance entre la eficiencia productiva, el beneficio económico y el cuidado del ambiente; es decir, es prioritario formular sistemas productivos que acompañen el acelerado incremento en la producción, pero que a la vez sean rentables y sostenibles.

El principal interés dentro de cualquier sistema productivo es el desarrollo de técnicas y estrategias de producción que estimulen altas tasas de crecimiento con conversión alimenticia óptima. Diversas investigaciones han demostrado que la tasa de crecimiento de los peces depende además de la composición química de la ración, de la cantidad de alimento ofrecido y de la frecuencia de suministro (Houlihan *et al.*, 2001) y que periodos de restricción alimenticia podrían favorecer el desempeño productivo de los peces, al tiempo que disminuirían el vertimiento de nutrientes a los efluentes y los costos de producción (Johansen y Overturf, 2006; Reigh *et al.*, 2006), aspectos fundamentales para el productor, debido a que una de sus grandes preocupaciones es que el valor del alimento puede llegar a ser el 80% de los costos operacionales del sistema productivo (Espinal *et al.*, 2005); adicionalmente, también se ha evidenciado un incremento en la eutrofización de los cuerpos de agua continentales, fenómeno que va en aumento, debido al uso de alimentos ricos en proteína, necesarios para suplir los requerimientos de diferentes especies ícticas, las cuales son muy exigentes en ese nutriente.

Es el crecimiento y la eficiencia con la que el pez transforma los nutrientes suministrados en la dieta en músculo, lo que va a determinar el éxito y la rentabilidad del sistema productivo; por esta razón el estudio y entendimiento de todos los procesos implicados en el crecimiento de los peces, puede llevar a desarrollar estrategias alimenticias que permitan hacerle una exigencia biológica al sistema, disminuyendo los costos por alimento, manteniendo el bienestar del animal.

Aunque la limitación total o parcial de alimento parecería ir en contra de las necesidades y requerimientos propios de un animal, especialmente cuando éste se encuentra en la fase de crecimiento, se puede crear una estrategia ayuno-realimentación en la que se rete al sistema biológico para que exprese su potencial genético y presente óptimos parámetros productivos, aun cuando se haya disminuido la oferta alimenticia. Debe quedar claro que para que la estrategia productiva sea favorable debe estar en equilibrio con el bienestar del animal.

Con base en lo anterior, el presente trabajo pretendió evaluar el efecto de la restricción alimenticia sobre el metabolismo energético y el crecimiento compensatorio en juveniles de cachama blanca *Piaractus brachypomus*, principal especie nativa de cultivo en Colombia.

1. Restricción alimenticia en peces: metabolismo y crecimiento compensatorio

1.1 Crecimiento

El crecimiento es el aumento del tamaño de un individuo en su proceso de desarrollo. El crecimiento de los órganos se puede dar por el aumento en el tamaño de las células, es decir por hipertrofia, o por el aumento en su número, es decir por hiperplasia (Wang *et al.*, 2006). En los peces, tanto la hipertrofia como la hiperplasia contribuyen al crecimiento muscular post-larval, mientras que en la mayoría de los otros vertebrados el crecimiento post-juvenil se debe únicamente a la hipertrofia. Existe además evidencia de que la hiperplasia disminuye a medida que el pez envejece (Mommsen, 2001).

El músculo esquelético es el mayor reservorio de proteína del metabolismo en el cuerpo, y es principalmente durante el crecimiento de un neonato cuando la síntesis excede su degradación, por lo tanto se presenta un incremento en la proteína corporal, que es controlado por los reguladores de crecimiento, de los cuales se conocen más de ochenta en el cuerpo de los animales y pueden variar ampliamente de acuerdo con su principal función: división celular, hipertrofia, diferenciación celular y migración celular (Boeuf *et al.*, 1999).

Todos los animales obtienen del alimento la energía requerida para su metabolismo basal, actividad física, crecimiento y reproducción. El crecimiento en los peces se presenta a lo largo de toda la vida; inclusive, aunque a medida que envejecen, invierten grandes cantidades de energía en la reproducción, sigue habiendo una contribución suficiente para el crecimiento (Mommsen, 2001).

El crecimiento de los peces es un proceso que integra diversos factores medioambientales, como el fotoperiodo, la época del año y la temperatura. Sin embargo,

las condiciones alimenticias como disponibilidad y deposición de nutrientes, también cumplen una función muy importante, al igual que los regímenes alimenticios a los cuales estén sometidos los peces a lo largo del tiempo (MacKenzie *et al.*, 1998). La deposición de nutrientes, la absorción y la digestión están reguladas por patrones cíclicos complejos. Se ha comprobado que el crecimiento en peces no es lineal, incluso bajo condiciones óptimas y que las alteraciones de hormonas y receptores regulan estas fluctuaciones (Mommssen, 2001).

1.2 Regulación del consumo

El cerebro, y en particular el hipotálamo, integran todos los estímulos que promueven (factor orexigénico) e inhiben (factor anorexigénico) el consumo de alimento (Boeuf *et al.*, 1999). Varios neuropéptidos, como el neuropéptido Y (NPY) son reguladores del control del apetito (Ali *et al.*, 2003). Las orexinas (A y B) y la galanina interactúan con el NPY que es el factor orexigénico más potente en los peces en cuanto a la regulación de la ingesta de alimento. Por otra parte, la colecistoquinina (CCK), la transcriptasa regulada por cocaína y anfetamina (CART) y el factor liberador de la corticotropina (CRF) son los factores anorexigénicos más importantes en la regulación del consumo de los peces (Volkoff *et al.*, 2005).

Las hormonas y otras proteínas determinantes de la regulación del consumo de alimento son la hormona del crecimiento (GH), receptores de la hormona de crecimiento (GHR), factores insulínicos de crecimiento (IGF's), proteínas de unión del factor insulínico de crecimiento (IGFBP) y su receptor (IGF-1R). Este complejo de hormonas y receptores y su respectivo control recibe el nombre de eje somatotrópico (Pierce *et al.*, 2005) cuya función es ajustar la respuesta hormonal a cambios ambientales y nerviosos; estos factores alertan al hipotálamo para que cambie la secreción hormonal, el consumo de alimento y genere otros cambios nutricionales y de comportamiento y a la vez regule el crecimiento y el desarrollo. La secreción de GH está regulada por un sistema dual de hormonas hipotalámicas, el factor liberador de la hormona del crecimiento (GRF) que estimula la liberación de GH y la somatostatina (SRIF) que inhibe su liberación. A su vez estas hormonas hipotalámicas son dependientes de una red de neurotransmisores (Ali, 2003, Volkoff *et al.*, 2005). Adicionalmente, hay mecanismos de retroalimentación entre

los diferentes componentes del eje con el fin de establecer el equilibrio homeostático durante el proceso de crecimiento.

El eje GH/IGF en los peces teleósteos es similar al de otros vertebrados; su principal regulador ambiental es la condición nutricional, es decir, el crecimiento se ajusta a las condiciones nutricionales. Durante el ayuno, el crecimiento cesa y la energía es movilizada de los tejidos para apoyar el metabolismo; estos efectos son mediados en parte por los cambios en el eje GH/IGF (Sumpter *et al.*, 1991; Pierce *et al.*, 2005; Small, 2005; Wang *et al.*, 2006).

Un fuerte estimulante del crecimiento es la inflamación celular que puede ser causada por diversos parámetros como el ejercicio, el choque osmótico, la inundación de nutrientes postprandial u hormonas. Las hormonas peptídicas y los esteroides han mostrado efecto positivo en el crecimiento de peces, pero los mecanismos y lugares de acción aún están en estudio. La GH puede generar las acciones de estimulación del crecimiento al afectar: el sistema nervioso central (SNC), los patrones de agresión, la actividad física y el apetito; además puede influir directamente en la síntesis de proteína a través de los receptores musculares de GH o la producción local de IGF-1, lo cual a su vez altera el metabolismo de la proteína. La GH puede controlar el abastecimiento adicional, aumentando el crecimiento intestinal, la capacidad digestiva y el transporte. La lipólisis dependiente de la GH cambiará su estatus de óxido-reducción celular y liberará ácidos grasos los cuales regulan el desempeño metabólico, la expresión genética e indirectamente, el crecimiento (Mommsen, 2001; Uchida *et al.*, 2003; Pierce *et al.*, 2005; Small, 2005; Wang *et al.*, 2006).

1.3 Ayuno y restricción alimenticia

La restricción alimenticia es el fenómeno mediante el cual se disminuye en el animal las posibilidades de adquirir alimento; la restricción puede darse en términos de cantidad y/o calidad de la dieta.

Muchas especies ícticas pasan naturalmente por periodos de privación de alimento a causa de fluctuaciones ambientales, que provocan crecientes y disminución de los cauces de los ríos, desplazando los micro-ecosistemas, alterando la disponibilidad de

alimento (Wang *et al.*, 2006). Otras especies experimentan épocas de ayuno en el medio natural relacionadas con la reproducción, bien sea por las migraciones reproductivas (MacKenzie *et al.*, 1998; Urbinati *et al.*, 2003) o por el cuidado parental que ejercen sobre sus crías, como los machos de *Osteoglossum bicirrhosum*, que no se alimentan durante aproximadamente 30 días para proteger a su progenie (Rodríguez, 2005). Sin embargo, no se debe descartar la posibilidad de que durante la fase de ayuno los animales desarrollen cambios fisiológicos irreversibles que van en detrimento de su bienestar; estos efectos pueden depender del estadio de desarrollo en el que se encuentre el individuo y de la severidad del ayuno al que se someta (Cho *et al.*, 2006). Cuando los individuos experimentan una escasez en la disponibilidad de alimento deben usar la energía almacenada para el metabolismo, la actividad física, el crecimiento y la reproducción. La resistencia a la muerte por falta de alimento refleja la habilidad de un animal para almacenar energía y controlar la utilización de sus reservas durante circunstancias extremas. Muchos peces tropicales pueden mantener el crecimiento aún con bajos niveles de energía; además, algunos de ellos en condiciones de ayuno son capaces de reducir su actividad, al igual que su temperatura corporal (Wang *et al.*, 2006). No obstante, es casi generalizado que durante la fase de ayuno los animales cesan su crecimiento e incluso presentan pérdida de peso hasta tanto se restablezcan las condiciones óptimas (Eroldoğan *et al.*, 2006).

Cuando los peces son sometidos a restricciones severas de alimento, su metabolismo se adapta respondiendo a los cambios endocrinos, modificando la movilización de reservas y empleando mecanismos para limitar el gasto energético. La respuesta comportamental del pez a la inanición ha sido resumida en tres fases, que describen los diferentes cambios químicos: (i) Fase corta (24h), en la que el animal aumenta su esfuerzo en la búsqueda de alimento; (ii) Fase de transición, el pez reduce gradualmente el nado y por ende el gasto de energía y (iii) Fase de adaptación, poca actividad metabólica que persiste hasta que el pez encuentra alimento (Wang *et al.*, 2006).

La inanición se ha asociado con hipertrofia de las células somatotrópicas en la adenohipófisis y células GHRH del hipotálamo y a un aumento en los niveles plasmáticos de hormona de crecimiento (GH). Sin embargo, a pesar de que la GH se enlaza principalmente con receptores de la membrana celular hepática, dicho aumento no

necesariamente está asociado con su incremento en el hígado, debido a que los receptores de GH, son regulados durante la restricción (MacKenzie *et al.*, 1998; Mommsen, 2001; Wang *et al.*, 2006).

Adicionalmente, la acción de la GH parece estar mediada, al igual que en vertebrados superiores, por factores de crecimiento análogos a la insulina (IGF). En condiciones de ayuno los niveles plasmáticos de los IGF descienden significativamente, por lo que su producción sería modulada además por otros factores; en estos casos cuando se presentan elevados valores séricos de GH y descenso de los niveles de insulina e IGF, se favorece la lipólisis como mecanismo adaptativo que permite la utilización de ácidos grasos por los tejidos periféricos (Uchida *et al.*, 2003). Durante los períodos de baja ingestión alimentaria de proteínas se observa caída en la producción de IGF-1 por insensibilidad del hígado para GH (Matteri *et al.*, 2000). El IGF-1 actúa en el sistema inmune con efectos positivos, aumentando el número de linfocitos T y B, lo que determina el aumento del tamaño de órganos como bazo y timo.

En un estudio realizado por Valente *et al.* (2003) en juveniles de *Oncorhynchus mykiss*, sometidos a ayuno por 30 días, se estudió, si la tasa de crecimiento podría estar relacionada con los perfiles de hormonas promotoras de crecimiento y se pudo comprobar que existe evidencia de que la GH y las hormonas tiroideas (T_3 y T_4) aumentan el crecimiento del pez, por la estimulación de mayor consumo de alimento (apetito), mejorando la conversión de la comida y estimulando la síntesis de proteína. Sin embargo, a pesar de que se sabe que estas hormonas participan en la regulación del crecimiento y desarrollo, en el caso de la GH fue difícil establecer una relación entre los niveles circulantes y la tasa de crecimiento, en parte porque su secreción se rige por un ritmo circadiano.

Por otro lado, es conocido que los periodos de privación de alimento inducen a cambios en las reservas principalmente de lípidos (Ali *et al.*, 2003). Cuando se empiezan a agotar las reservas de grasa, el organismo empieza a usar la proteína (del músculo blanco protegiendo el corazón o del músculo rojo); y por último los carbohidratos (CHO). No obstante, generalmente los individuos muestran una marcada tendencia hacia el mantenimiento de la proteína como unidad estructural de su organismo (Pérez-Jiménez

et al., 2007). Finalmente, hay un incremento de la actividad interrenal y de la producción de cortisol, dirigiendo algunos de los cambios metabólicos.

La interrupción de la alimentación está asociada con los defectos en la coordinación visomotora como resultado de cambios degenerativos del SNC. Adicionalmente hay una disminución estructural y funcional en el tamaño de los órganos, principalmente gastrointestinales, lo cual hace que se reduzca la tasa metabólica basal. Sin embargo, un aumento en la superficie del lumen se evidencia al parecer como estrategia para el mejor aprovechamiento de los pocos nutrientes presentes. Estos cambios extremos en los órganos gastrointestinales, específicamente en el intestino, sumados al hecho de que los vertebrados ectotérmicos poseen bajas tasas metabólicas, convierten a este grupo de animales en modelos útiles para explorar la priorización de las funciones vitales (Wang *et al.*, 2006). Lo anterior fue demostrado por Turano *et al.* (2008) en individuos de *Striped bass* cuyos pesos de los hígados fueron significativamente menores que los de los individuos controles.

A pesar de lo anterior, se debe señalar que la respuesta ante periodos de falta de alimento varía de una especie a otra y que la utilización de las fuentes energéticas es particular según la edad, tipo de restricción, historia nutricional y temperatura entre otros (Echevarría *et al.*, 1997).

1.4 Metabolismo

El gasto energético, que supone el mantenimiento de las funciones vitales de un individuo, ha sido descrito por varios autores para la mayoría de los vertebrados, dentro de los que se incluyen los peces. Generalmente, las reservas de energía se encuentran bajo la forma de glucógeno (hepático y muscular), tejido adiposo (triglicéridos) y proteína (Barcellos *et al.*, 2010), siendo esta última la que tiende a ser preservada ante condiciones de privación de alimento.

A nivel hormonal, como fue mencionado, existen diferentes vías, todas las cuales sin embargo, en situaciones de falta de alimento, parecen desencadenarse dependiendo del nivel de azúcar (glucosa) en la sangre, es decir mediante la estimulación o inhibición de

la glucogenólisis y gluconeogénesis (por parte del glucagón y la insulina), quienes garantizan la circulación y utilización de la glucosa (McKee y McKee, 2003). Es decir, el organismo tiende a mantener la glicemia constante, probablemente a expensas de depósitos de lípidos y glucógeno (Shimeno *et al.*, 1990), generalmente hepáticos. Sin embargo, tal situación también es especie-dependiente. Por ejemplo, en diferentes especies de carpas como *Cyprinus carpio* L y *Carassius auratus gibelio* se ha demostrado una alta actividad gluconeogénica en el hígado, aun cuando los niveles de glucógeno son bajos (ayuno) (Blasco *et al.*, 1992; Cui *et al.*, 2006; McKee y McKee, 2003; Quian *et al.*, 2000; Zhu *et al.*, 2004); mientras que en salmónidos, dicha actividad supera las necesidades de glucosa aun en períodos de alimentación normal (Walton y Cowey, 1982). De hecho, en otras especies se ha demostrado la utilización de aminoácidos como substrato para la síntesis de glucosa, especies en las cuales generalmente se presenta un descenso importante en el lactato plasmático, lo cual se puede explicar por una mayor demanda de substratos a nivel hepático para la gluconeogénesis (Blasco *et al.*, 1992; Soengas *et al.*, 1996).

Durante la realimentación, debe existir recuperación inmediata de los niveles de glucógeno hepático. Sin embargo, tal recuperación también depende de la especie y del régimen alimenticio a que haya sido sometida. Por otro lado, las reservas lipídicas también deben ser restablecidas rápidamente, como un mecanismo para la captación inmediata de la energía contenida en el alimento (Soengas *et al.*, 1996). De no ser así, se suponen daños irreversibles, los cuales impedirán la recuperación de los animales (Morales *et al.*, 2004).

1.5 Crecimiento compensatorio

El crecimiento compensatorio (CC) es una fase de desarrollo acelerado que se evidencia cuando las condiciones favorables son restablecidas después de un periodo de disminución del crecimiento (Cho *et al.*, 2006), que se caracteriza por la restauración de las trayectorias de crecimiento somático y de las reservas lipídicas. El CC es expresado como crecimiento significativamente más rápido con respecto a individuos que no han experimentado restricción; esta evolución acelerada, disminuye las tasas típicas de crecimiento conforme el pez recupera su biomasa (Ali *et al.*, 2003). El índice de grasa

visceral y el factor de condición corporal pueden ser considerados como posibles predictores de una respuesta de crecimiento compensatorio y de la distribución de la energía durante la época de inanición (Turano *et al.*, 2008). Algunos investigadores han determinado que el CC también se puede dar cuando se alternan periodos de restricción con periodos de realimentación (Souza *et al.*, 2003).

Los mecanismos que contribuyen para lograr el aumento de la tasa de crecimiento no están claros todavía, pero se sabe que la ingestión de alimento, calidad de la ración y secreción hormonal, al igual que la edad y la genética del animal son factores que rigen el proceso (Urbinati *et al.*, 2003). Para lograr crecimiento compensatorio de forma más eficaz se podría también balancear raciones más específicas al momento de la realimentación. El CC es importante para el piscicultor porque reduce las diferencias entre las tallas de los peces de su cultivo (Ali *et al.*, 2003), al mismo tiempo que disminuye el uso de alimento y la cantidad de nitrógeno vertido al medio acuático.

El CC, después de la privación total o parcial de alimento, ha sido demostrado, tanto en peces solitarios como gregarios, especies marinas como de agua dulce, en aguas frías y cálidas y en juveniles o adultos. Asimismo, se han comprobado en diversas especies los diferentes tipos de compensación: parcial, total o sobrecompensada; aunque en algunos casos puede no presentarse la compensación (Ali *et al.*, 2003).

Cui *et al.* (2006), observaron crecimiento compensatorio y persistencia de la hiperfagia durante una semana en *Carassius auratus*, realimentadas después de diferentes periodos de ayuno. En *Aristichthys nobilis*, Santiago *et al.* (2004) demostraron una respuesta compensatoria en juveniles cuyo manejo de restricción-realimentación se realizó entre 6, 12, 18 y 24 meses. No hubo diferencias significativas con respecto al grupo control en el crecimiento de los ejemplares sometidos a tratamientos 6, 12 y 18 meses, mientras que los individuos tratados por 24 meses sí presentaron longitud y peso inferiores a los demás.

Eroldoğan *et al.* (2006) observaron que en *Sparus aurata*, el consumo diario había sido afectado por la duración de la restricción, exhibiendo un aumento de la hiperfagia en animales restringidos 2, 4 y 7 días con posterior realimentación hasta completar 7

semanas de experimentación y en ejemplares sometidos a 7 días de ayuno con 14 días de realimentación. Adicionalmente establecieron que la hiperfagia era más notoria en los individuos de los tratamientos de restricción corta (2 y 4 días), que en los demás.

No obstante, el CC puede estar influenciado por factores como la temperatura, la composición dietaria, el sexo, el estado de madurez, la historia alimenticia del pez, la eficiencia alimentar y la severidad de la restricción alimenticia impuesta (Tian y Qin, 2003) como lo demostraron Gaylord y Gatlin (2001) en *Ictalurus punctatus*.

Turano *et al.* (2008) encontraron en individuos *Striped bass* una respuesta compensatoria parcial después de haber restringido la alimentación por 3 semanas y realimentado durante 3 y 6 semanas (3/3 y 3/6); los ejemplares exhibieron pérdida de peso y la incapacidad de recuperarlo al ser comparados los pesos promedios finales de los individuos tratados con los grupos control. Sin embargo, se notó que las tasas de crecimiento específico eran inferiores en los animales control al ser contrastados con los periodos de realimentación de los grupos 3/3 y 3/6. Al final de la investigación los autores determinaron que 3 semanas de ayuno seguidas de 3 o 6 semanas de realimentación eran un protocolo de restricción muy severo, dado que los animales no eran capaces de semejar el peso de los individuos control, a pesar de las altas tasas de crecimiento exhibidas durante la realimentación.

Por lo general la talla que alcanza un individuo que ha sufrido privación de alimento y luego ha sido realimentado es similar con respecto a uno que no ha sufrido restricción (Ali *et al.*, 2003), como se demostró en juveniles de *Lates calcarifer*, que fueron sometidos a una (S1), dos (S2) y tres semanas (S3) de ayuno. Al final del experimento se determinó que los peces del grupo S1 tenían tallas similares al grupo control. Sin embargo, la tasa de crecimiento específico en los grupos S2 y S3 fue mayor que la de los peces control. La tasa de alimentación de los grupos S1, S2 y S3 fue superior a la del grupo control por un periodo de 2, 3 y 4 semanas respectivamente (Tian y Qin, 2003).

El CC es parcialmente responsable de la hiperfagia (tasas de consumo muy altas) con respecto a individuos que no experimentaron restricción; así, la persistencia de la fase de hiperfagia depende de la severidad del ayuno, lo cual puede ser una razón para que la eficiencia del crecimiento sea mayor durante el CC (Ali *et al.*, 2003).

Zhu *et al.* (2004) evidenciaron el CC en *Carassius auratus gibelio* y en *Leiocassis longirostris*, sometidos a cuatro ciclos de restricción-realimentación (una semana de ayuno, dos de realimentación). Como respuesta, las especies mostraron hiperfagia durante los periodos de realimentación; en el primer ciclo la compensación fue parcial, pero las respuestas hiperfagia y compensación se acentuaron en los últimos ciclos.

Aunque se sabe que el NPY ejerce un control sobre la regulación del consumo, su papel y el de otras hormonas como la GH y el IGF-1 en la hiperfagia asociada con CC aún no están claros. El incremento en las raciones produce cambios inversos en las hormonas del eje GH/IGF, al menos hasta cierto punto (Volkoff *et al.*, 2005).

En peces tropicales, Jiménez (2005) concluyó que juveniles de *Brycon cephalus* no limitaron su crecimiento bajo diferentes esquemas de alimentación no continua. En *Brycon amazonicus*, Nieto (2011), comprobó que los animales son capaces de lograr crecimiento compensatorio completo cuando se someten a restricciones severas y crecimiento compensatorio parcial cuando la restricción es moderada; en ambos casos no existen cambios fisiológicos importantes.

Por otro lado, Riaño (2012) encontró en *Piaractus brachypomus* en la fase final de engorde, que la restricción alimenticia severa produce una alta movilización de reservas con el fin de cubrir la demanda energética. Adicionalmente, Riaño *et al.* (2011) determinaron que la restricción de alimento no causó deterioro de la calidad final del producto en *Piaractus brachypomus*. Souza *et al.* (2000), demostraron que en ejemplares de *Piaractus mesopotamicus*, sometidos a restricción y posterior realimentación, no hubo daños en los tejidos de los animales y que los mismos presentaron crecimiento compensatorio, aunque su metabolismo se vio afectado durante el periodo de ayuno. En la misma especie, Gonçalves (2001) demostró que es posible utilizar varias alternativas de restricción de alimento sin afectar el desempeño productivo de los animales. Sin embargo, las variables medioambientales tienen gran influencia en dicho desempeño. Adicionalmente, Souza *et al.* (2003) observaron una respuesta de crecimiento compensada en ejemplares de *Piaractus mesopotamicus* sometidos a varios ciclos de restricción-realimentación. Takahashi *et al.* (2010) en juveniles de la misma especie,

demonstraron que los animales son capaces de compensar después de periodos de restricción, seguidos de periodos de realimentación.

1.6 Especie

La cachama blanca *Piaractus brachypomus* es una especie íctica reofílica, que se distribuye en la Orinoquía y la Amazonía (Kohler *et al.*, 1999; Lochmann, 2002; Díaz y Álvarez, 2004; Lasso *et al.*, 2004; Landines y Mojica, 2005; Mojica *et al.*, 2005). Dentro de la piscicultura comercial colombiana es la especie nativa con más importancia (Beltrán y Villaneda, 2000; Atencio, 2001; Vásquez-Torres *et al.*, 2002; Landines y Rodríguez, 2011), y se ubica en el segundo lugar después de la tilapia, con 8.985 toneladas producidas en el año 2009 (CCI, 2009) precediendo a la trucha. La especie ha demostrado óptimo desempeño competitivo en su reproducción y cultivo; la mayor parte de su producción se concentra en los departamentos de Meta, Córdoba y Santander (Salazar, 1999; Landines y Rodríguez, 2011). Colombia ocupa el segundo lugar aportando el 20% de la producción mundial de cachama (FAO, 2006), superando a Venezuela; sin embargo, el crecimiento de la producción es menor con respecto al 16% en el 2003, comparado con otros países como Brasil y Venezuela que presentaron el 22% en el 2003 (Espinal *et al.*, 2005).

Piaractus brachypomus, al igual que la mayoría de los carácidos es un pez omnívoro con tendencia frugívora-herbívora (González, 2001), encontrándose dentro de sus ítems alimenticios principalmente frutos y semillas (Mesa-Granda y Botero-Aguirre, 2007) aunque consume con frecuencia hojas y flores de plantas superiores (Merola, 1998), cuya cantidad depende de la disponibilidad y estación climática (Saint-Paul, 1986). Es un pez de fácil adaptación y al igual que los pertenecientes al género *Colossoma* puede aprovechar diversos recursos alimenticios, soportar variaciones medioambientales (como deficiencias de oxígeno) y ausencia de alimento por periodos prolongados, los cuales pueden variar según la estación climática o asociarse a la migración reproductiva (Goulding, 1981; Araujo-Lima y Goulding, 1997).

2.Evaluación de la restricción alimenticia y el crecimiento compensatorio en laboratorio

Resumen

El objetivo general del trabajo fue evaluar el efecto de la restricción de alimento sobre el metabolismo y crecimiento de juveniles de cachama blanca y sobre los contenidos de proteína y energía del músculo blanco. Se utilizaron 64 individuos ($58,40 \pm 6,56$ g de peso y $14,65 \pm 0,75$ cm de longitud total) distribuidos en 16 acuarios y asignados aleatoriamente por ocho semanas a los siguientes tratamientos: Control: alimentación diaria; Tratamiento 1 (T1:(-1:+1)): un día de ayuno y uno de alimentación; Tratamiento 2 (T2:(-3+2)): tres días de ayuno y dos días de alimentación y Tratamiento 3 (T3:(-2:+3)): dos días de ayuno y tres de alimentación. Se utilizó alimento de 35% de proteína, suministrado al 3% de la biomasa dos veces al día. Al culminar el periodo experimental los animales se anestesiaron y se les tomaron muestras de sangre para evaluar diferentes parámetros metabólicos (hemoglobina, hematocrito, glucosa, lípidos totales, proteína total plasmática, lactato, triglicéridos y colesterol) y hormonales (insulina, T_3 , IGF-1 y cortisol). Posteriormente, los animales fueron sacrificados, pesados y medidos; fueron extraídas y pesadas las vísceras y el hígado, asimismo se determinaron los niveles de proteína y energía en la carcasa. Con los valores de peso (P), longitud estándar (LE) y longitud total (LT) de los animales y con el peso de las vísceras e hígado se calcularon diferentes parámetros como la tasa de crecimiento específico (TCE), factor de condición (K), crecimiento relativo (CR), índice hepatosomático (IHS), índice de grasa visceral (IGV) e índice víscerosomático (IVS). El experimento fue realizado en un diseño completamente al azar con cuatro tratamientos y cuatro repeticiones, cada una con cuatro individuos. A las variables P, LE, LT y K se les aplicó un análisis de covarianza (ANACOVA) con el fin de disminuir una posible influencia de los valores iniciales en la respuesta final. Los demás parámetros fueron analizados mediante análisis de varianza (ANAVA) y en los casos en que se presentaron diferencias significativas ($p < 0,05$), se

realizó comparación de medias a través de la prueba de Tukey (5%). Al final del ensayo, se calculó la sobrevivencia y el costo de la alimentación. Los resultados mostraron que no hubo diferencias significativas en la mayoría de los parámetros analizados. Sin embargo, se encontraron diferencias significativas en IHS, en el que T1:(-1:+1) presentó los menores valores y en TCE, donde T3:(-2:+3) fue significativamente más bajo; asimismo, hubo diferencias significativas en la hemoglobina y el hematocrito, parámetros en los cuales T1:(-1:+1) presentó los mayores valores. Por otro lado, el lactato y el colesterol mostraron diferencias significativas entre el grupo control y los grupos tratados. En el primer caso, el mayor valor se obtuvo en el grupo control; por otro lado el grupo control presentó el valor más bajo para colesterol. No se presentó mortalidad atribuible a ninguno de los tratamientos.

En cuanto al costo del alimento para todo el ciclo experimental, se establecieron los siguientes valores: Control: US\$ 11.13; T1: (-1:+1): US\$ 6.14; T2: (-3:+2): US\$ 6.15; T3: (-2:+3): US \$ 9.35.

Se concluyó que los juveniles de cachama blanca son capaces de adaptarse metabólicamente a la carencia parcial de alimento y optimizar la respuesta en su desempeño. Si bien es cierto que el crecimiento de los animales se ve disminuido debido a la limitación de espacio que se genera en un acuario, los resultados obtenidos permiten establecer que sería pertinente realizar estudios similares en campo, con el fin de evaluar el efecto de la restricción en condiciones reales de cultivo.

Palabras clave: Ayuno, cachama blanca, crecimiento compensatorio, fisiología de peces, *Piaractus brachypomus*, restricción alimenticia.

Abstract

The general purpose of this experiment was to evaluate the effect of food restriction on the metabolism and growth of cachama blanca juveniles and on the energy and protein content of their muscles. A group of 64 animals weighing 58.40 ± 6.56 g and total length 14.65 ± 0.75 cm was used. They were distributed in 16 tanks and were assigned at random the following treatments during 8 weeks. Control: daily feeding; Treatment 1 (T1:(-1:+1)): one day of fasting followed by one day of feeding; Treatment 2 (T2:(-3:+2)): three days of fasting followed by two days of feeding; and treatment 3 (T3:(-2:+3)): two days of fasting and three days of feeding. Food of 35% protein, supplied at 3% of the biomass twice a day was used. At the end of the experimental period the animals were anaesthetized, and blood samples were taken in order to evaluate different metabolic parameters (hemoglobin, hematocrit, glucose, total lipids, total plasmatic protein, lactate, triglycerides, and cholesterol) and hormonal parameters (insulin, T_3 , IGF-1 and cortisol). Later, the animals were sacrificed, weighed and measured. The entrails and liver were weighed too, and a portion of the white muscle was taken to determine protein and energy. The values of weight (W), standard length (SL), total length (TL) and weight of the entrails and liver were used in order to calculate: specific growth rate (SGR), condition factor (K), relative growth (RG), hepatosomatic index (HSI), visceral fat index (VFI) and visceralsomatic index (VSI). The experimental design was done at random with four treatments and four repetitions, each of four animals. Variables W, SL, TL and K applied a covariance analysis (ANOCOVA) in order to reduce the possible influence of the initial values in the final response. The other parameters were analyzed by a variance analysis (ANOVA) and in the cases in which there were significant differences ($p < 0.05$), a comparison of measurements was done through a Tukey test (5%). At the end of the experiment the survival and food cost were calculated. The results did not show any significant differences in most of the parameters analyzed. Nevertheless, there were significant differences in HSI, which had lowest values in T1:(-1:+1) and in SGR, which was significantly lower in T1:(-2:+3); there were also significant differences in the parameters of hemoglobin and, those parameters were higher in (T1:(-1:+1)). On the other hand, lactate and cholesterol showed significant differences in the control group and in the treatment groups. In the first case, the highest value was obtained in the control

group; cholesterol was the lowest in the control group. There was no mortality attributable to any of the treatments.

In regards to the food cost for the entire experimental cycle, the following values were established. Control: US\$ 11.13; T1:(-1:+1): US\$ 6.14; T2:(-3:+2): US\$ 6.15; T3:(-2:+3): US\$ 9.35.

It was concluded that the juveniles of cachama blanca are capable of adapting metabolically to the partial lack of food and optimize their performance response. Even though the growth of the animals is reduced due to the limitation of space of the tanks, the results obtained tell us that it would be necessary to carry out similar studies in ponds, in order to establish the effect of food restriction in real growing conditions.

Keywords: Compensatory growth, cachama blanca, fasting, fish physiology, food restriction, *Piaractus brachypomus*.

2.1 Objetivos

2.1.1 Objetivo general

Evaluar el efecto final de protocolos de la restricción de alimento sobre el desempeño fisiológico y productivo de juveniles de cachama blanca.

2.1.2 Objetivos específicos

- Observar en juveniles de cachama blanca el efecto de la restricción de alimento sobre algunas variables metabólicas.
- Determinar la condición fisiológica final y el perfil hormonal finales de juveniles de cachama blanca sometidos a restricción de alimento.
- Identificar una estrategia de restricción de alimento adecuada fisiológicamente para ser evaluada en condiciones de cultivo comercial.

2.2 Materiales y métodos

2.2.1 Localización

El experimento fue realizado en el Laboratorio de Ictiología de la Facultad de Medicina Veterinaria y de Zootecnia de La Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá (FMVZ-UN). Los análisis de química sanguínea y de hormonas se llevaron a cabo en el Laboratorio de Fisiología de Peces (FMVZ-UN), excepto el de lípidos totales en sangre, cuya determinación se realizó en el Laboratorio de Toxicología Acuática (FMVZ-UN). Los análisis de carcasa y del alimento se realizaron en el Laboratorio de Nutrición Animal (FMVZ-UN), con excepción de la energía que se llevó a cabo en Laboratorio de Nutrición Animal, de la Facultad de Ciencias Agropecuarias de la Universidad de La Salle.

2.2.2 Material experimental y tratamientos

Se utilizaron 64 juveniles de *Piaractus brachypomus* de $58,40 \pm 6,56$ g de peso y $14,65 \pm 0,75$ cm de longitud total, los cuales se dividieron aleatoriamente en 16 acuarios con

aireación y calefacción individual, en cada uno de los cuales fueron mantenidos 4 individuos, siendo asignados aleatoriamente a los siguientes tratamientos:

- Control: Alimentación todos los días
- T1:(-1:+1): 1 día de ayuno, 1 día de alimentación
- T2:(-3+2): 3 días de ayuno, 2 días de alimentación
- T3:(-2:+3): 2 días de ayuno, 3 días de alimentación

El experimento tuvo una duración de ocho semanas, tiempo durante el cual se suministró el alimento (según el tratamiento) hasta máximo el 3% de la biomasa, distribuido dos veces al día. La composición del alimento utilizado se presenta en la Tabla 2.1.

Tabla 2.1: Análisis proximal del alimento utilizado

Materia seca (%)	Proteína cruda (%)	Extracto etéreo (%)	Cenizas (%)	Fibra cruda (%)
90,11	35,4	3,51	4,53	3,71

2.2.3 Muestreos y análisis de muestras

Al culminar las ocho semanas de experimentación los animales fueron sometidos a ayuno durante 12 horas y posteriormente fueron capturados y anestesiados individualmente, utilizando benzocaína a razón de 75 ppm, para tomar muestras de sangre por punción en la vena caudal con jeringas con anticoagulante (EDTA). Una proporción de la sangre colectada se colocó en tubos capilares para determinación del hematocrito mediante centrifugación en micro centrífuga a 2500 x G, durante 5 minutos. Otra proporción se utilizó para determinación de hemoglobina por colorimetría utilizando Kit comercial Drabkin Spinreact®. La sangre restante se conservó a 4°C, para posterior centrifugación en centrifuga refrigerada a 2000 x G durante 10 minutos para separación del plasma el cual se dividió en tres alícuotas e inmediatamente fue congelado a -20°C para posteriores análisis.

Después de la colecta de sangre, los animales fueron sacrificados, pesados y medidos y se retiraron y pesaron las vísceras, el hígado y la grasa visceral. Posteriormente, las carcasas fueron congeladas, para luego ser secadas por liofilización y efectuar análisis de proteína (A.O.A.C., 1984) y de energía con utilización de bomba calorimétrica.

En el plasma fueron determinados los siguientes parámetros, siguiendo estrictamente la metodología recomendada por la empresa fabricante:

- Glucosa (Kit comercial colorimétrico Trinder GOD-POD Spinreact®)
- Lípidos totales (Kit comercial colorimétrico Sulfo-fosfo vainillina Spinreact®)
- Proteína total (Kit comercial colorimétrico Biuret Spinreact®)
- Lactato (Kit comercial enzimático LO-POD Spinreact®)
- Triglicéridos (Kit comercial enzimático GPO-POD Spinreact®)
- Colesterol (Kit comercial enzimático CHOD-POD Spinreact®)

Todos los análisis se realizaron utilizando un equipo analizador de química sanguínea Stat Fax 3300 Awareness Technology Inc.®

Las otras alícuotas de plasma se destinaron para la determinación de las siguientes hormonas, siguiendo las especificaciones planteadas por el fabricante:

- Insulina (Kit 10-1600 ACTIVE Insulin, Diagnostic Systems Laboratories, Inc.®)
- T₃ (Kit 10-3100S ACTIVE Total T3 EIA, Diagnostic Systems Laboratories, Inc.®)
- IGF-1 (DSL-10-2800 ACTIVE Non-Extraction IGF-1, Diagnostic Systems Laboratories, Inc.®)
- Cortisol (DSL-10-2000 ACTIVE Cortisol EIA, Diagnostic Systems Laboratories, Inc.®)

Dicha determinación se realizó mediante la técnica de Enzyme-Linked Immunosorbent Assay (ELISA), utilizando un equipo Stat Fax® 303+ Microstrip Reader Awareness Technology Inc.®

Con los valores de peso y longitud de los animales y peso de las vísceras e hígado fueron calculados los siguientes parámetros:

- Ganancia de peso:
GP = Peso final (g) – Peso inicial (g)

- Tasa de crecimiento específico:
 $TCE = (\ln \text{Peso final} - \ln \text{Peso inicial} / \text{tiempo}) * 100$
- Crecimiento relativo:
 $CR (\%) = (\text{peso final} - \text{peso inicial} / \text{peso inicial}) * 100$
- Factor de condición:
 $K = \text{Peso} / \text{longitud}^3$
- Índice viscerosomático:
 $IVS = 100 * [\text{peso de las vísceras (g)} / \text{peso corporal (g)}]$
- Índice hepatosomático:
 $IHS = 100 * [\text{peso del hígado (g)} / \text{peso corporal (g)}]$
- Índice de grasa visceral:
 $IGV = 100 * [\text{peso de la grasa visceral hígado (g)} / \text{peso corporal (g)}]$

Adicionalmente, se calculó la sobrevivencia, de acuerdo con la siguiente expresión:

- Sobrevivencia:
 $SOB = 100 * [\# \text{ de individuos finales} / \# \text{ de individuos iniciales}]$

Por otro lado, las condiciones físico-químicas de calidad de agua se monitorearon y se mantuvieron constantes dentro de los parámetros adecuados para la especie, según lo sugerido por González (2001).

Por último se determinó el costo del alimento en dólares sumando el costo del alimento consumido en todas las réplicas de cada tratamiento a lo largo de todo el periodo experimental.

2.2.4 Diseño experimental y análisis de resultados

El diseño experimental fue completamente al azar con cuatro tratamientos y cuatro repeticiones, a su vez cada repetición se compuso de 4 peces. La notación lineal del modelo se explica a continuación:

$$Y_{ij} = \mu + \alpha_i + \varepsilon_{ij}$$

Lo que representa:

Y_{ij} : Observación del pez j del tratamiento i.

μ : Media general

α_i : Efecto del i-ésimo tratamiento

ε_{ij} : Error

Para verificar si existían diferencias entre los tratamientos se realizaron análisis de varianza (ANAVA) con los datos obtenidos para cada parámetro analizado y en los casos en los que se encontraron diferencias significativas las medias fueron comparadas mediante una prueba de Tukey (5%).

Se comprobaron los supuestos del modelo:

- Homogeneidad del material experimental: el coeficiente de variación es menor a 35%.
- Varianza pequeña del error: el CMerror es menor que el CMmodelo
- Error con promedio 0: prueba t de Student
- Independencia del error: prueba d de Durbin-Watson
- Normalidad del error: prueba Shapiro-Wilk

A las variables P, LT, LE y K se les aplicó un análisis de covarianza (ANACOVA) con el fin de establecer una posible influencia de los valores iniciales en la respuesta final. Los análisis se realizaron con el programa estadístico SAS[®] v. 9.1.

2.3 Resultados

2.3.1 Química sanguínea

Los resultados mostraron que no hubo diferencias significativas para glucosa, lípidos totales, proteína total plasmática y triglicéridos (Tabla 2.2). Sin embargo, hubo diferencias

significativas en la hemoglobina (Figura 2.1) y el hematocrito (Figura 2.2), parámetros en los cuales T1 (-1:+1) presentó los mayores valores: $13,28 \pm 2,53$ g/dl y $37,68 \pm 1,32\%$, respectivamente. Por otro lado, el lactato y el colesterol mostraron diferencias significativas entre el grupo control y los grupos tratados; en el primer caso, el mayor valor se obtuvo en el grupo control (Figura 2.3); mientras que en el caso del colesterol, el grupo control, presentó el valor más bajo (Figura 2.4).

Figura 2.1: Valores medios \pm desviación estándar de hemoglobina en juveniles de cachama blanca sometidos a tres condiciones de restricción alimenticia. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos.

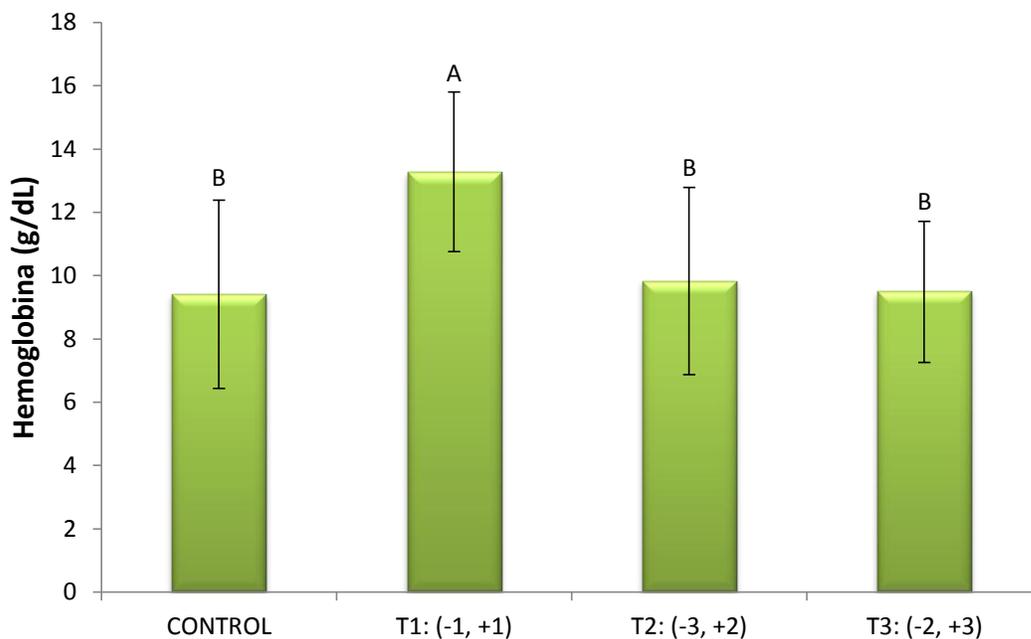


Tabla 2.2: Valores medios \pm desviación estándar de glucosa, proteína, lípidos totales y triglicéridos en juveniles de cachama blanca sometidos a tres condiciones de restricción alimenticia. No se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos.

Tratamiento	Glucosa (mmol/L)	Proteína (g/L)	Lípidos totales (mg/dL)	Triglicéridos (mg/dL)
Control	$4,84 \pm 0,46$	$3,10 \pm 0,14$	$1081,30 \pm 53,73$	$196,92 \pm 49,85$
T1: (-1, +1)	$4,67 \pm 0,79$	$3,26 \pm 0,80$	$1425,00 \pm 66,84$	$218,60 \pm 76,97$
T2: (-3, +2)	$4,51 \pm 0,35$	$3,09 \pm 0,30$	$1256,54 \pm 53,27$	$209,57 \pm 53,27$
T3: (-2, +3)	$4,68 \pm 0,31$	$3,24 \pm 0,32$	$1346,78 \pm 63,30$	$215,89 \pm 63,30$

Figura 2.2: Valores medios \pm desviación estándar de hematocrito en juveniles de cachama blanca sometidos a tres condiciones de restricción alimenticia. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos.

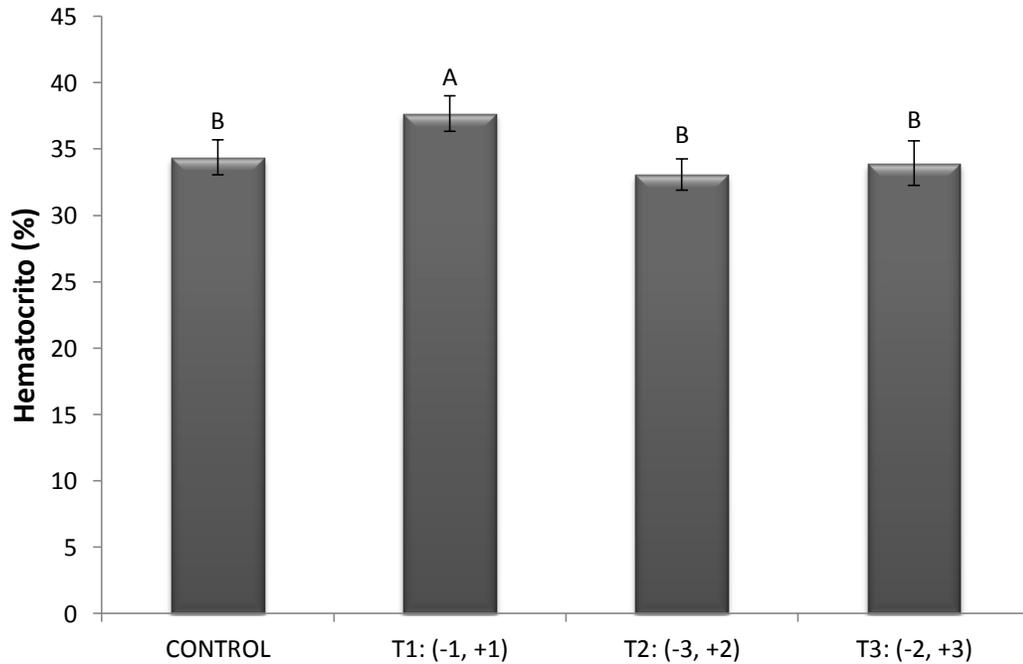


Figura 2.3: Valores medios \pm desviación estándar de lactato en juveniles de cachama blanca sometidos a tres condiciones de restricción alimenticia. Barras con letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos.

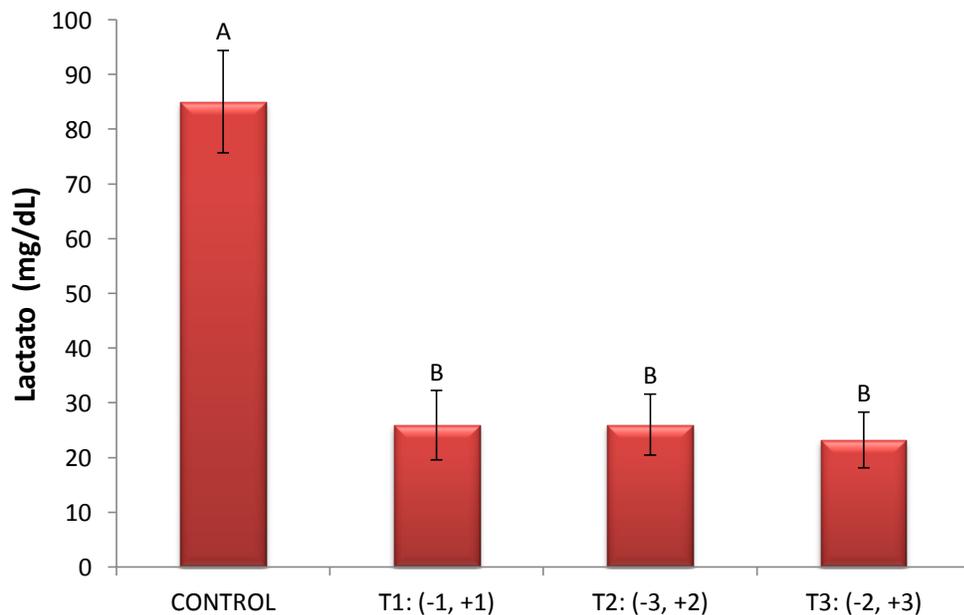
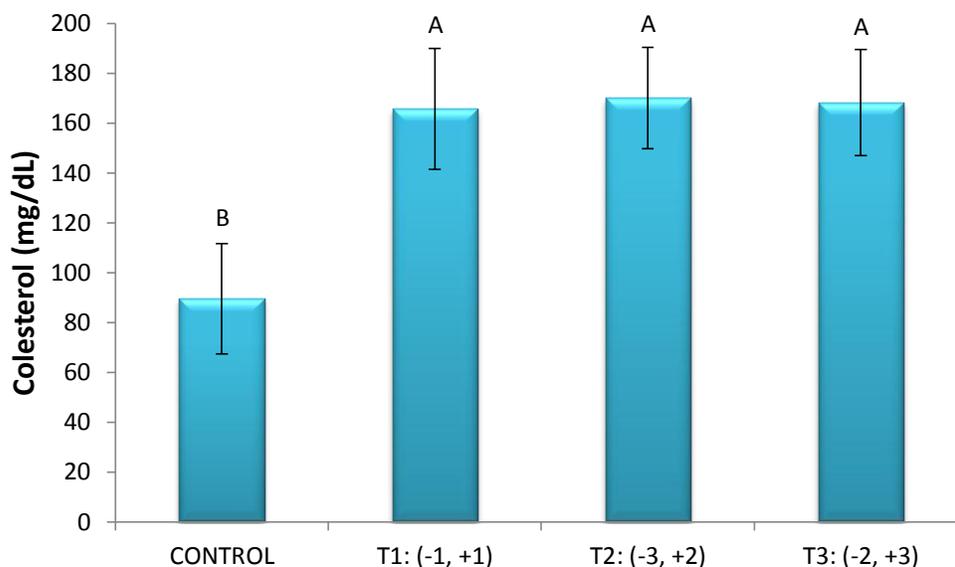


Figura 2.4: Valores medios \pm desviación estándar de colesterol en juveniles de cachama blanca sometidos a tres condiciones de restricción alimenticia. Barras con letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos.



2.3.2 Perfil hormonal

Los resultados de insulina, cortisol, T_3 e IGF-1 se presentan en la Tabla 2.3, pudiéndose observar que no hubo diferencias significativas ($p < 0,05$) en ninguna de ellas entre ninguno de los tratamientos, incluyendo el grupo control.

Tabla 2.3: Valores medios \pm desviación estándar de insulina, cortisol, T_3 e IGF-1 en juveniles de cachama blanca sometidos a tres condiciones de restricción alimenticia. No se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos.

Tratamiento	Insulina (mg/dL)	Cortisol (μ g/dL)	T_3 (ng/dL)	IGF-1 (ng/dL)
Control	67,50 \pm 4,30	18,00 \pm 1,64	45,57 \pm 2,05	34,25 \pm 1,67
T1: (-1, +1)	70,30 \pm 3,40	20,34 \pm 1,58	42,34 \pm 2,58	32,33 \pm 1,54
T2: (-3, +2)	65,40 \pm 5,70	21,54 \pm 1,52	46,14 \pm 2,27	35,28 \pm 1,30
T3: (-2, +3)	69,00 \pm 1,60	19,90 \pm 1,10	45,23 \pm 2,13	34,30 \pm 1,32

2.3.3 Parámetros productivos e índices

No se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$) para GP, CR, K, IVS e IGVS (Tabla 2.4); no obstante, hubo diferencias significativas en IHS (Figura 2.5), en el que T1: (-1:+1) presentó el menor valor y en TCE (Figura 2.6), donde T3: (-2:+3) fue significativamente más bajo. En cuanto al costo del alimento para todo el ciclo experimental (Figura 2.7), fue evidente un ahorro en el suministro de alimento a lo largo de todo el ciclo experimental, al comparar el control con respecto a los tres tratamientos, en los tratamientos el costo del alimento suministrado estuvo entre el 55,16% y el 57,05% del alimento total suministrado a los controles.

Tabla 2.4: Valores medios \pm desviación estándar de GP, CR, K, IGV e IVS e para juveniles de cachama blanca sometidos a tres condiciones de restricción alimenticia. No se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos.

Tratamiento	IVS (%)	GP (g)	CR (%)	K
Control	9,89 \pm 0,43	20,62 \pm 4,64	22,10 \pm 3,05	1,36 \pm 0,03
T1: (-1:+1)	9,52 \pm 1,34	17,60 \pm 3,58	19,70 \pm 3,58	1,32 \pm 0,09
T2: (-3:+2)	9,47 \pm 1,57	18,31 \pm 3,52	18,99 \pm 3,27	1,44 \pm 0,05
T3: (-2:+3)	9,89 \pm 1,06	19,80 \pm 3,10	18,82 \pm 3,30	1,36 \pm 0,10

Figura 2.5: Valores medios \pm desviación estándar de IHS en juveniles de cachama blanca sometidos a tres condiciones de restricción alimenticia. Barras con letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos.

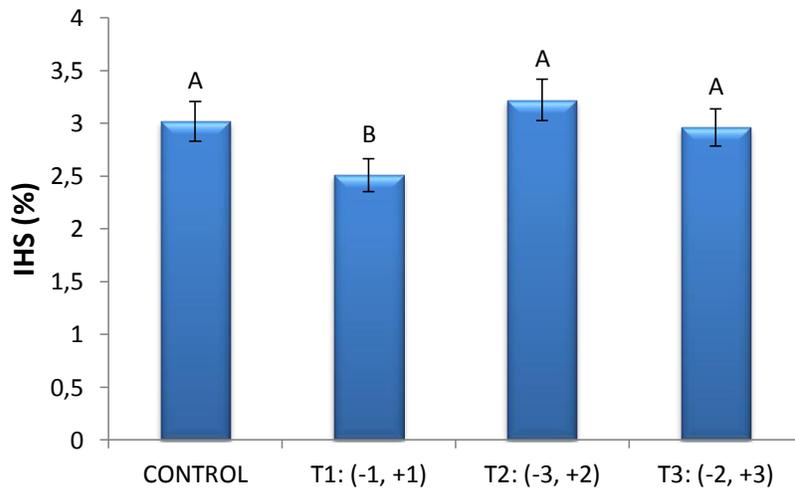


Figura 2.6: Valores medios \pm desviación estándar de TCE en juveniles de cachama blanca sometidos a 3 condiciones de restricción alimenticia. Barras con letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos.

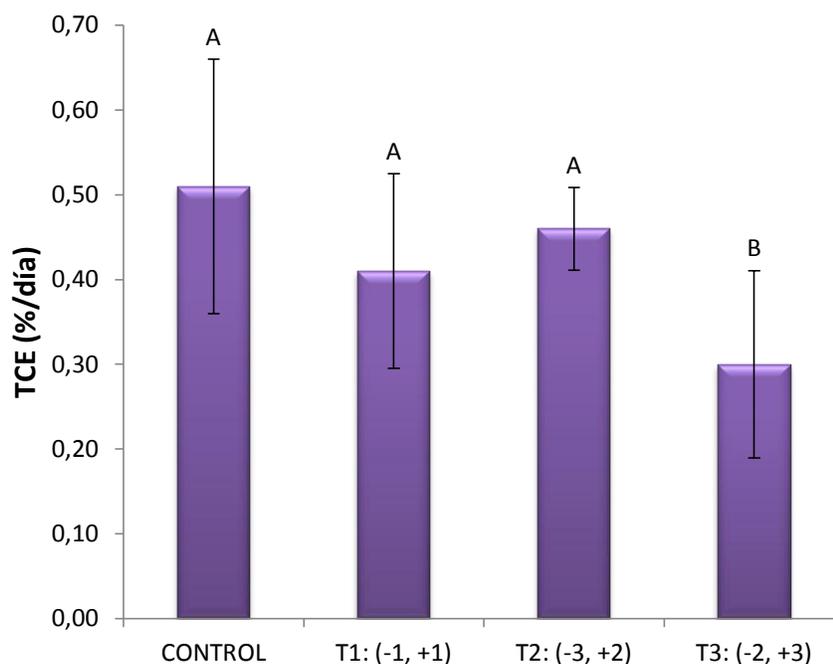
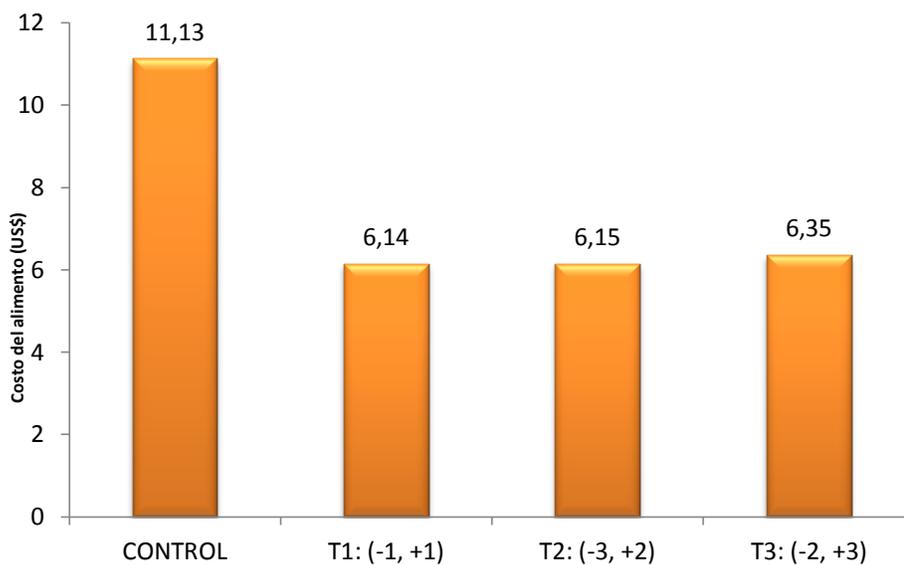


Figura 2.7: Costo total del alimento utilizado en los diferentes tratamientos



2.3.4 Proteína y energía del músculo blanco

Los resultados de proteína y energía en músculo se presentan en la Tabla 2.5. En ninguno de los dos parámetros hubo diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos.

Tabla 2.5: Valores medios \pm desviación estándar de proteína y energía en el músculo de cachama blanca.

Tratamiento	Proteína cruda (%)	Energía bruta (cal/g)
Control	76,60 \pm 1,02	4678,38 \pm 212,50
T1: (-1, +1)	74,90 \pm 0,98	4783,84 \pm 188,29
T2: (-3, +2)	72,30 \pm 1,23	4579,78 \pm 198,31
T3: (-2, +3)	74,64 \pm 1,00	4413,10 \pm 178,00

* Valores con base en materia seca de laboratorio.

2.4 Discusión de resultados

Los resultados mostraron que no hubo diferencias significativas para triglicéridos, lípidos totales, glucosa y proteína total plasmática. Al comparar los valores de triglicéridos y lípidos totales con los niveles basales de *Piaractus mesopotamicus* (Almeida *et al.*, 2009) y de otras especies de peces tropicales (Sutharshiny y Sivashanthini, 2011) se observó que los encontrados en el presente ensayo fueron superiores. En cuanto a la glucosa, se encontraron valores levemente superiores a los basales de *P. mesopotamicus*, mientras que para proteínas totales los niveles fueron menores que para dicha especie (Almeida *et al.*, 2009).

En el caso de los triglicéridos y los lípidos totales, se esperaba que se presentaran disminuciones drásticas cuando los animales se sometieran a restricción de alimento (Pérez-Jiménez *et al.*, 2007), debido a que la primera fuente energética a la que el pez acude es a la de origen lipídico. No obstante, probablemente los tratamientos utilizados no fueron tan drásticos para ocasionar una movilización significativa de tales componentes. Lo más probable entonces es que los peces hayan acudido a otra fuente de energía (diferente a los lípidos), lo cual aunque poco usual, puede presentarse en algunas especies (Echevarría *et al.*, 1997). Tal resultado se evidenció en los valores de

colesterol (otra fuente energética de origen lipídico), en los que sorprendentemente se observó que en todos los grupos tratados se presentaron valores significativamente superiores a los del grupo control, lo cual podría sugerir que en los animales sometidos a restricción se presentó una gran producción endógena (de origen hepático), mientras que en aquellos que recibieron alimento constante (control) probablemente se obtuvo el colesterol del alimento recibido (Engelhardt, 2006), manteniéndolo en niveles normales y estables, sin necesidad de acudir a reservas. Sin embargo, este resultado es contrario al esperado y haría suponer que la fuente energética utilizada ante la falta de alimento, fuese entonces la glucosa, la cual sin embargo, no presentó diferencias significativas entre los tratamientos, aunque los valores numéricos fueron inferiores en todos los grupos tratados al ser comparados con el control, lo cual permitiría suponer que la vía metabólica que los peces utilizaron para ajustarse a la restricción, probablemente fue la vía del glucógeno, componente que desafortunadamente no fue determinado en este ensayo. A pesar de lo anterior, varios autores han reportado que animales sometidos a restricción de alimento presentan valores aumentados de lípidos totales, triglicéridos y colesterol cuando son sometidos a realimentación (Figueiredo-Garutti *et al.*, 2002), situación que parcialmente explicaría los resultados aquí hallados, pues el muestreo se realizó solamente el último día del ensayo y no en periodos intermedios que tal vez hubiesen permitido entender mejor el metabolismo energético y la utilización de energía proveniente de fuentes lipídicas por parte de los animales. Cabe anotar, que en animales con restricciones de tipo cualitativo (menor calidad de alimento) se han reportado valores superiores en los componentes lipídicos, que en aquellos que reciben alimento de mejor calidad (Pérez-Jiménez *et al.*, 2007).

Respecto a la proteína plasmática, los resultados difieren de los encontrados por Hung *et al.* (1997) y Pottinger *et al.* (2003), según los cuales deberían encontrarse disminuciones importantes en los animales restringidos, pues estarían utilizando la proteína para suplir sus necesidades energéticas ante la ausencia de alimento. No obstante, como se mencionó, aparentemente la vía energética que los peces utilizaron fue otra y el nivel de proteína fue preservado a lo largo del ensayo, corroborando los resultados presentados por Power *et al.* (2000), según los cuales, los niveles de proteínas plasmáticas se deben mantener estables aún en periodos de restricción de alimento.

En el caso del lactato se presentaron diferencias significativas entre los tres grupos restringidos al compararlos con el grupo control, lo cual explicaría una de las vías metabólicas utilizadas por los animales experimentales para soportar la restricción de alimento, debido a que en los peces, la regulación del uso del lactato se lleva a cabo a nivel del cerebro dependiendo, entre otros aspectos, del régimen alimenticio del animal, haciendo que el lactato pueda ser utilizado como fuente de energía en situaciones de ausencia de alimento (Soengas *et al.*, 1998; Soengas y Aldegunde, 2002). La disminución marcada de lactato en los animales de los grupos restringidos, puede significar que el ajuste metabólico de los animales ante la falta de alimento, se llevó a cabo gracias al lactato, tal como ocurre en otras especies sometidas a restricción alimenticia (Hemre *et al.*, 1990; Blasco *et al.*, 1992; Soengas *et al.*, 1996). La reducción de la concentración sérica de lactato podría estar relacionada con la mayor demanda de sustratos energéticos a nivel hepático (para la síntesis de glucosa), lo que explicaría la no existencia de diferencias significativas en los niveles de glucosa circulantes y corroboraría aún más el hecho de que el glucógeno hepático tuvo participación importante en el proceso fisiológico de ajuste a la restricción.

En cuanto al hematocrito y la hemoglobina se encontraron valores superiores a los reportados para *Piaractus mesopotamicus* (Almeida *et al.*, 2009), siendo que en ambos parámetros hubo diferencias significativas, observándose los mayores valores en el T1 (-1:+1). Este resultado pareciera estar asociado más a una condición individual de los animales al momento de la especie que a un efecto directo de la restricción, pues en los grupos sometidos a mayor restricción no se presentaron diferencias respecto al control. Lo esperado era que, los dos parámetros deberían aumentar ante condiciones adversas como un mecanismo de mejorar la captación de oxígeno a la sangre para mantener la homeostasis de los animales, sin embargo, los demás parámetros evaluados demuestran que tal condición estaba siendo preservada, motivo que justifica aún más el hecho de que los resultados encontrados sean aislados y que se puedan deber a oscilaciones propias de la especie, las cuales pueden provenir de diferentes causas (p. e. mayor volumen de los eritrocitos) (Lagardère *et al.*, 1998). En el caso del hematocrito, el resultado se podría soportar en la teoría de Cho (2005), la cual indica que dicha variable no siempre está asociada a la restricción de alimento, lo cual dificulta la interpretación de su lectura en experimentos que utilicen tal proceso. Sin embargo, a pesar de la aparente

no relación de este parámetro con el proceso de restricción, es importante señalar que en varias especies, el mismo es utilizado como indicativo importante de la respuesta fisiológica ante condiciones de falta de alimento (Gillis y Ballantyne, 1996; Rios *et al.*, 2005; Abdel *et al.*, 2006), motivo por el cual no se puede descartar su utilización como indicador fisiológico importante. Respecto a la hemoglobina, el resultado encontrado en el T1 (-1:+1) concuerda parcialmente con el presentado por Rios *et al.* (2005), quienes afirman que la hemoglobina aumenta con la restricción. No obstante, tal situación solo se verificó en uno de los grupos restringidos, por lo que el nivel de hemoglobina se asoció más a las variaciones propias del hematocrito, ya que los valores de estas dos variables, en todos los casos y en todos los animales tienen relación estrecha y directa.

A nivel hormonal no se encontraron diferencias significativas entre ningún tratamiento para ninguno de los parámetros evaluados (insulina, cortisol, T₃ e IGF-1), lo que corrobora una vez más que los animales lograron un ajuste en su metabolismo para soportar la condición de falta de alimento. En el caso de la insulina, los resultados son similares a los de Figueiredo-Garutti *et al.* (2002), en juveniles de *Brycon cephalus* sometidos a alimentación y ayuno, los cuales al igual que en el presente ensayo, pudieron mantener el equilibrio de la insulina circulante, manteniéndolos en niveles normales. Según Murat *et al.* (1981), tal situación guardaría relación directa con el nivel de glucosa y de proteínas plasmáticas (que tampoco presentaron diferencias). No obstante, sería de esperar que los niveles estuvieran disminuidos en los grupos restringidos (Silverstein y Plisetskaya, 2000; Larsen *et al.*, 2001) y solo aumentarían cuando la alimentación se restableciera (Thorpe e Ince, 1976), hecho que comprueba una vez más que el periodo de ayuno no fue lo suficientemente prolongado para desencadenar tal proceso.

Respecto al IGF-1, a pesar de que se ha reportado su disminución como consecuencia de la restricción de alimento (Monserrat *et al.*, 2007), los valores normales se restituyen durante la realimentación, observándose correlación directa con el crecimiento de los peces, y principalmente con el crecimiento compensatorio expresado durante la fase de realimentación; lo anterior está de acuerdo con los presentes resultados en los que los valores de IGF-1, fueron normales y sin diferencias significativas al final de la fase experimental, tal como lo reportan Imsland *et al.* (2008). Sin embargo, en otros estudios se han reportado elevaciones en los niveles de IGF-1 en peces sometidos a ayuno

(Sumpter *et al.*, 1991; Small *et al.*, 2002) o drásticas disminuciones (Uchida *et al.*, 2003). Tales resultados indicarían que la liberación de IGF-1 estaría mediada por múltiples factores y que no necesariamente la disponibilidad de alimento sería quien determinara su nivel. Con relación a la T_3 , es de esperarse un descenso significativo en su nivel ocasionado por la restricción alimenticia, con subsecuente normalidad cuando la realimentación aparece (Gaylord *et al.*, 2001). En este ensayo, los niveles se encontraron normales y sin diferencias, debido probablemente a que no hubo un periodo de realimentación propiamente dicho, sino que los ciclos de ayuno y alimentación fueron aplicados de manera continua y alternada, facilitando al pez el ajuste fisiológico necesario para afrontar tal evento.

En cuanto al cortisol, como indicador de estrés, se podría afirmar que aparentemente la restricción de alimento de la manera como fue ofrecida no ocasionó estrés a los animales, ya que los mismos se adaptaron fisiológicamente a la falta de alimento, llevando a cabo los ajustes metabólicos que ello implica. Entre dichos ajustes, los peces fueron capaces de disminuir su demanda energética, uno de cuyos mediadores es el cortisol (Takei y Loretz, 2006). A pesar de no haberse verificado cambios en el cortisol circulante en el presente ensayo, en algunos casos se han reportado disminuciones importantes (Small, 2005), como mecanismo adaptativo de las especies y en otros elevaciones marcadas en sus niveles, como respuesta al estrés generado por la falta de alimento (Barcellos *et al.*, 2010), el cual solo se supera cuando las condiciones de alimentación retornan a la normalidad.

En cuanto a los parámetros productivos, no se encontraron diferencias significativas para GP, CR, K, IGV e IVS, lo cual indica que los animales fueron capaces de presentar crecimiento compensatorio. No obstante, su expresión fue parcial, lo cual difiere de los resultados de Zhu *et al.* (2005), en *Leiocassis longirostris*, especie en la cual la compensación es completa. Al respecto varios autores mencionan, que para que la compensación sea total, los periodos de restricción deben ser más prolongados y perfectamente diferenciados de los periodos de realimentación, durante los cuales las tasas de crecimiento serán mayores y se alcanzará el crecimiento compensatorio completo, tal como ha sido comprobado en varias especies de peces (Rueda *et al.*, 1998; Qian *et al.*, 2000; Tian y Qin, 2003), en las cuales la restricción se lleva a cabo de

manera completa durante mínimo tres semanas. Los resultados aquí encontrados son similares a los de Reigh *et al.* (2006) en juveniles de *Ictalurus punctatus*, en los cuales la ganancia de peso y el factor de condición fueron similares entre animales alimentados y restringidos, pero el peso final de estos últimos fue menor, como consecuencia de que la tasa de crecimiento específico en uno de los grupos de animales restringidos fue más baja, tal como ocurrió en el presente ensayo en el T3: (-2:+3), en el cual la TCE fue significativamente menor a la de los demás grupos, situación que estaría en contraposición de la presentada por Ali *et al.* (2003), según la cual las TCE son mayores en animales que se han sometido a ayuno. Autores como Reigh *et al.* (2006) ya habían demostrado que no siempre sucede de esa manera, al comprobar que la TCE de animales ayunados presenta valores significativamente menores con respecto a animales que reciben alimento y que los animales restringidos no son capaces de alcanzar el peso corporal de los animales alimentados constantemente. Sin embargo, Young *et al.* (2005) sí demostraron esa tasa de crecimiento acelerada en juveniles de *Salmo salar*, en los cuales la TCE fue significativamente mayor, permitiendo a los animales alcanzar un tamaño igual al de los peces que no se sometieron a restricción.

En las especies que exhiben crecimiento compensatorio completo y acelerado, generalmente se acude a todas las fuentes energéticas disponibles por el organismo, principalmente a aquellas a nivel hepático, es así que en ocasiones se pueden encontrar diferencias importantes en el IHS, tal como ocurrió en el T1 (-1:+1), en el cual hubo un IHS significativamente menor, probablemente como consecuencia del ajuste metabólico que realizaron los peces para mantener la homeostasis durante el ayuno (Echevarría *et al.*, 1997). Sin embargo, este hecho no se presentó en los demás grupos tratados, lo que desvirtuaría tal afirmación y los resultados más bien se podrían explicar de acuerdo a Nikki *et al.* (2004), quienes en *Oncorhynchus mykiss*, afirman que el IHS no tiene variación a pesar del régimen de alimentación ofrecido.

Con relación a la proteína y energía en músculo, los resultados no revelaron diferencias significativas al final del experimento, lo cual concuerda con lo planteado por Zhu *et al.* (2005), en *Leiocassis longirostris*, quienes demostraron que no hubo diferencias significativas para proteína y energía en músculo en animales sometidos a restricción alimenticia. Tal situación se debe fundamentalmente a que la aplicación de la restricción

no fue prolongada y los peces no necesitaron movilizar grandes reservas energéticas ni de proteína para mantenerse (Méndez y Wieser, 1993; Echeverría *et al.*, 1997). Situación contraria ocurriría si los animales se someten a ayunos completos y prolongados.

2.5 Conclusiones

- Ante la falta de alimento, la vía de degradación del lactato se presenta como el ajuste fisiológico más importante para mantener el metabolismo energético.
- Los juveniles de cachama blanca no exhiben ningún cambio fisiológico indicador de estrés derivado de la carencia parcial de alimento.
- En términos de proteína y energía, la restricción alimenticia no afecta la composición del carcasa.

3. Evaluación de la restricción alimenticia y el crecimiento compensatorio en estanque

Resumen

Con el propósito de evaluar el efecto de la restricción de alimento sobre algunas variables fisiológicas de la cachama blanca (*Piaractus brachyomus*) se diseñó un experimento utilizando 177 juveniles ($212,58 \pm 12,07$ g) de la especie, distribuidos en dos estanques y asignados al azar a los siguientes tratamientos: T1: alimentación todos los días y T2: alimentación un día sí y un día no. El experimento se dividió en dos periodos, inicial (del día 1 al 42) y final (del día 43 al 84). Se realizaron colectas de sangre los días 1, 28, 42, 56, 70 y 84 de 7 animales de cada tratamiento para determinación de hematocrito, hemoglobina, glucosa, lactato, proteína, triglicéridos y colesterol plasmáticos y cortisol e insulina séricos. Posteriormente, los animales fueron pesados (peso total) y medidos (longitud total y estándar). Luego fueron sacrificados para retirar el hígado, las vísceras y la grasa visceral, con el propósito de calcular los índices hepato-somático (IHS), víscero-somático (IVS) y de grasa visceral (IGV). El diseño experimental fue completamente al azar con estructura jerárquica de dos factores; para el análisis de los datos se utilizó un análisis de varianza (ANOVA) y en los casos en que hubo diferencias significativas se empleó la prueba de Tukey-Kramer para la comparación de medias. Al final del ensayo, los animales muestreados fueron fileteados para realizar análisis proximal y de energía de los filetes obtenidos con el fin de evaluar la calidad del producto final. Para estos análisis el diseño experimental fue completamente al azar con dos tratamientos y siete repeticiones y los valores obtenidos también se sometieron a ANOVA. Los resultados mostraron que para triglicéridos, colesterol y cortisol no hubo diferencias significativas entre los tratamientos en ninguno de los tiempos de colecta. Sin embargo, en el hematocrito se presentó diferencia significativa entre los tratamientos en los días 56 y 84, siendo superior en T1 en el día 56 e inferior en el día 84. La hemoglobina fue superior en el T1 en los días 1 y 42, no existiendo diferencias entre los

tratamientos en los demás tiempos de muestreo. Respecto a la glucosa, la insulina y el lactato, se encontraron diferencias significativas el día 28, en el cual las dos primeras fueron superiores en el T1, mientras que el lactato lo fue en el T2. Finalmente, la proteína plasmática tuvo un aumento significativo en el T1 el día 42 el cual se mantuvo hasta el día 56, volviendo a la normalidad en el muestreo posterior (día 70) y manteniéndose así hasta el final del ensayo.

En cuanto a las variables de peso y longitud, aunque se presentaron diferencias significativas en peso los días 42 y 70 y en longitud (total y estándar) el día 42, al final del experimento no hubo diferencias significativas entre los tratamientos. No obstante, los índices hepato y víscero somáticos sí presentaron diferencias significativas al concluir el ensayo, siendo superiores en T1. El índice de grasa visceral no presentó diferencias entre los tratamientos durante ese día, a pesar de haberlas presentado en todos los demás muestreos con excepción del día 28. Los parámetros del análisis proximal y la energía del filete no presentaron diferencias entre los tratamientos. Se puede concluir que una restricción alimenticia del 50% (un día de alimentación y un día de ayuno) en juveniles de cachama blanca, no afecta la condición fisiológica de los animales, lo que posibilitaría que soporten condiciones de falta de alimento, sin ningún daño importante en su metabolismo ni en la composición del producto final.

Abstract

An experiment was carried out in order to evaluate the effect of food restriction on some physiological variables of cachama blanca (*Piaractus brachypomus*). 177 juveniles (212.58 ± 12.07 g) were distributed in two ponds and assigned the following treatment at random: T1: daily feeding and T2: one day of fasting followed by one day of feeding.

The experiment was divided in two periods: the initial one (from days 1 to 42) and the final one (from days 43 to 84). Blood samples were taken on days 1, 28, 42, 56, 70 and 84 of the treatment, on day 84, 7 animals from each treatment were used to determine hematocrit, hemoglobin, glucose, lactate, protein, plasmatic triglycerides and cholesterol, and serum cortisol and insulin. Later, the animals were weighed (total weight) and measured (total and standard length). The animals were then sacrificed to remove the liver, viscera, and visceral fat in order to calculate the hepatosomatic (HSI), visceralsomatic (VSI) and visceral fat (VFI) indexes. The experimental design was done at random with a hierarchical structure of two factors. A variance analysis (ANOVA) was used to process the data and in the cases that significant differences were found a Tukey-Kramer test was used to compare the measurements. At the end of the experiment, the animals used were cut in fillets in order to analyze energy and proximal analysis. The experimental design of these analyses was done at random with two treatments and seven repetitions; the values obtained were processed with ANOVA. There were no significant differences among the treatments in the measurements of triglycerides, cholesterol and cortisol in any of the sample collection times. Nevertheless the hematocrit showed a significant difference among the treatments of days 56 and 84; it was higher in T1 at day 56 and lower at day 84. The hemoglobin was higher in T1 at days 1 and 42; there were no differences among the other times of sample recollection. The glucose, insulin and lactate showed significant differences at day 28; that day the first two were higher in T1, while the lactate was higher in T2. Finally, the plasmatic protein had a significant increase in T1 in day 42 which was steady until day 56, it came back to normal during the next sample recollection (day 70) and was steady until the end of the experiment.

In reference to the weight and length variables, although there were important differences in the weight in days 42 and 70 and in length (total and standard) in day 42, at the end of the experiment there were not important differences among the treatments. Nevertheless, the hepatic-somatic and visceral-somatic indexes did show important differences at the end of the experiment; they were higher in T1. The visceral fat index did not show any differences among the treatments of that day, in spite of having differences in all the other days of sample recollection, except in day 28. The parameters of proximal analysis and energy did not show differences among the treatments. It can be concluded that a food restriction of 50% (one day of fasting followed by one day of feeding) in juveniles of white cachama does not affect the physiological condition of the animals, which would allow them to endure lack of food, without any important damage to their metabolism or the composition of the final product.

3.1 Objetivos

3.1.1 Objetivo general

Evaluar el efecto de un protocolo de restricción de alimento sobre la dinámica hormonal y fisiológica de juveniles de cachama blanca.

3.1.2 Objetivos específicos

- Observar en juveniles de cachama blanca en condiciones de cultivo el efecto de la restricción de alimento sobre algunas variables metabólicas.
- Determinar las dinámicas de condición fisiológica y perfiles hormonales de juveniles de cachama blanca en condiciones de cultivo sometidos a restricción de alimento.

3.2 Materiales y métodos

3.2.1 Localización

El experimento fue desarrollado en la Estación Piscícola La Terraza, adscrita a la Facultad de Medicina Veterinaria y de Zootecnia de la Universidad Nacional de Colombia, ubicada en Villavicencio (Meta-Colombia). Los análisis de laboratorio fueron llevados a cabo en los Laboratorios Clínico, de Fisiología de Peces y de Nutrición Animal de la misma facultad.

3.2.2 Material experimental y tratamientos

Fueron utilizados 177 juveniles ($212,58 \pm 12,07$ g y $22,43 \pm 0,40$ cm) de cachama blanca obtenidos de un mismo lote, los cuales fueron distribuidos en dos estanques a una densidad de siembra de $1,25$ peces/m³ y asignados al azar a los siguientes tratamientos:

- Tratamiento 1 (T1): alimentación todos los días
- Tratamiento 2 (T2): alimentación un día sí y un día no

La alimentación se ofreció según cada tratamiento, al 3% de la biomasa durante las primeras 4 semanas (hasta el día 28) y al 2,5% durante el resto del experimento (días 29 a 84), ofreciendo tres raciones diarias. La composición del alimento utilizado se presenta en la Tabla 3.6.

Tabla 3.6: Análisis proximal del alimento utilizado.

Nutriente	Cantidad (%)*
Proteína cruda	31,36
Extracto etéreo	4,14
Fibra cruda	5,88
Cenizas	11,97

*Valores con base en Materia Seca (90,33%)

3.2.3 Muestréos y análisis de muestras

El experimento se dividió en dos periodos: inicial (del día 1 al 42) y final (del día 43 al 84). Dentro de cada periodo se realizaron tres muestréos así:

- Periodo inicial: días 1, 28 y 42
- Periodo final: días 56, 70 y 84

En cada muestréo, 7 animales de cada tratamiento fueron anestesiados (Eugenol[®]: 50 ppm), para realizar colectas de sangre por punción en la vena caudal, para determinación del hematocrito, mediante microcentrifugación a 2500 x G durante 5 minutos y hemoglobina, utilizando un analizador hematológico automatizado Nihon Kuhkohben[®] Z354.

Posteriormente, la sangre restante fue centrifugada durante 10 minutos a 2000 x G para obtener el plasma y suero en donde fueron determinados los siguientes parámetros, siguiendo siempre la metodología establecida por el fabricante, detallada en el inserto de cada prueba:

- Proteína total plasmática: en refractómetro digital PCE Instruments[®] DRC-2. Según la metodología establecida por el fabricante del equipo.

- Glucosa, lactato, triglicéridos y colesterol: en analizador Vitros DT60II y sus módulos complementarios Vitros DTSII y Vitros DTEII, según protocolos de control de calidad establecidos por Jhonson & Jhonson®.
- Cortisol e insulina séricos: mediante la técnica de Enzyme-linked Immunosorbent Assay (ELISA) utilizando un equipo Stat Fax® 303 de Awareness Technology Inc®.

Después de tomadas las muestras de sangre, los animales fueron pesados (peso total) y medidos (longitud total y estándar). Luego fueron sacrificados para retirar el hígado, las vísceras y la grasa visceral, con el propósito de calcular los índices hepato-somático (IHS), víscero-somático (IVS) y de grasa visceral (IGV), de acuerdo a las siguientes expresiones matemáticas:

- $IHS = 100 * [\text{Peso hígado (g)}/\text{Peso animal (g)}]$
- $IVS = 100 * [\text{Peso vísceras (g)}/\text{Peso animal (g)}]$
- $IGV = 100 * [\text{Peso grasa visceral (g)}/\text{Peso animal (g)}]$

Adicionalmente, al final del ensayo (día 84), se retiró una porción de músculo (filete) y se conservó a -70°C para realización de análisis bromatológico y de energía, de acuerdo a las metodologías estandarizadas de la A.O.A.C. (1984).

3.2.4 Diseño experimental y análisis de resultados

El diseño experimental fue completamente al azar con estructura jerárquica de dos factores, cuyo modelo lineal es el siguiente:

$$Y_{ijkl} = \mu + \alpha_i + \beta_j (\alpha_i) + \gamma_k (\alpha_i + \beta_j) + \theta_l (\alpha_i + \beta_j * \gamma_k)$$

Lo que representa,

Y_{ijkl} : Observación del pez l del tratamiento i media en el periodo j del muestreo k

μ : Media general

α_i : Efecto del i-ésimo tratamiento.

$\beta_j (\alpha_i)$: Efecto del periodo j anidado en el tratamiento i.

γ_k ($\alpha_i\beta_j$): Efecto del día de muestreo k anidado en el tratamiento i y en el periodo j

θ_λ ($\alpha_i\beta_j * \gamma_k$): Efecto del pez l anidado en el k -ésimo muestreo en el i -ésimo tratamiento y en el j -ésimo período (error de muestreo)

Para el análisis de los datos se utilizó un análisis de varianza (ANAVA) y en los casos en que hubo diferencias significativas se empleó la prueba de Tukey-Kramer para la comparación de medias.

En el caso del análisis proximal de los filetes, el diseño experimental fue completamente al azar con dos tratamientos y siete repeticiones. Los valores obtenidos también se sometieron a ANAVA y comparación de medias a través de la prueba de Tukey (5%).

Los supuestos de los modelos experimentales fueron material experimental homogéneo, error de muestro como variable independiente y aleatoria, normalidad y homogeneidad de varianzas. Para su verificación se utilizaron las pruebas de Shapiro-Wilk y de Levene, respectivamente (Martínez y Martínez, 1997). Todos los análisis se realizaron utilizando el paquete estadístico SAS® V8.0

3.3 Resultados

3.3.1 Parámetros sanguíneos

Los resultados mostraron que para triglicéridos y colesterol no hubo diferencias significativas entre los tratamientos en ninguno de los tiempos de colecta. De igual manera, el cortisol se mantuvo constante y sin diferencias significativas entre los dos tratamientos durante todo el ensayo (Tabla 3.7).

Sin embargo, en el hematocrito se presentó diferencia significativa entre los tratamientos en los días 56 y 84, siendo superior en T1 en el día 56 e inferior en el día 84 (Figura 3.8).

La hemoglobina (Figura 3.9) fue superior en el T1 en los días 1 y 42, no existiendo diferencias entre los tratamientos en los demás tiempos de muestreo. Respecto a la

glucosa (Figura 3.10), la insulina (Figura 3.11) y el lactato (Figura 3.12), presentaron diferencias significativas el día 28, día en el cual las dos primeras fueron superiores en el T1, mientras que el lactato lo fue en el T2.

Tabla 3.7: Valores medios \pm desviación estándar de triglicéridos, colesterol y cortisol en juveniles de cachama blanca sometidos a dos condiciones de manejo alimenticio. No se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos.

Variable	Periodo	Día	T1	T2
Triglicéridos (mmol/L)	Inicial	1	2,84 \pm 0,54	2,80 \pm 0,45
		28	3,04 \pm 0,80	3,16 \pm 0,59
		42	3,08 \pm 0,41	3,20 \pm 0,55
	Final	56	3,28 \pm 0,50	3,42 \pm 0,50
		70	3,43 \pm 0,71	4,00 \pm 0,81
		84	4,23 \pm 0,76	3,96 \pm 0,40
Colesterol (mmol/L)	Inicial	1	4,49 \pm 0,15	4,86 \pm 0,21
		28	5,18 \pm 0,30	5,22 \pm 0,41
		42	5,43 \pm 0,48	5,13 \pm 0,62
	Final	56	5,23 \pm 0,49	5,01 \pm 0,25
		70	5,16 \pm 0,35	4,94 \pm 0,41
		84	5,18 \pm 0,42	4,83 \pm 0,36
Cortisol (μ g/dL)	Inicial	1	19,18 \pm 2,76	21,02 \pm 2,87
		28	22,05 \pm 2,59	22,05 \pm 2,12
		42	19,87 \pm 2,76	20,01 \pm 3,71
	Final	56	18,33 \pm 2,55	20,20 \pm 2,23
		70	22,66 \pm 2,69	20,33 \pm 2,80
		84	20,43 \pm 2,37	21,09 \pm 2,69

Figura 3.8: Valores medios \pm desviación estándar de hematocrito en juveniles de cachama blanca sometidos a dos condiciones de manejo alimenticio. Barras con letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos en cada día de muestreo.

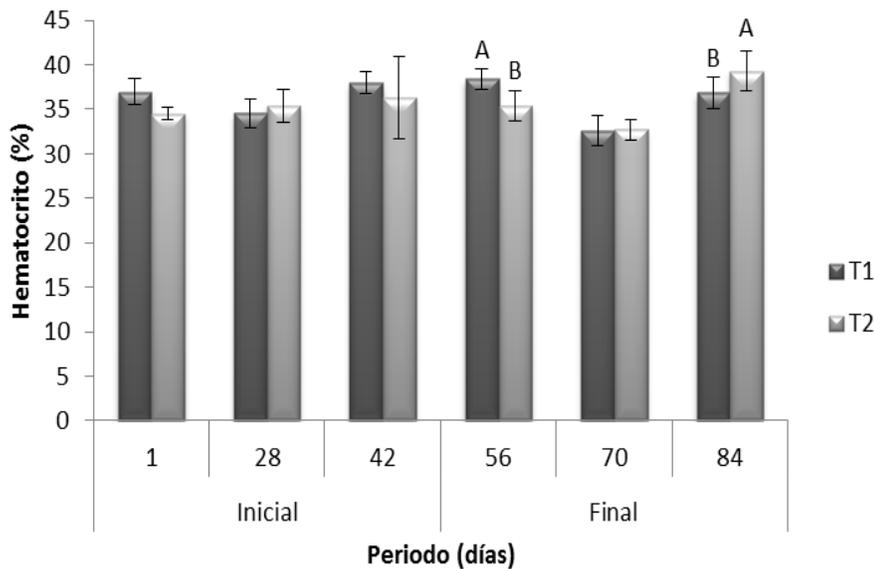


Figura 3.9: Valores medios \pm desviación estándar de hemoglobina en juveniles de cachama blanca sometidos a dos condiciones de manejo alimenticio. Barras con letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos en cada día de muestreo.

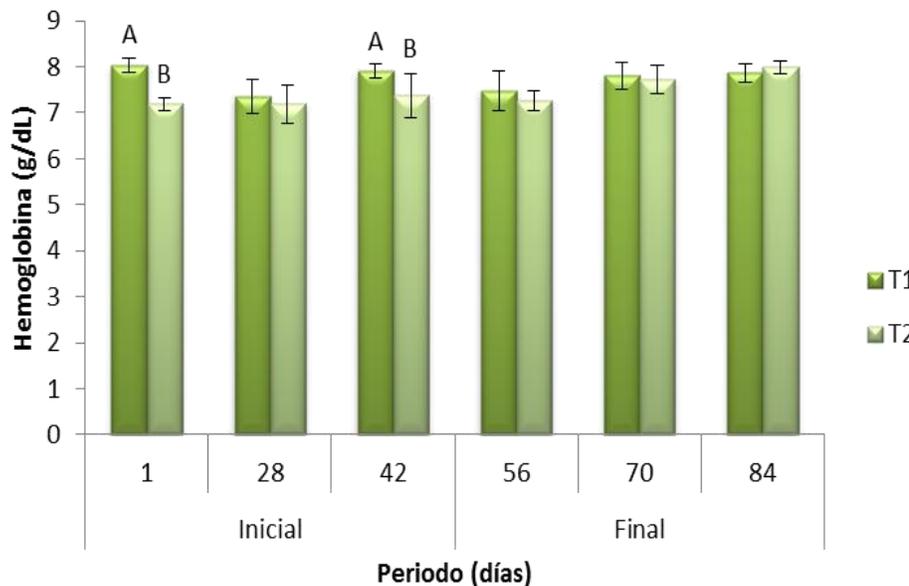


Figura 3.10: Valores medios \pm desviación estándar de glucosa en juveniles de cachama blanca sometidos a dos condiciones de manejo alimenticio. Barras con letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos en cada día de muestreo.

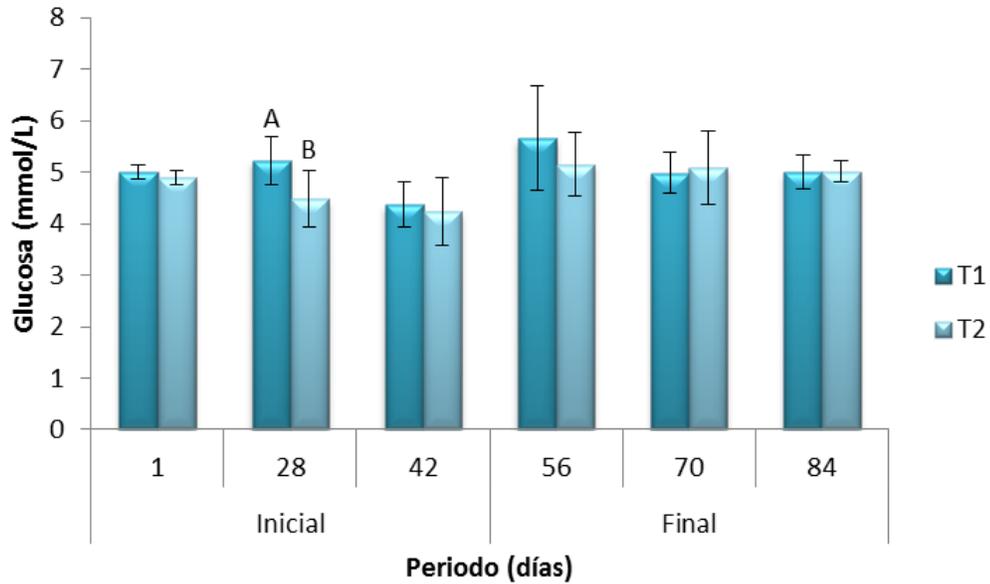


Figura 3.11: Valores medios \pm desviación estándar de insulina en juveniles de cachama blanca sometidos a dos condiciones de manejo alimenticio. Barras con letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos en cada día de muestreo.

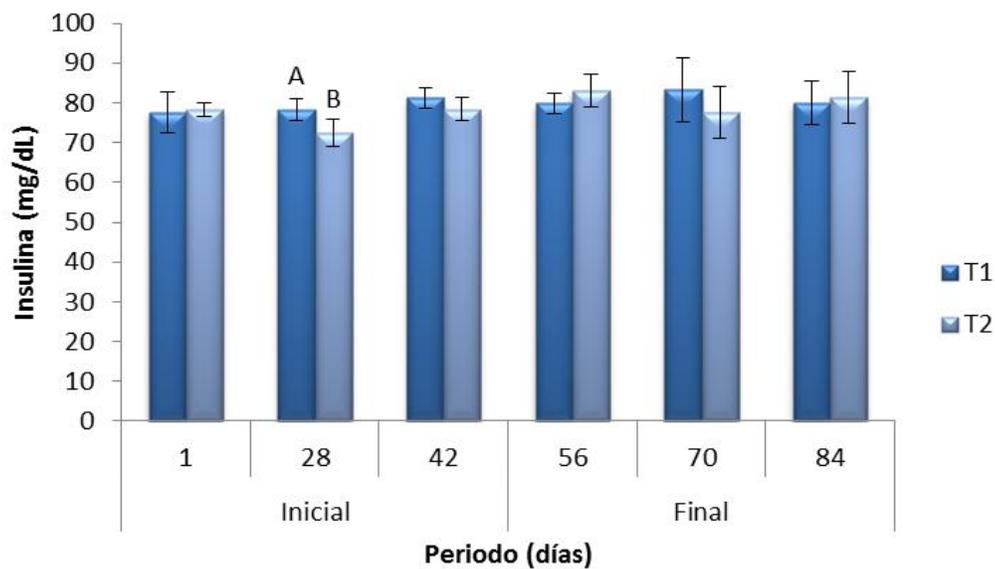
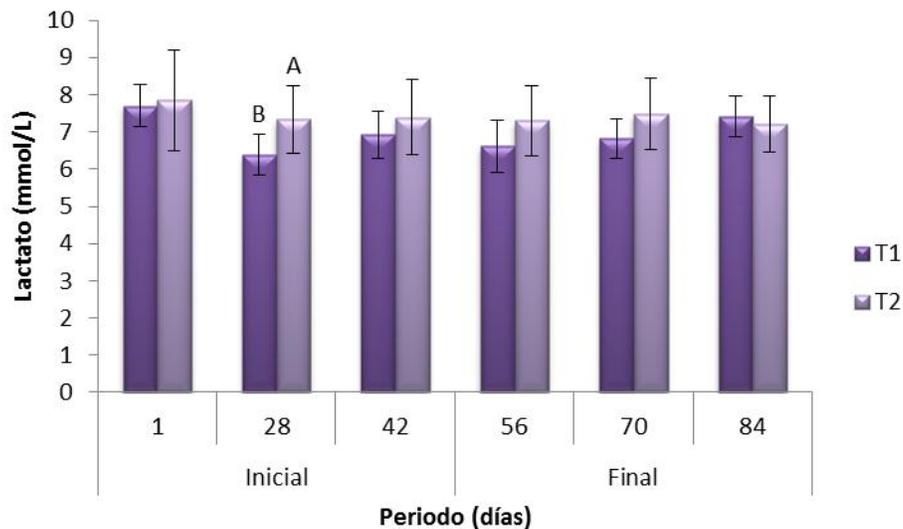
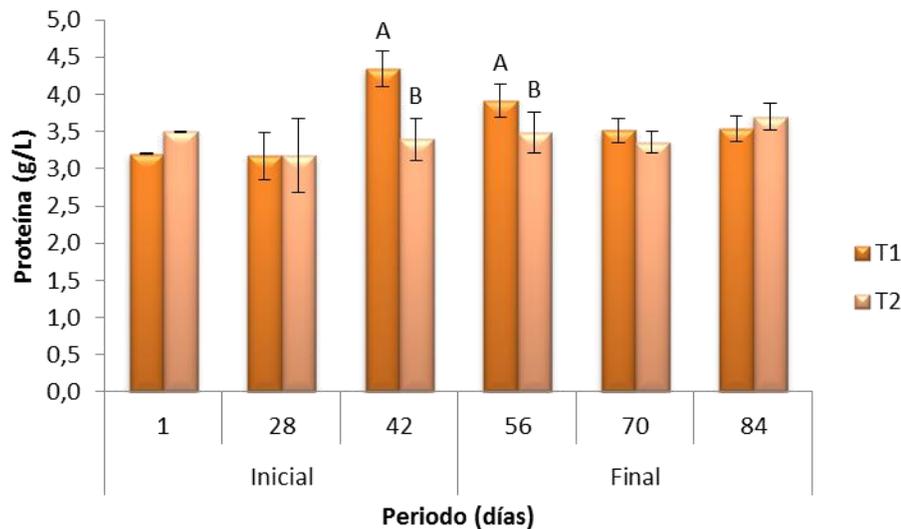


Figura 3.12: Valores medios \pm desviación estándar de lactato en juveniles de cachama blanca sometidos a dos condiciones de manejo alimenticio. Barras con letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos en cada día de muestreo.



Finalmente, la proteína plasmática tuvo un aumento significativo en el T1 el día 42 el cual se mantuvo hasta el día 56, volviendo a la normalidad en el muestreo posterior (día 70) y manteniéndose así hasta el final del ensayo (Figura 3.13).

Figura 3.13: Valores medios \pm desviación estándar de proteína en juveniles de cachama blanca sometidos a dos condiciones de manejo alimenticio. Barras con letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos en cada día de muestreo.



3.3.2 Peso, longitud e índices

Aunque se presentaron diferencias significativas en peso los días 42 y 70 y en longitud (total y estándar) el día 42, al final del experimento no hubo diferencias significativas entre los tratamientos en ninguna de las dos variables (Tabla 3.8).

Tabla 3.8: Valores medios \pm desviación estándar de longitudes en juveniles de cachama blanca sometidos a dos condiciones de manejo alimenticio.

Variable	Periodo	Día	T1	T2
Longitud total (cm)	Inicial	1	22,60 \pm 0,57	22,25 \pm 0,21
		28	24,44 \pm 1,25	24,53 \pm 1,11
		42	25,23 \pm 0,89 A	23,29 \pm 1,15 B
	Final	56	25,81 \pm 1,59	25,59 \pm 2,29
		70	26,71 \pm 1,33	25,84 \pm 1,05
		84	26,54 \pm 2,15	26,56 \pm 1,84
Longitud estándar (cm)	Inicial	1	17,40 \pm 0,28	17,00 \pm 0,28
		28	18,49 \pm 0,79	18,54 \pm 0,72
		42	19,29 \pm 0,64 A	17,79 \pm 1,02 B
	Final	56	19,83 \pm 1,25	19,77 \pm 1,74
		70	20,37 \pm 1,09	19,61 \pm 0,82
		84	20,44 \pm 1,67	20,29 \pm 1,41

Letras diferentes en las filas indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos en cada día de muestreo.

Un comparativo del peso entre los tratamientos en cada día de muestreo se presenta en la Figura 3.14.

Los índices hepatosomático y víscerosomático presentaron diferencias significativas al concluir el ensayo, siendo superiores en T1. Sin embargo, el índice de grasa visceral no presentó diferencias entre los tratamientos durante ese día, a pesar de haberlas presentado en todos los demás muestreos con excepción del día 28 (Tabla 3.9).

Figura 3.14: Valores medios \pm desviación estándar de peso en los dos grupos experimentales. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos en cada día de muestreo.

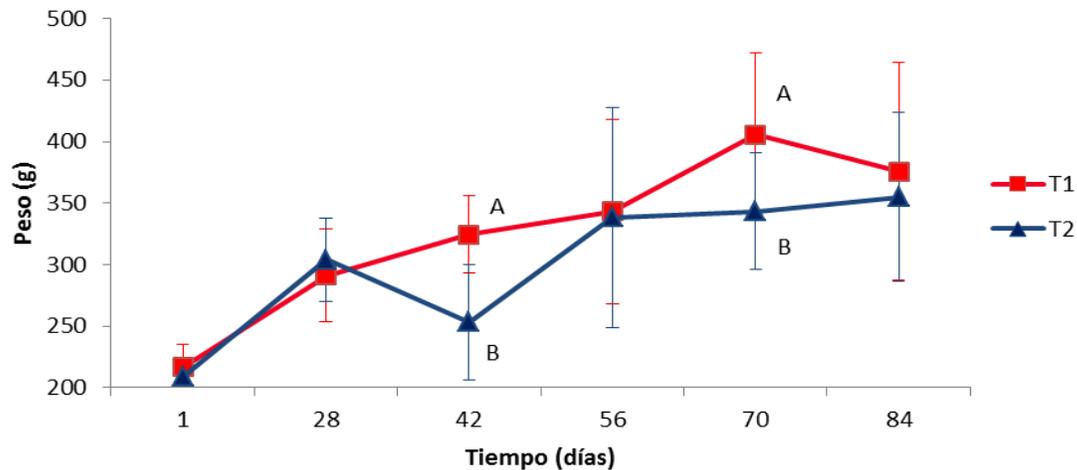


Tabla 3.9: Valores medios \pm desviación estándar de IHS, IVS e IGV en juveniles de cachama blanca sometidos a dos condiciones de manejo alimenticio.

Variable	Periodo	Día	T1	T2
IHS	Inicial	1	1,85 \pm 0,33	1,73 \pm 0,60
		28	2,11 \pm 0,28 A	1,78 \pm 0,15 B
		42	1,72 \pm 0,26 A	1,52 \pm 0,26 B
	Final	56	1,58 \pm 0,14	1,63 \pm 0,14
		70	1,68 \pm 0,29	1,57 \pm 0,13
		84	1,76 \pm 0,26 A	1,39 \pm 0,14 B
IVS	Inicial	1	8,29 \pm 0,15 A	7,34 \pm 0,15 B
		28	10,93 \pm 1,22	10,47 \pm 0,85
		42	8,96 \pm 0,79 A	7,86 \pm 0,45 B
	Final	56	8,39 \pm 0,85	7,76 \pm 0,56
		70	9,79 \pm 0,94 A	8,50 \pm 0,75 B
		84	8,90 \pm 0,96 A	7,95 \pm 0,41 B
IGV	Inicial	1	1,75 \pm 0,88 A	1,17 \pm 0,26 B
		28	2,24 \pm 0,63	2,23 \pm 0,56
		42	3,61 \pm 0,48 A	2,62 \pm 0,55 B
	Final	56	3,64 \pm 0,76 A	2,99 \pm 0,58 B
		70	3,41 \pm 0,77 A	2,54 \pm 0,65 B
		84	3,55 \pm 0,97	3,13 \pm 0,33

Letras diferentes en las filas indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos en cada día de muestreo.

3.3.3 Composición del filete

El análisis proximal y de energía de los filetes de los dos tratamientos al finalizar el ensayo se presenta en la Tabla 3.10, donde se observa que no hubo diferencias significativas en ninguno de los parámetros evaluados.

Tabla 3.10: Análisis proximal del filete de *Piaractus brachypomus* al finalizar el ensayo (84 días). Datos expresados como media \pm desviación estándar.

Trat.	Materia Seca (%)	Proteína (%)	Extracto etéreo (%)	Cenizas (%)	Energía bruta (cal/g)
T1	28,12 \pm 2,16	82,29 \pm 8,36	8,13 \pm 2,01	5,18 \pm 1,01	5618,75 \pm 205,56
T2	27,36 \pm 3,73	84,18 \pm 6,08	7,56 \pm 1,95	4,99 \pm 1,23	5589,55 \pm 146,47

* N=7. Valores con base en materia seca de laboratorio.

3.4 Discusión de resultados

Los resultados mostraron que los valores de triglicéridos y colesterol estuvieron dentro de los rangos normales para otra especie del mismo género (*P. mesopotamicus*) (Almeida *et al.*, 2009) y que no hubo diferencias significativas entre los tratamientos en ninguno de los tiempos de colecta, situación que no es usual, debido a que teóricamente los animales sometidos a restricción de alimento presentarían reducciones importantes en ambos componentes (Hung *et al.*, 1997; Pérez-Jiménez *et al.*, 2007), ocasionadas por la utilización permanente de energía de origen lipídico. Sin embargo, aparentemente la restricción no fue lo suficientemente drástica para desencadenar tal disminución, o los peces utilizaron otras fuentes para suplir sus necesidades energéticas. Similares resultados fueron reportados por Echevarría *et al.* (1997), en juveniles de *Dicentrarchus labrax*, sometidos a restricción alimenticia, especie en la cual se observó aumento en el nivel de triglicéridos, cuando las condiciones de alimentación normal se restablecieron (Pérez-Jiménez *et al.*, 2007).

Respecto al colesterol, la ausencia de cambios a lo largo del experimento y la homogeneidad encontrada entre los dos tratamientos podrían sugerir que en el grupo restringido hubo una elevada producción endógena, la cual generalmente es asociada al hígado. Por el contrario, el grupo alimentado constantemente, tal vez estaría utilizando el

alimento como fuente importante de colesterol (Engelhardt, 2006) y no necesitaría acudir a reservas corporales (principalmente hepáticas) para mantener su nivel normal, lo cual explicaría el hecho de que en el último día de muestreo, los índices hepato y víscero somáticos fueran significativamente mayores que en el grupo tratado, ya que, según Echevarría *et al.* (1997), el nivel de colesterol se puede asociar a los valores en los índices hepato y víscero somáticos. Así, la producción endógena de colesterol verificada en el grupo tratado, podría relacionarse con la disminución en tales índices en el último día de muestreo.

El hematocrito presentó diferencias significativas entre los tratamientos en los días 56 y 84, siendo superior en T1 en el día 56 e inferior en el día 84, situación que no parece ser atribuible a los tratamientos pues no presenta un patrón de comportamiento usual. Al respecto, Cho (2005) menciona que la variable hematocrito no necesariamente se puede asociar a la carencia o presencia de alimento y que en ese sentido el entendimiento e interpretación de su lectura podría ser complejo. Así, sorprende que durante el periodo final del experimento (día 43 a 84) en dos de los tres muestreos realizados, se hayan presentado diferencias significativas entre los tratamientos, pero que en uno de ellos sea a favor de T1 y en el otro a favor de T2. Por lo anterior, esta variable no se asoció directamente a la restricción alimenticia, sino a oscilaciones normales que existen en todas las especies (Lagardère *et al.*, 1998). A pesar de lo anterior, varios autores, reportan que el hematocrito es una variable importante de evaluación en animales restringidos (Gillis y Ballantyne, 1996; Rios *et al.*, 2005; Abdel *et al.*, 2006), situación no verificada en el presente ensayo, en el cual los valores encontrados fueron superiores a los de referencia para *Piaractus mesopotamicus* (Almeida *et al.*, 2009).

En relación a la hemoglobina, hubo diferencias significativas entre los tratamientos en los días 1 y 42, siendo superior en T1 en los animales que recibieron alimentación constante, resultado que no concuerda con el reportado para otras especies tropicales, en las que por el contrario, los animales restringidos son los que presentan los mayores valores (Rios *et al.*, 2005). Los niveles encontrados para este parámetro, siempre estuvieron por debajo de los referenciados por Almeida *et al.* (2009) para *P. mesopotamicus* y con excepción de los dos días mencionados (1 y 42), siempre hubo tendencia al aumento; este resultado es opuesto al de Abdel *et al.* (2006) en tilapia, especie en la cual la

tendencia de la hemoglobina fue a disminuir a medida que el periodo de restricción avanzó. A pesar de la diferencia encontrada entre los grupos durante el primer periodo experimental, durante el periodo final y hasta la conclusión del ensayo, no existieron diferencias significativas entre los grupos, indicando que el descenso en la hemoglobina fue una situación momentánea y reversible que en ningún caso comprometió la salud de los peces.

Respecto a la glucosa y la insulina, presentaron diferencias significativas el día 28, en el cual fueron superiores en el T1, resultado que concuerda con el de la mayoría de los autores en diferentes especies de peces (Pottinger *et al.*, 2003; Montserrat *et al.*, 2007), según los cuales es normal que el nivel de glucosa e insulina desciendan en condiciones de restricción alimenticia (Echevarría *et al.*, 1997; Figueiredo-Garutti *et al.*, 2002). Sin embargo, el hecho de que únicamente en ese muestreo se hayan presentado diferencias significativas, no comprueba que las mismas (para ese día) se puedan atribuir totalmente a los tratamientos y que probablemente serían provocadas por alteraciones propias de los animales en un momento dado (Lagardère *et al.*, 1998). Por el contrario, la constante (con excepción del día 28) de los dos parámetros, permite suponer que ciclos de restricción y realimentación alternados y continuos, no se traducen en cambios significativos en las dos variables y que probablemente periodos de restricción mayores (superiores a 3 días) seguidos de periodos de realimentación, sí generarían tal alteración (Power *et al.*, 2000) debido a que el metabolismo de la glucosa en primera instancia (ayuno) se deprime, pero cuando las condiciones vuelven a ser favorables (realimentación) se activa rápidamente, recuperando su estatus normal. En ambos tratamientos los valores encontrados para glucosa fueron superiores a los reportados por Almeida *et al.* (2009) para *P. mesopotamicus*. Respecto a la insulina, no fue posible encontrar valores de referencia para ninguna especie del género. Sin embargo, fueron muy superiores a los reportados por Figueiredo-Garutti *et al.* (2002) para *Brycon cephalus*, especie de similares hábitos y ambiente compartido.

Para lactato, hubo diferencias significativas el día 28, encontrando valores superiores en el T2, lo cual se explicaría por la directa relación que existe entre el lactato con los niveles circulantes de glucosa, los cuales como se mencionó, también presentaron diferencias significativas durante ese día. Como se conoce, en los peces (y en la mayoría

de los vertebrados) el sistema nervioso central regula la utilización de glucosa y lactato, de acuerdo al régimen alimenticio del animal, pudiéndolos utilizar como fuentes de energía, según exista abundancia o ausencia de alimento (Soengas *et al.*, 1998; Soengas y Aldegunde, 2002). En el presente ensayo, los niveles constantes de lactato (excepto el día 28) demuestran que no hubo alteración importante en la regulación energética, a través de esta vía, derivada de la ausencia parcial de alimento, contrario a lo reportado por otros autores, quienes observaron un descenso significativo en los niveles de lactato por efecto de la restricción alimenticia (Hemre *et al.*, 1990; Blasco *et al.*, 1992; Soengas *et al.*, 1996). Los valores encontrados son similares a los obtenidos en la misma especie por Corredor (2008).

En relación con la proteína plasmática, los niveles encontrados fueron menores a los presentados por Almeida *et al.* (2009) para *P. mesopotamicus*. Se observó un aumento significativo en el T1 el día 42 el cual se mantuvo hasta el día 56, volviendo a la normalidad posteriormente y manteniéndose así hasta el final del ensayo, resultados similares a los presentados por Hung *et al.* (1997) quienes afirman que los niveles de proteínas plasmáticas disminuyen en animales restringidos, porque están siendo utilizadas como fuente de energía (al igual que el lactato), convirtiéndose en una reserva energética importante y de primera mano, que permitiría al individuo adaptarse a la situación de reducción o carencia de alimento (Pottinger *et al.*, 2003, McCue, 2010). A pesar de ello, Power *et al.* (2000) afirman que los niveles circulantes de proteínas plasmáticas se mantienen constantes antes, durante y después de la restricción alimenticia en los peces, situación observada en la mayoría de muestreos del presente ensayo.

En cuanto al cortisol se encontraron valores similares a los reportados por Corredor (2008) para la especie y por Czesny *et al.* (2003) para otras especies. En el experimento, no hubo diferencias significativas entre los tratamientos en ninguno de los tiempos de colecta, indicando que por lo menos bajo la evaluación de este parámetro, los animales no sufrieron un estrés adicional al del manejo normal del cultivo o que probablemente se adaptaron de manera adecuada ante la falta de alimento, disminuyendo su demanda energética durante el periodo experimental, pues como es sabido, los corticoesteroides tienen papel fundamental en el metabolismo energético de los peces (Takei y Loretz, 2005). Sin embargo, otros trabajos reportan disminuciones o aumentos del cortisol ante

situaciones de carencia de alimento. En el primer caso se habla de adaptación (tal como en el presente ensayo) (Small, 2005), mientras que en el segundo, se menciona que los peces son incapaces de realizar tal proceso adaptativo, siendo necesaria la realimentación para que restablezcan sus valores normales (Barcellos *et al.*, 2010).

En cuanto a las variables de peso y longitud, aunque se presentaron diferencias significativas en peso los días 42 y 70 y en longitud (total y estándar) el día 42, al final del experimento no hubo diferencias significativas entre los tratamientos, demostrando la capacidad de la especie para manifestar crecimiento compensatorio completo, fenómeno reportado en varias especies de peces como: *Pagrus pagrus* (Rueda *et al.*, 1998), *Carassius auratus* (Qian *et al.*, 2000); *Lates calcarifer* (Tian y Qin, 2003); *Paralichthys olivaceus* (Cho *et al.*, 2006) y *Pagrus major* (Oh *et al.*, 2007), entre otras; lo anterior comprueba la teoría de Ali *et al.* (2003), mediante la cual se enuncia que los peces sometidos a restricción de alimento, exhiben una trayectoria de crecimiento superior a la de los peces alimentados permanentemente, evento comprobado en el presente ensayo para *Piaractus brachipomus*. No obstante lo anterior, los índices hepato y víscero somáticos sí presentaron diferencias significativas al concluir el ensayo, siendo superiores en T1, situación explicada al inicio de la discusión.

Finalmente, los parámetros del análisis proximal y la energía no presentaron diferencias entre los tratamientos, lo cual podría explicarse porque el tiempo de ayuno no fue prolongado (solo un día), lo cual no alcanzaría a disminuir significativamente los componentes musculares, como consecuencia de la adaptación de la especie a la restricción (Méndez y Wieser, 1993; Echeverría *et al.*, 1997). De esta manera, los animales serían capaces de restablecer (o no perder) el nivel de lípidos en el músculo (Machado *et al.*, 1988), preservando adicionalmente a la proteína, como unidad fundamental de este. En consecuencia, si el periodo de ayuno es superior, la dinámica de preservación de tales componentes podría verse comprometida. Sin embargo, la pérdida de peso y el descenso en el nivel de componentes musculares (lípidos, proteína) durante el ayuno prolongado, generalmente son recuperados de manera inmediata cuando inicia el período de realimentación, lo cual como se mencionó, conduce al crecimiento compensatorio (Wieser *et al.*, 1992; Nicieza y Metcalfe, 1997).

3.5 Conclusiones

- Los juveniles de cachama blanca (*Piaractus brachypomus*) pueden adaptarse a situaciones de restricción de alimento.
- Al parecer la alimentación alternada no modifica los indicadores de estrés como el cortisol.
- Los cambios ocasionados en las variables metabólicas medidas son mínimos.
- La composición del músculo blanco, como producto final no se afecta al utilizar alimentación alternada.

4. Conclusiones y Recomendaciones

Buscar herramientas que permitan la eficiencia económica de un sistema productivo pecuario es una de las misiones de la zootecnia, no obstante, es imprescindible que siempre se tenga en cuenta que presionar demasiado un organismo viviente para que exprese al máximo su potencial biológico puede acarrear daños irreversibles en los individuos. Por lo anterior, las conclusiones derivadas de la presente investigación deben ir de la mano con las recomendaciones aquí sugeridas, para aportar el máximo conocimiento posible y así optimizar procesos productivos, pero siempre teniendo en cuenta que nuestra materia prima son los animales.

4.1 Conclusiones

Aunque la mayoría de las variables estudiadas al final del periodo de experimentación no presentaron diferencias significativas ($p < 0,05$), no se puede afirmar que la restricción alternada o que los ciclos de ayuno-realimentación no desencadenen respuestas fisiológicas en los juveniles de cachama blanca. Por el contrario, en la primera fase de experimentación, con base en la revisión de bibliografía se planteó la tesis acerca de que hay cambios en las dinámicas hormonales y metabólicas que permiten al pez mantenerse e incluso sostener las trayectorias de crecimiento mediante la movilización de nutrientes, pero que con pocos días de realimentación los individuos son capaces de retornar a condiciones normales. Así, es posible concluir que:

- Los juveniles de cachama blanca (*Piaractus brachypomus*) son capaces de mantener su homeostasis aún en condiciones de privación de alimento.
- El ajuste fisiológico más importante para mantener el metabolismo energético intacto ante la falta de alimento es la vía de degradación del lactato.

- Los juveniles de cachama blanca no exhiben ningún cambio hormonal importante derivado de la carencia parcial de alimento.
- En términos de proteína y energía, la restricción alimenticia no afecta la composición del músculo.
- Por último, se pudo comprobar que los juveniles de cachama blanca son capaces de expresar crecimiento compensatorio.

La segunda parte de esta investigación confirma que hay dinámicas de los diferentes componentes evaluados en épocas de ayuno y realimentación ya que los resultados obtenidos señalan que los cambios fisiológicos son casi imperceptibles (diferencias no significativas ($p < 0,05$), indicando que los peces presentan niveles basales afines, incluyendo los individuos control. Debido al planteamiento anterior, se puede afirmar que los resultados de la restricción alimenticia aplicada a juveniles de cachama blanca *Piaractus brachypomus*, muestran la capacidad adaptativa de la especie a la alternancia de días de ayuno con realimentación, ya que no se encontraron diferencias entre las estrategias y los animales alimentados a diario. Así, es posible concluir que:

- Los juveniles de cachama blanca (*Piaractus brachypomus*) pueden adaptarse a situaciones de restricción de alimento, sin comprometer drásticamente su homeóstasis y son capaces de expresar crecimiento compensatorio.
- La restricción de alimento alternada y continúa no ocasiona estrés a los animales, por lo menos en términos de evaluación de cortisol.
- Los cambios ocasionados en las variables metabólicas de los animales son mínimos, de carácter temporal y reversibles.
- La composición del producto final no se afecta al utilizar restricción de alimento en los animales.

4.2 Recomendaciones

En próximos estudios es importante evaluar el glucógeno, ya que es el que realmente indica la dinámica metabólica de los animales.

Se sugiere hacer estudios de histología de hígado e intestino ya que son los principales órganos que pueden presentar variaciones durante periodos de ausencia de alimento y realimentación.

Se recomienda realizar estudios similares con muestreos al finalizar los periodos de ayuno con el fin de evidenciar la dinámica hormonal y metabólica, en diferentes momentos del ciclo productivo, con el fin de establecer el momento óptimo para la aplicación de estas estrategias alimenticias.

Deben realizarse análisis del producto final completo para determinar el posible efecto de las estrategias alimenticias planteadas en este documento sobre la calidad nutricional y/o características organolépticas con las que el producto llegaría al consumidor final.

Es imperativo llevar a cabo los ensayos pertinentes para otras especies y para otras regiones del país puesto que, los hábitos alimenticios, como la capacidad de filtrar o no son determinantes a la hora de evaluar la eficiencia de la restricción alimenticia; asimismo es necesario analizar las condiciones de calidad de agua para determinar el impacto de la restricción de alimento sobre los efluentes del sistema productivo.

Se debe evaluar la posibilidad técnica y económica de formular un alimento especial para la época de realimentación, ya que por los ajustes fisiológicos que se presentan en los peces puede haber la posibilidad de mayor aprovechamiento de nutrientes, y por ende mayor crecimiento y menor duración del ciclo productivo.

Es necesario realizar análisis económico completo para verificar la viabilidad de aplicar la restricción de alimento en un sistema de cultivo.

Bibliografía

Abdel, M.; Khattab, Y.; Ahmad, M.; Shalaby, A. 2006. Compensatory Growth, Feed Utilization, Whole-Body Composition, and Hematological Changes in Starved Juvenile Nile Tilapia, *Oreochromis niloticus* (L.). J Appl Aquaculture. 18(3):17-36.

Ali, M.; Nicienza, A.; Wootton, R. J. 2003. Compensatory growth in fishes: a response to growth depression. Fish and Fisheries. 4: 147-190.

Almeida, A.J.; Yuji, R.; Possebon, J.E. 2009. Growth and haematology of pacu, *Piaractus mesopotamicus*, fed diets with varying protein to energy ratio. Aquac Res. 40: 486-495.

A.O.A.C. 1984. Official Methods of Analysis of the Association of Official Analytical Chemists. 14th ed., Arlington, V.A., 336 p.

Araujo-Lima, C.; Goulding, M. 1997. So Fruitful a Fish: Ecology, conservation and aquaculture of the amazon's tambaqui. Columbia University Press. 192 p.

Atencio, V. 2001. Producción de alevinos de especies nativas. MVZ-Córdoba. 6(1): 9-14.

Barcellos, L.; Marqueze, A.; Trapp, M.; Quevedo, R. y Ferreira, D. 2010. The effects of fasting on cortisol, blood glucose and liver and muscle glycogen in adult jundiá *Rhamdia quelen*. Aquaculture. 300: 231-236.

Beltrán, C.; Villaneda, A. 2000. Perfil de la pesca y la acuicultura en Colombia. Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura – INPA. Subdirección de investigaciones. Bogotá.

Blasco, J.; Fernández, J.; Gutiérrez, J. 1992. Fasting and refeeding in carp, *Cyprinus carpio* L.: the mobilization of reserves and plasma metabolite and hormone variations. J. Comp. Physiol. 162(B):539-546.

Boeuf, G.; Boujard, D.; Person-Le, J. 1999. Control of the somatic growth in turbot. J. Fish Biol. 55(A): 128-147.

CCI. 2009. Sistema de Información de pesca y acuicultura. Boletín mensual. Abril.

Cui, Z.H.; Wang, Y.; Qin, J. 2006. Compensatory growth of group-held gibel carp, *Carassius auratus gibelio* (Bloch), following feed deprivation. Aquacult. Res. 37: 313-318.

Corredor, S. 2008. Efecto de la inclusión de ácido ascórbico en la dieta sobre las respuestas fisiológicas de la cachama blanca *Piaractus brachypomus* sometida a estrés agudo. Trabajo de grado Magíster en ciencias para la salud y la producción animal. Facultad de Medicina Veterinaria y de Zootecnia. Universidad Nacional de Colombia. 117 p.

Czesny, S.; Rinchard, J.; Garcia, M.; Dabrowski, K. 2003. The effect of fasting, prolonged swimming, and predator presence on energy utilization and stress in juvenile walleye (*Stizostedion vitreum*). *Physiol Behav.* 79:597-603.

Cho S. 2005. Compensatory Growth of Juvenile Flounder *Paralichthys olivaceus* L. and Changes in Biochemical Composition and Body Condition Indices during Starvation and after Refeeding in Winter Season. *J World Aquacult Soc.* 36(4): 508-514.

Cho, S.; Lee, S.; Park, B.; Ji, S. 2006. Compensatory growth of juvenile Olive Flounder, *Paralichthys olivaceus* L., and changes in proximate composition and body condition indexes during fasting and after refeeding in summer season. *J World Aquacult Soc.* 37(2): 168-174.

Deng, L.; Zhang, W.M.; Lin, H.R.; Cheng, C.H.K. 2004. Effects of food deprivation on expression of growth hormone receptor and proximate composition in liver of black seabream *Acanthopagrus schlegelii*. *Comp Biochem Phys.* 137:421-432.

Diaz, J.; Álvarez, R. 2004. Migratory fishes of the Colombian amazon, in *Migratory fishes of South America Biology, Fisheries, and Conservation Status*. http://www.idrc.ca/en/ev-45781-201-1-DO_TOPIC.html.

Echevarría, G.; Martínez, M.; Zamora, S. 1997. Evolution of biometric indexes and plasma metabolites during prolonged starvation. *Comp Biochem Phys.* 118 A(1): 111-123.

Engelhardt, W.; Breves, G. 2006. *Fisiología veterinaria*. Editorial Acribia. 683p.

Eroldoğan, O.T.; Kumlu, M.; Kiris, G.A.; Sezer, B. 2006. Compensatory growth response of *Sparus aurata* following different starvation and refeeding protocols. *Aquacult Nutr.* 12: 203-210.

Espinal, C.; Martínez, H.; González, F. 2005. La cadena de la piscicultura en Colombia: una mirada global de su estructura y dinámica 1991-2005. Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural. 46 p. Disponible en: www.agrocadenas.gov.co. 7 de octubre de 2007.

FAO. 2001. *Acuicultura sustentable para el alivio de la pobreza*. Disponible en: <http://www.fao.org/docrep/004/y2419s/y2419s04.htm>. 7 de octubre de 2007

FAO. 2003. El papel de la acuicultura en la mejora de la seguridad alimentaria y la nutrición. Disponible en: <http://www.fao.org/DOCREP/MEETING/006/Y8871S.HTM>

FAO. 2006. *State of world aquaculture: 2006*. Chief publishing Management service. 145p.

FAO. 2009. State of World Fisheries and Aquaculture 2008. Electronic Publishing Policy and Support Branch. 180 p.

Figueiredo-Garutti, M.; Navarro, I.; Capilla, E.; Souza, R.; Moraes, G.; Gutiérrez, J y Vicentini-Paulino, M. 2002. Metabolic changes in *Brycon cephalus* (Teleostei, Characidae) during post-feeding and fasting. *Comp Biochem Phys, A*. 132: 467-476.

Gaye-Siessegger. J.; Focken, U.; Abel, H.U.; Becker, K. 2007. Starvation and low feeding levels result in an enrichment of ¹³C in lipids and ¹⁵N in protein of Nile tilapia *Oreochromis niloticus* L. *J Fish Biol*. 71: 90-100.

Gaylord, T. G.; Gatlin III, D. M. 2001. Dietary protein and energy modifications to maximize compensatory growth of channel catfish *Ictalurus punctatus*. *Aquaculture*. 194: 337-348.

Gillis, T.E.; Ballantyne, J.S. 1996. The effects of starvation on plasma free amino acid and glucose concentrations in lake sturgeon. *J Fish Biol*. 49: 1306-1316.

Gonçalves, F. 2001. Metabolismo energético e desempenho produtivo em juvenis de pacu (*Piaractus mesopotamicus*), submetidos a jejum e realimentação com dietas contendo diferentes níveis de carboidrato e proteína. Dissertação (Mestrado em Aqüicultura) - Centro de Aqüicultura da UNESP. 69p.

González, R. 2001. El cultivo de la cachama. En: Rodríguez, H.; Victoria, P.; Carrillo, M. (Editores). *Fundamentos de acuicultura continental*. Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura. pp. 329-346.

Goulding, M. 1981. *The fishes and the forest: Explorations in Amazonian natural history*. University of California Press. 281 p.

Hemre, G.I.; Lie, O.; Lambertsen, G.; A. Sundby. 1990. Dietary carbohydrate utilization in cod (*Gadus morhua*). Hormonal response of insulin, glucagon and glucagon-like peptide to diet and starvation. *Comp. Biochem. Physiol.* 97(A):41-44.

Houlihan, D.; Boujard, T.; Jobling, M. 2001. *Food intake in fish*. Oxford, UK: Blackwell Science; 1st edition. 40 p.

Hung, S.; Liu, W.; Li, H.; Storebakken, T.; Cui, Y. 1997. Effect of starvation on some morphological and biochemical parameters in white sturgeon, *Acipenser transmontanus*. *Aquaculture*. 151:357-363.

Jiménez, S. 2005. Efecto de la restricción alimenticia en el desempeño productivo y metabólico de juveniles de matrinxã, *Brycon cephalus*. Trabajo de grado (Zootecnia). Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. 97p.

Johansen, K. A.; Overturf, K. 2006. Alterations in expression of genes associated with muscle metabolism and growth during nutritional restriction and refeeding in rainbow trout. *Comp Biochem Phys (B)*. 144: 119-127.

Kohler, C.; Kohler, S.; DeJesus, M.; Alcántara, F.; Ríos, E.; Llosa, G. 1999. Development of sustainable pond aquaculture practices for *Piaractus brachypomus* in the Peruvian amazon. In: K. McElwee, D. Burke, M. Niles, and H. Eгна (Editors), Sixteenth Annual Technical Report. Pond Dynamics/Aquaculture CRSP, Oregon State University, Corvallis, Oregon, pp. 99-102.

Lagardère, J. P.; Bégout, M. L.; Claireaux, G. 1998. Advances in invertebrates and fish telemetry. Kluwer Academic Publishers. Belgium, 363 p.

Landines, M.; Mojica, H. 2005. Manejo y reproducción de carácidos. En: Reproducción de peces en el trópico. Instituto Colombiano de Desarrollo Rural INCODER – Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, pp. 91-104.

Landines, M.; Rodríguez, L. 2011. Current situation of aquaculture in Colombia. Proceedings World Aquaculture 2011. World Aquaculture Society. Natal, Brazil, pp 606.

Larsen, D.A.; Beckman, B.R.; Dickhoff, W.W. 2001. The effect of low temperature and fasting during the winter on metabolic stores and endocrine physiology (insulin, insulin-like growth factor-I, and thyroxine) of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. Gen. Comp. Endocrinol. 123(3):308-323.

Lasso, C.; Mojica, J.; Usma, J.; Maldonado, J.; DoNascimento, C.; Taphorn, D.; Provenzano, F.; Lasso-Alcalá, O.; Galvis, G.; Vásquez, L.; Lugo, M.; Machado, A.; Royero, R.; Suárez, C.; Ortega, A. 2004. Peces de la cuenca del río Orinoco. Parte I: lista de especies y distribución por subcuencas. Biota Colombiana. 5(2): 95-158.

Lochmann, R. 2002. Development of Sustainable Pond Aquaculture Practices for *Colossoma macropomum* and *Piaractus brachypomus* in the Peruvian Amazon. In: McElwee, K.; Burke, D.; Niles, M.; Eгна, H. (Editors), Sixteenth Annual Technical Report. Pond Dynamics/Aquaculture CRSP, Oregon State University, Corvallis, Oregon, Nineteenth Annual Technical Report. Pond Dynamics/Aquaculture CRSP, Oregon State University, Corvallis, Oregon.

MacKenzie, D. S.; VanPutte, C. M.; Leiner, K. A. 1998. Nutrient regulation of endocrine function in fish. Aquaculture. 161: 3-25.

Machado, C.R.; Garofalo, M.A.R.; Roselino, J.E.S.; Kettelhut, I.C.; Migliorini, R.H. 1988. Effects of starvation, refeeding, and insulin on energy-linked metabolic processes in catfish (*Rhamdia hilarii*) adapted to a carbohydrate-rich diet. Gen. Comp. Endocrinol. 71(3): 429-437.

Matteri, R.; Carrol, J.; Dyer, C. 2000. Neuroendocrine responses to stress. In: The Biology of Animal Stress. Eds. G. Moberg and J. Mench. pp 43-76.

McCue, M. 2010. Starvation physiology: Reviewing the different strategies animals use to survive a common challenge. Comp Biochem Phys (A) 156 (1): 1-18.

McKee, T.; McKee, J. 2003. Metabolismo de los hidratos de carbono En: Bioquímica, la base molecular de la vida, tercera edición. University of the sciences in Philadelphia. McGraw Hill. pp. 234-271.

- Méndez, G.; Wieser, W. 1993. Metabolic responses to food deprivation and refeeding in juveniles of *Rutilus rutilus* (Teleostei: Cyprinidae). *Environ Biol Fishes*. 36(1): 73-81.
- Merola, N. 1988. Effects of three dietary protein levels on the growth of Pacu, *Colossoma mitrei*, Berg, in Cages. *Aquacult. Fish. Managt.* 19: 145-150.
- Mesa-Granda, M.; Botero-Aguirre, M. 2007. La cachama blanca (*Piaractus brachypomus*), una especie potencial para el mejoramiento genético. *Rev. Col. Cienc. Pec.* 20 (1): 79-86.
- Mojica, J.; Galvis, G.; Arbelaez, F.; Santos, M.; Vejarano, S.; Prieto, E.; Arce, M.; Sánchez, P.; Castellanos, C.; Gutiérrez, A.; Duque, S.; Lobón, J.; Granado, C. 2005. Peces de la cuenca del Río Amazonas: Región de Leticia. *Biota colombiana* 6(2):191-210.
- Mommsen, T. 2001. Paradigms of growth in fish: a review. *Comp Biochem Physiol. (B)* 129: 207-219.
- Montserrat, N.; Gómez, P.; Bellini, G.; Capilla, E.; Pérez, J.; Navarro, I.; Gutiérrez, J. 2007. Distinct role of insulin and IGF-I and its receptors in white skeletal muscle during the compensatory growth of gilthead sea bream (*Sparus aurata*). *Aquaculture*. 267: 188-198.
- Morales, A. E.; Pérez, A.; Hidalgo, M. C.; Abellan, E.; Cardenete, G. 2004. Oxidative stress and antioxidant defenses after prolonged starvation in *Dentex dentex* liver. *Comp Biochem Phys (C)* 139: 153-161.
- Murat, J.C.; Plisetskaya, E.M.; Woo, N.Y.S. 1981. Endocrine control of nutrition in cyclostomes and fish. *Comp Biochem Physiol.* 68(A): 149-158.
- Nieto, J.P. 2011. Efecto de la restricción alimenticia sobre el desempeño productivo y fisiológico de yamú *Brycon amazonicus*. Tesis de Maestría en Ciencias, Biología. Universidad Nacional de Colombia. 74 p.
- Nikki, J.; Pirhonen, J.; Jobling, M.; Karjalainen, J. 2004. Compensatory growth in juvenile rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum), held individually. *Aquaculture*, 235: 285-296.
- Pérez-Jiménez, A.; Guedes, M.J.; Morales, A.E.; Oliva, A. 2007. Metabolic responses to short starvation and refeeding in *Dicentrarchus labrax*: Effect of dietary composition. *Aquaculture*, 265: 325-335.
- Pierce, A. L.; Shimizu, M.; Beckman, B. R.; Baker, D. M.; Dickhoff, W. 2005. Time course of the GH/IGF axis response to fasting and increased ration in Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Gen. Comp. Endocrinol.* 140: 192-202.
- Pottinger, T.; Rand-Weaver, M y Sumpter, J. 2003. Overwinter fasting and re-feeding in rainbow trout: plasma growth hormone and cortisol levels in relation to energy mobilization. *Comp Biochem Phys.* 136 (B): 403-417.

Power, D. M.; Melo, J.; Santos, C. R. A. 2000. The effect of food deprivation and refeeding on the liver, thyroid hormones and transthyretin in sea bream. *J. Fish Biol.* 56: 374-387.

Qian, X.; Cui, Y.; Xiong, B.; Yang, Y. 2000. Compensatory growth, feed utilization and activity in gibel carp, following feed deprivation. *J Fish Biol.* 56: 228-232.

Reigh, R.; Williams, M. B.; Jacob, B. J. 2006. Influence of repetitive periods of fasting and satiation feeding on growth and production characteristics of channel catfish, *Ictalurus punctatus*. *Aquaculture.* 254: 506-516.

Riaño, F. Y. 2012. Metabolismo energético y crecimiento compensatorio en juveniles de cachama blanca *Piaractus brachypomus* (Cuvier, 1818) sometidos a periodos de restricción alimenticia y realimentación durante la fase final de engorde. (Tesis de Maestría en Producción Animal). Universidad Nacional de Colombia. 126 p.

Riaño, F. Y.; Landines, M. A.; Díaz, G. J. 2011. Efecto de la restricción alimenticia y la realimentación sobre la composición del músculo blanco de *Piaractus brachypomus*. *Rev. Med. Vet. Zoot.* 58(2): 84-98.

Rios, F.; Oba, E.; Fernandes, M.; Kalinin, A.; Rantin, F. 2005. Erythrocyte senescence and haematological changes induced by starvation in the neotropical fish traíra, *Hoplias malabaricus* (Characiformes, Erythrinidae). *Comp Biochem Phys.* (A) 140: 281-287.

Rodríguez, L. 2005. Contribución al estudio de la biología de la arawana *Osteoglossum bicirrhosum*. Trabajo de grado (Zootecnia). Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. 39 p.

Rueda, F.; Martinez, F.; Zamora, S.; Kentouri, M.; Divanach, P. 1998. Effect of fasting and refeeding on growth and body composition of red porgy, *Pagrus pagrus* L. *Aquac Res.* 29: 447-452.

Saint-Paul, U. 1986. Potential for aquaculture of South American freshwater fishes: A Review. *Aquaculture.* 54: 205-240.

Salazar, G. 1999. Situación de la acuicultura rural de pequeña escala en Colombia, importancia perspectivas y estrategias para su desarrollo. Red de Acuicultura Rural en Pequeña Escala. Taller ARPE, FAO-UC.

Santiago, C.; Gonzal, A.; Aralar, E.; Arcilla, R. 2004. Effect of stunting of juvenile bighead carp *Aristichthys nobilis* (Richardson) on compensatory growth and reproduction. *Aquac Res.* 35: 836-841.

Shimeno, S.; Kheyyali, D.; Takeda, M. 1990. Metabolic adaptation to prolonged starvation in carp. *Nippon Suisan Gakk.* 56(1): 35-41.

Silverstein, J.T.; Plisetskaya, E.M. 2000. The effects of insulin on food intake regulation in fish. *Am. Zool.* 40(2): 296-308.

Small, B. 2005. Effect of fasting on nycthemeral concentrations of plasma growth hormone (GH), insulin-like growth factor I (IGF-I), and cortisol in channel catfish (*Ictalurus punctatus*). *Comp Biochem Phys.* 142(B): 217-223.

Soengas, J.L.; Aldegunde, M. 2002. Energy metabolism of fish brain. *Comp. Biochem. Physiol. B.* 131(3): 271-296.

Soengas, J.L.; Strong, E.F.; Andres, M.D. 1998. Glucose, lactate, and A-Hydroxybutyrate utilization by rainbow trout brain: changes during food deprivation. *Physiol Zool.* 71(3): 285-293.

Soengas, J.L.; Strong, E.F.; Fuentes, J.; Veira, J.A.R; Andrés, M.D. 1996. Food deprivation and refeeding in Atlantic salmon, *Salmo salar*: effects on brain and liver carbohydrate and ketone bodies metabolism. *Fish Physiol Biochem* 15(6): 491-511.

Souza V. L.; Olivieira, E. G.; Urbinati, E. C. 2000. Effects of food restriction and refeeding on energy stores and growth of pacu, *Piaractus mesopotamicus* (Characidae). *J Aqua Trop.* 15(4): 371-379.

Souza V. L.; Urbinati, E. C.; Geraldo, M. I.; Silva, P. C. 2003. Avaliação do crescimento e do custo da alimentação do pacu (*Piaractus mesopotamicus* Holmberg, 1887) submetido a ciclos alternados de restrição alimentar e realimentação. *R Bras Zootecn.* 32 (1): 19-28.

Sutharshiny, S.; Sivashantiny, K. 2011. Total lipid and cholesterol content in the flesh of the five important commercial fishes from waters around Jaffna peninsula, Sri Lanka. *Int J Biol Chem.* 5(2): 161-169.

Sumpter, J.P.; Le Bail, P.Y.; Pickering, A.D.; Pottinger, T.J.; Carragher, J.F. 1991. The effect of starvation on growth and plasma growth hormone concentrations of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Gen Comp Endocrinol.* 83(1): 94-102.

Takahashi, L.; Biller, J.; Criscoulo-Urbinati, E.; Urbinati, E. 2010. Feeding strategy with alternate fasting and refeeding: effects on farmed pacu production. *J Anim Physiol An N.* 95(2): 259-266.

Takei, Y.; Loretz, C. 2006. Endocrinology. En: Evans, D. y Claiborne, J. *The physiology of fishes.* 601 p.

Thorpe, A.; Ince, B.W. 1976. Plasma insulin levels in teleosts determined by a charcoal separation radio-immunoassay technique. *Gen. Comp. Endocrinol.* 30: 332-339.

Tian, X.; Qin, J. G. 2003. A single phase of food deprivation provoked compensatory growth in barramundi *Lates calcarifer*. *Aquaculture.* 224: 169-179.

Turano, M.J., Borski, R.J., Daniels, H.V. 2008. Effects of cyclic feeding on compensatory growth of hybrid striped bass (*Morone chrysops* x *M. saxatilis*) foodfish and water quality in production ponds. *Aquac Res* 39: 1514-1523.

Uchida, K.; Kajimura, S.; Riley, L.; Hirano, T.; Aida, K.; Grau, E. 2003. Effects of fasting on growth hormone/insuline-like growth factor I axis in the tilapia, *Oreochromis mossambicus*. *Comp Biochem Physiol*, (A)134: 429-439.

Urbinati, E. C.; Sanabria, A. I.; Da Silva, A. C.; Carvalho, E. G.; Souza, V. L.; Gonçalves, F. 2003. Manejo alimentar e reprodução em peixes. Memorias IV Seminário Internacional de Acuicultura. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.

Valente, L. M.; LeBail, P.; Gomes, E.; Fauconneau, B. 2003. Hormone profile in fast and slow growing strains of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in response to nutritional state. *Aquaculture*. 219: 829-839.

Vásquez-Torres, W.; Pereira, F. y Arias-Castellanos, J. 2002. Estudos para Composição de uma Dieta Referência Semipurificada para Avaliação de Exigências Nutricionais em Juvenis de Pirapitinga, *Piaractus brachypomus* (Cuvier, 1818). *Rev Bras Zootecn*. 31(1): 283-292.

Vinatea, L. 2005. Sostenibilidad en acuicultura: Desafíos. Memorias V Seminario Internacional de Acuicultura. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.

Volkoff, H.; Canosa, L. F.; Unniappan, S.; Cerdá-Reverter, J. M.; Bernier, N. J.; Kelly S. P.; Peter, R. E. 2005. Neuropeptides and the control of food intake in fish. *Gen. Comp. Endocrinol*. 142: 3-19.

Walton, M.J.; Cowey, C.B. 1982. Aspects of intermediary metabolism in salmonid fish. *Comp. Biochem. Physiol*. 73B(1): 59-79.

Wang, T.; Hung, C.; Randall, D. J. 2006. The comparative physiology of food deprivation: From feast to famine. *Annu. Rev. Physiol*. 68: 223-251.

Wieser, W.; Krumschnabel, G.; Ojwang-Okwor, J.P. 1992. The energetics of starvation and growth after refeeding in juveniles of three cyprinid species. *Environ Biol Fishes*. 33: 63-71.

Zhu, X.; Xie, S.; Zou, Z.; Lei, W.; Cui, Y.; Yang, Y.; Wootton, R. 2004. Compensatory growth and food consumption in gibel carp, *Carassius auratus gibelio*, and Chinese longsnout catfish, *Leiocassis longirostris*, Experiencing cycles of feed deprivation and re-feeding. *Aquaculture*. 241: 235-247.

Zhu, X.M.; Xie, S.Q.; Lei, W.; Cui, Y.B.; Yang, Y.X.; Wootton, R.J. 2005. Compensatory growth in the Chinese longsnout catfish, *Leiocassis longirostris* following feed deprivation: Temporal patterns in growth, nutrient deposition, feed intake and body composition. *Aquaculture*, 248(1-4): 307-314.