

**EFFECTO DE LA RESTRICCIÓN ALIMENTICIA SOBRE EL DESEMPEÑO
PRODUCTIVO Y FISIOLÓGICO DE YAMÚ *Brycon amazonicus***

JUAN PABLO NIETO SUAREZ

**Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias
Maestría en Ciencias-Biología
Bogotá, Colombia
2012**

**EFFECTO DE LA RESTRICCIÓN ALIMENTICIA SOBRE EL DESEMPEÑO
PRODUCTIVO Y FISIOLÓGICO DE YAMÚ *Brycon amazonicus***

JUAN PABLO NIETO SUAREZ

**Tesis presentada para optar al título de:
Magíster en Ciencias-Biología**

**Director:
MIGUEL ÁNGEL LANDINES PARRA, Ph.D.**

**Línea de investigación:
Fisiología de peces**

**Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias
Maestría en Ciencias-Biología
Bogotá, Colombia
2012**

A mi madre, Lucila

por su amor e inestimable apoyo

AGRADECIMIENTOS

Toda aventura, finalmente, tiene su recompensa, y para mí, el haberla podido vivir, simplemente, ya es parte del éxito.

Esta investigación no se habría podido realizar sin la generosa colaboración de muchas personas a quien me gustaría expresar mi agradecimiento. Realmente, este trabajo es fruto de la colaboración de muchos, así que enhorabuena a todos, lo hemos conseguido.

En primer lugar, agradecer A Dios, por permitirme alcanzar esta meta, ser la fortaleza y sabiduría a lo largo de toda mi vida. Gracias a mi director de tesis, Dr. Miguel Ángel Lándinez Parra el que me brindara la oportunidad de trabajar con él y de conocer a una persona “auténtica”. A Miguel Ángel, mil gracias, y mil gracias más, por su excelente dirección, asesoramiento, disponibilidad, confianza, consejos, paciencia, calidad como persona y apoyo brindado en todo momento. Sinceramente, muchas gracias!!!. Me considero afortunado por haber podido contar con usted, si me diera a elegir, repetía. Por todo, GRACIAS.

Gracias por el financiamiento al Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural a través del proyecto “Optimización de la producción de cachama blanca *Piaractus brachypomus* y yamú *Brycon amazonicus* a través de la aplicación de protocolos alternativos de alimentación ambientalmente sostenibles” aprobado en la Convocatoria Nacional para la Cofinanciación de Programas y Proyectos de Investigación, Desarrollo Tecnológico e Innovación para el Sector Agropecuario por Cadenas Productivas con énfasis en Oferta Alimentaria, 2008.

A la Universidad Nacional De Colombia y Asociación de Acuicultores de los Llanos Orientales por posibilitarme que esta aventura empezara, continuara y acabara.

Gracias a la gente de la Facultad de medicina veterinaria y de zootecnia, por acogerme como uno más y tenderme la mano en todo momento. Gracias por posibilitarme realizar muchos de los ensayos en sus laboratorios y poner a mi disponibilidad tantas cosas que me han hecho falta en un momento dado. Gracias a la Dr. Martha Pabón, por su cariño y serenidad; a Nancy y Constanza, por su cariño, consejos, amabilidad e interés en mi trabajo; a Liliana, Charles, Diego y Gustavo, muchas gracias. Encantado de haberlos conocido a todos/as.

Mi familia para mí es el pilar básico de mi vida, ya que sin ellos, este trabajo tampoco hubiese podido realizarse. Mis padres lo son todo para mí y estoy orgulloso de ser su hijo y de poder aprender de ellos, porque ellos me han enseñado todo lo que sé y lo que soy. Gracias a mis hermanos Wilson, Ángela y Jaime por ser mis segundos padres, por brindarme todo su amor y cariño, os llevo siempre en mi corazón. Y, cómo no, a mi esposa, Letty esperanza a quien quiero un montón, y con quien cada vez me siento más unido. Gracias por estar siempre ahí, toque lo que toque.

Un beso gigante para mis “sobrinos” Juan Fernando y José Jerónimo, con quienes estoy deseando compartir buenos momentos.

Un agradecimiento muy especial a, a los amigos/as de siempre, como Rosita y Carlitos, y sus hijos, con quienes he compartido tantos buenos momentos (y los que quedan....), con quienes guardo una amistad muy especial y a quienes no olvidaré jamás. Amigos, os quierooo, sois los mejores!!!. Gracias por ser mis amigos y estar siempre ahí. Espero no haberme olvidado de nadie, y si me olvido de alguien que me perdonen, lo siento, no era mi intención, ya que realmente estoy agradecido de todas aquellas personas que han formado parte de este trabajo tanto profesionalmente, con aquellas que han influido personalmente en mi vida. A todos, MIL GRACIAS de corazón.

CONTENIDO

	pág.
INTRODUCCIÓN.....	15
1. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.....	18
2. JUSTIFICACIÓN.....	20
3. OBJETIVOS.....	21
3.1 OBJETIVO GENERAL.....	21
3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	21
4. REVISIÓN DE LITERATURA.....	22
4.1 YAMÚ (<i>Brycon amazonicus</i>).....	22
4.1.1 Clasificación taxonómica y distribución geográfica.....	22
4.1.2 Larvicultura.....	23
4.1.3 Alevinaje.....	24
4.1.4 Nutrición.....	24
4.1.5 Cultivo.....	24
4.2 RESTRICCIÓN ALIMENTICIA Y CRECIMIENTO COMPENSATORIO.....	25
4.3 CAMBIOS METABÓLICOS EN CONDICIONES DE AYUNO.....	29
4.3.1 Modificaciones a nivel del hígado.....	29
4.3.2 Modificaciones a nivel del cerebro.....	33
4.3.3 Modificaciones a nivel del músculo esquelético.....	34
4.4 CAMBIOS METABÓLICOS DURANTE LA REALIMENTACIÓN.....	36
4.4.1 Modificaciones a nivel del hígado.....	36
4.4.2 Modificaciones a nivel del cerebro.....	37
4.4.3 Modificaciones a nivel del músculo esquelético.....	38

4.5REGULACIÓN NEUROENDOCRINA DE LA INGESTA Y DEL METABOLISMO INTERMEDIARIO	39
4.5.1 Neuropéptidos.....	39
4.5.2 Insulina.....	40
4.5.3 Glucagón.....	41
4.5.4 Somatostatina.	42
4.5.5 Hormona de Crecimiento (GH) y factor de crecimiento insulínico (IGF).	42
4.5.6 Hormonas Tiroideas.....	43
5. METODOLOGÍA	44
5.1 ÁREA DE ESTUDIO	44
5.2MATERIAL EXPERIMENTAL	44
5.2.1 Etapa experimental.	45
5.2.2 Etapa de recolección de datos.....	46
5.2.3 Etapa de análisis de datos.....	48
5.3 ANÁLISIS BIOMÉTRICOS.....	49
5.3.1 Parámetros de evaluación del incremento en peso.	49
5.3.2 Parámetro de evaluación del incremento en longitud.Para la evaluación de la variable longitud, se utilizaron los siguientes parámetros:	50
5.3.3 Parámetros de evaluación de vísceras e hígado.	50
5.3.4 Parámetros de evaluación del rendimiento productivo del alimento.	51
5.4ANÁLISIS ESTADÍSTICO	51
6. RESULTADOS.....	52
6.1PARÁMETROS PRODUCTIVOS.....	52
6.1.1 Crecimiento e índices biométricos.	52
6.1.2 Tasa de Conversión Alimenticia.....	57
6.2 PARÁMETROS SANGUÍNEOS	57

6.3HORMONAS.....	60
6.4COMPOSICIÓN FINAL DEL PRODUCTO.....	60
7. DISCUSIÓN	63
8. CONCLUSIONES	68
9. RECOMENDACIONES.....	69
BIBLIOGRAFÍA.....	70

LISTA DE FIGURAS

	pág.
Figura 1. Ejemplar de <i>Brycon amazonicus</i>	22
Figura 2. Valores medios \pm D.S. de peso final en los diferentes tratamientos..	54
Figura 3. Valores medios \pm D.S. del peso del animal completo (g) en ejemplares de yamú sometidos a restricción moderada..	56
Figura 4. Valores medios \pm D.S. del peso del animal completo (g) en ejemplares de yamú sometidos a restricción severa.....	56
Figura 5. Valores medios \pm D.S. de TCA en juveniles de yamú al finalizar el periodo experimental..	57
Figura 6. Valores medios \pm D.S. de colesterol final en diferentes tratamientos..	59
Figura 7. Valores medios \pm D.S. de triglicéridos final en los diferentes tratamientos..	59
Figura 8. Efecto de los tratamientos sobre el porcentaje de ceniza en el músculo después de 85 días de tratamiento.....	62

LISTA DE TABLAS

	pág.
Tabla 1. Tratamientos experimentales.....	45
Tabla 2. Ingredientes de la dieta experimental para juveniles de yamú.....	46
Tabla 3. Composición de la dieta formulada para juveniles de yamú	46
Tabla 4. Pesajes de animales sometidos a restricción alimenticia moderada y severa.....	47
Tabla 5. Índices biométricos de yamú alimentados bajo restricción alimenticia durante 85 días.....	52
Tabla 6. Valores medios \pm desviación estándar de peso (g) en los animales sometidos a restricción moderada	54
Tabla 7. Valores medios \pm desviación estándar de peso (g) en los animales sometidos a restricción severa.....	55
Tabla 8. Parámetros sanguíneos de yamú alimentados bajo esquemas de restricción de alimento al finalizar el periodo experimental (día 85).....	58
Tabla 9. Parámetros hormonales de yamú alimentados bajo restricción alimenticia al finalizar el periodo experimental (día 85).	60
Tabla 10. Composición corporal de los yamú alimentados bajo restricción alimenticia (día 85).....	61

RESUMEN

El objetivo del estudio fue evaluar el efecto de estrategias de manejo alimenticio de restricción de alimento y realimentación sobre la producción de yamú. El experimento se realizó entre septiembre y diciembre de 2009 en las instalaciones de la empresa Langostinos del Llano, adscrita a la Asociación de Acuicultores de los Llanos Orientales. Se utilizaron 192 juveniles de yamú ($185,96 \pm 34,87\text{g}$ y $23,22 \pm 1,46\text{ cm}$), distribuidos en 24 tanques y asignados aleatoriamente por 12 semanas a los siguientes tratamientos: alimentación diaria (T1 control); dos días de ayuno-tres días alimentación (T2); tres días de ayuno-dos días de alimentación (T3); un día de ayuno-un día de alimentación (T4); tres semanas de ayuno-nueve semanas de alimentación (T5); cuatro semanas de ayuno-ocho semanas de alimentación (T6); cinco semanas de ayuno-siete semanas de alimentación (T7). Se utilizó alimento de 30% de proteína, suministrado al 3% de la biomasa dos veces al día. Para verificar si los animales perdieron peso, en los tratamientos T2, T3 y T4 se realizó un pesaje en la semana 5, mientras que en T5, T6 y T7 el pesaje tuvo lugar tan pronto terminó el ayuno según el tratamiento (semanas 3, 4 y 5, respectivamente); en todos los casos, animales de T1 también fueron pesados para poder realizar la respectiva comparación. Al culminar el periodo experimental todos los peces se anestesiaron y se les tomaron muestras de sangre para determinar el hematocrito (Htc), hemoglobina (Hb), variables metabólicas (Glucosa, triglicéridos, colesterol y lactato) y hormonales (T_3 , cortisol e insulina). Posteriormente, los animales fueron sacrificados, pesados y medidos. Con los valores de peso (P), longitud estándar (LE) y longitud total (LT) de los animales y peso de las vísceras e hígado se calcularon los siguientes parámetros: ganancia de peso (GP), tasa de crecimiento específico (TCE), crecimiento relativo (CR), incremento de longitud (IL), factor de condición (K), factor de conversión alimenticia (FCA), índice viscerosomático (IVS) e índice hepatosomático (IHS). Adicionalmente, se realizó un análisis bromatológico (Materia seca, proteína,

extracto etéreo y cenizas) y de energía de la carcasa. El diseño estadístico fue completamente al azar con tres repeticiones por tratamiento. Para el análisis de los datos se les aplicó un 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%). Los resultados mostraron que al finalizar el ensayo no hubo diferencias significativas en la mayoría de los parámetros analizados (GP, TCE, CR, IL, K, IVS e IHS). Sin embargo, se encontraron diferencias significativas en el peso final, en el que T2, T3 y T4 presentaron los índices más bajos; asimismo, hubo diferencias significativas en colesterol y triglicéridos siendo el T7 el tratamiento con el menor valor. No se presentó mortalidad atribuible a ninguno de los tratamientos. Se concluye que los juveniles de yamú son capaces de soportar la carencia parcial de alimento y optimizar la respuesta en los parámetros productivos.

Palabras Clave: alimentación, crecimiento compensatorio, eficiencia, restricción de alimento.

ABSTRACT

The aim of this study was to evaluate the effect of feeding strategies of food restriction and refeeding of the yamú production. The experiment was between September and December in 2009 at the company Langostinos del Llano, owned by the "Asociación de Acuicultores de los Llanos Orientales". 192 yamú juveniles were used (185.96 ± 34.87 g and 23.22 ± 1.46 cm), they were distributed in 24 tanks and they were randomly assigned by 12 weeks to the following treatments: daily food (control T1), two days of fasting three days of feeding (T2), three days of fasting two days of feeding (T3), a day of fasting a day of feeding (T4), three weeks of fasting nine weeks of feeding (T5), four weeks of fasting eight weeks of feeding (T6), five weeks of fasting seven weeks of feeding (T7). Food was used with 30% of the protein, supplied with 3% of biomass twice a day. In order to verify weight lost, animals of treatments T2, T3 and T4 were weighed on the 5 week, while animals of treatments T5, T6 and T7 were weighed as soon as the food restriction ended, according to each treatment (week 3, 4, 5 respectively). In each weigh-in animals of T1 were weighed too in order to compare results. Upon completion of the experimental period the animals were anesthetized and blood samples were taken to determine the hematocrit (Htc), hemoglobin (Hb), metabolic variables (glucose, triglycerides, cholesterol and lactate) and hormones (T_3 , cortisol and insulin). Subsequently, animals were sacrificed, weighed and measured, with the weight values (W), standard length (SL) and total length (TL) of animals and the weight of the viscera and the liver were calculated with the following parameters: weight gain (WG), specific growth rate (SGR), relative growth (RG), length in increase (LI), condition factor (K), feed conversion rate (FCR), viscerosomatic index (VSI) and hepatosomatic index (HSI). Additionally, abromatologic analysis was performed (dry matter, protein, ether extract, and ash) and energy in the carcass. Statistical design was completely random with three replicates in each treatment. An analysis of variance (ANOVA) was applied for the analysis of the

information and where differences were significant ($p < 0.05$), mean comparison was performed by Tukey test (5%). The results showed no significant differences in the most parameters analyzed (WG, SGR, RG, LI, K, VSI and HSI). However, significant differences were found in the final weight, in which T2, T3 and T4 had the lowest rates, also significant differences in cholesterol and triglycerides were found, T7 treatment had the lowest value. No mortality attributable to any of the treatments was presented. It was concluded that the juveniles of yamú are capable of enduring partial food restriction and optimizing their response in the productive parameters.

Keywords: nutrition, compensatory growth, efficiency, food restriction.

INTRODUCCIÓN

La notable disminución de la pesca de captura en el mundo ha conducido a que la producción acuícola se constituya en una fuente alternativa de proteína para la seguridad alimentaria mundial (FAO, 2009) y a su vez, como una actividad generadora de empleo e ingresos. Dentro de ese conjunto, la piscicultura, definida como aquella actividad dedicada al cultivo de peces bajo manejo e implementación de buenas prácticas como desarrollo genético, incubación, alimentación, reproducción y sanidad de las especies, ha crecido de manera considerable durante las últimas décadas. De hecho, en los últimos 20 años la producción mundial de especies como la tilapia, trucha y cachama han crecido a ritmos de 12%, 6% y 29%, cada una en el mismo periodo respectivamente (FAO, 2003).

En ese contexto, la producción acuícola colombiana se ha orientado en el mismo sentido que la producción mundial, esto es, al cultivo de camarón, tilapia, trucha y cachama. Estas tres últimas, son las principales especies en materia de piscicultura desarrolladas en el país y según estadísticas del Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura, en 1998 la producción creció hasta 46.000 t. (INPA, 1998), llegando a representar en el año 2003 un ingreso para el país de 158.185 millones de pesos (Espinal *et al.*, 2005) y teniendo una producción de 66.491 t. para el año 2006 (Arias, 2008); siendo la cachama blanca (*P. brachypomus*) la segunda especie piscícola en el ámbito nacional y la principal en el programa de seguridad social alimentaria (Merino *et al.*, 2006). Los diferentes avances que se han logrado con esta especie han promovido el trabajo con otras especies nativas como el bocachico y el yamú (Arias *et al.*, 2005).

En cuanto al yamú (*Brycon amazonicus*), es una especie nativa de la cuenca del río Orinoco, que por sus hábitos alimenticios omnívoros, crecimiento rápido y alta

calidad y aceptación comercial de su carne, se ha convertido en una especie de excelentes condiciones para cultivo (Arias, 1995). Su ciclo reproductivo es estacional, extendiéndose desde febrero a junio, coincidiendo con la época de lluvias, lo cual limita a este periodo la producción de alevinos y la investigación en varios aspectos de su biología y fisiología reproductiva (Arias *et al.*, 2002). Esta especie se identifica en los llanos orientales de Colombia como la especie más común entre los brycónidos y la más estudiada de este género para la piscicultura colombiana (Merino *et al.*, 2006).

Las experiencias de engorde del yamú han sido exitosas en la medida en que los animales han demostrado un crecimiento algo más rápido que el de la cachama blanca en condiciones de cultivo, alimentación y densidad similares, esto es: 1 a 1,5 peces/m² y concentrado del 24% de proteína. Con estos parámetros productivos se tiene reportado un rendimiento de 400 a 500 g. en un término de 120 a 150 días (AGROCADENAS, 2005). En cuanto al cultivo del yamú en estanque de tierra (500-2000 m²) se concentra en los departamentos del Meta, Casanare, Arauca, Guaviare, Caquetá y Putumayo (Cruz *et al.*, 2000). En otros departamentos como Antioquia, Valle del Cauca y eje cafetero, la especie ha incursionado con gran éxito en cultivos para la pesca deportiva. En el 2003 se estimó una producción aproximada de 1.500 t. (Arias, 2006).

Adicional a ello, la asociación de acuicultores de los llanos orientales-ACUIORIENTE y los acuicultores asociados empiezan a trabajar con yamú desde 1996, con ensayos de manejo de ejemplares silvestres y reproducción inducida. Desde ese año, se ha mejorado notablemente en ambos aspectos, pero aún la época de reproducción está restringida a 5 meses del año, temporada en la cual los productores asociados tienen una producción aproximada de un millón de alevinos, la mayoría de los cuales es comercializada en otras regiones del país.

Por otro lado, es conocido que en las prácticas de producción que se manejan actualmente en Colombia el costo de la alimentación puede representar el 80% de los costos del sistema productivo (Espinal *et al.*, 2005); adicionalmente, se ha demostrado que problemas irreversibles como la eutroficación de los cuerpos de agua se han acentuado cada vez más con el constante desarrollo de las actividades agropecuarias, entre ellas la acuicultura, factor principal de contaminación del ambiente acuático, debido a la alimentación en algunos casos excesiva de los peces o al uso de alimentos con altos contenidos de nutrientes requeridos por el animal, pero no siempre aprovechados eficientemente por su tracto digestivo.

Con base en lo anterior, el objetivo del trabajo fue evaluar alternativas de alimentación tendientes a mejorar la productividad del cultivo del yamú, una de las especies nativas más promisorias para la piscicultura nacional.

1. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

La piscicultura en Colombia reúne a múltiples agentes económicos partícipes en las diferentes actividades de la producción y comercialización de los bienes finales e intermedios de la cadena. Estas corresponden a: (1) la producción de alevinos, (2) las actividades de levante y engorde, (3) el procesamiento o transformación de los peces y (4) los canales de comercialización. Otras actividades como la elaboración de alimento balanceado para peces, la prestación de servicios financieros y de transporte, se vinculan paralelamente a la dinámica de la cadena.

En el 2001 Colombia destinó el 57% de los gastos totales de producción de la piscicultura nacional hacia la alimentación (AGROCADENAS, 2005). En el departamento del Meta en el 2004 se registraron costos de producción para el cultivo de cachama de \$7.700.000 por ciclo productivo para bajos niveles de producción (2,5 t.) y 89,5 millones por ciclo para medianas producciones (31,5 t.) (Espinal *et al.*, 2005). Por consiguiente, se reporta que sin importar la especie para cultivo, el costo de producción por alimento en el Meta ocupa el principal rubro con un rango entre 67 y 72%, llegando a ser hasta el 80%. En el departamento del Santander el costo por alimento ocupa el tercer puesto (24%), siendo el costo de excavación y movimiento de tierra el principal ítem, participando con un 55%; esto último, incluye el transporte y la remuneración de la máquina, el combustible y el pago al conductor. No obstante, si se omiten los costos de infraestructura y compra de equipos el alimento ocupa el principal rubro participando con un 44% (Espinal *et al.*, 2005).

Por lo anterior, esta condición obliga a quienes trabajan para el sector acuícola a la creación de estrategias que disminuyan este tipo de costos, sin que ello se convierta en una amenaza para el productor, el consumidor final y sobre todo para el medio ambiente, pues como es sabido hoy por hoy existe una fuerte

preocupación por el impacto que pueda causar el hombre sobre los ecosistemas naturales (FAO, 2001), ya que en ellos repercute toda aquella actividad que se haga en los cultivos.

Por otro lado, el mercado nacional se ha caracterizado por la baja diversificación en la oferta de especies, siendo los cultivos de principal producción los de tilapia, trucha, cachama y camarón, mientras que especies nativas como el yamú *Brycon amazonicus*, el bocachico *Prochilodus* spp., y el bagre rayado *Pseudoplatystoma* spp., han permanecido al margen de las grandes producciones (Merino, 2006), y con las cuales hasta hace muy poco tiempo se comenzó a trabajar. De las especies nativas únicamente se destaca en la acuicultura nacional la cachama blanca *Piaractus brachypomus*, especie que en los últimos 20 años ha mostrado un ritmo de crecimiento hasta del 29% (AGROCADENAS, 2005). Esto significa que las especies nativas pueden desarrollar un gran potencial productivo en cautiverio, siempre y cuando se logren satisfacer sus requerimientos, pero, para lograrlo se debe aportar herramientas técnicas y conceptuales que permitan fortalecer el conocimiento sobre ellas y así convertirlas en una alternativa productiva, generando un nuevo bien para la canasta familiar, al tiempo que propenda por el cuidado del ambiente acuático.

2. JUSTIFICACIÓN

La sostenibilidad de la piscicultura depende en gran medida de la capacidad local de aprovechar racionalmente la biodiversidad íctica nativa a través de procesos de innovación tecnológica orientados a promover la industrialización de la cadena productiva acuícola y a la generación de divisas y empleo rural para la región.

Dentro de la gama de especies nativas y de consumo con alto potencial de producción, *Brycon amazonicus* constituye una de las de mayor interés y proyección en el sector acuícola, dado su hábito alimenticio omnívoro, su crecimiento rápido, gran eficiencia alimenticia y óptima calidad de su carne. Sin embargo, estas características han generado una extracción irracional de la especie sin reposición en el medio natural, causando una significativa disminución de las poblaciones en las zonas de pesca, convirtiendo a la acuicultura en una buena alternativa comercial, lo que ha permitido disminuir la extracción en su hábitat.

Como alternativa de aprovechamiento sostenible de esta especie, la Universidad Nacional De Colombia y Asociación de Acuicultores de los Llanos Orientales lideran un proceso de conocimiento del manejo del cultivo de yamú con una perspectiva de índole productivo, que pretende garantizar el desarrollo del paquete tecnológico completo para la especie, una de cuyas herramientas es la utilización de protocolos de alimentación alternativos a los convencionalmente manejados en nuestro medio.

Por tanto, este trabajo tiene como propósito evaluar el efecto de diferentes protocolos de alimentación integrados por periodos de restricción alimenticia y realimentación que puedan optimizar los índices productivos de *Brycon amazonicus* en cautiverio.

3. OBJETIVOS

3.1 OBJETIVO GENERAL

Evaluar el efecto de la restricción alimenticia y realimentación sobre el desempeño productivo y fisiológico en juveniles de yamú *Brycon amazonicus*.

3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

3.2.1 Evaluar y comparar el efecto de diferentes protocolos de restricción alimenticia y realimentación sobre parámetros de crecimiento de yamú.

3.2.2 Establecer el efecto de la restricción y realimentación sobre algunas variables metabólicas y hormonales indicadoras del estado nutricional y de bienestar animal.

3.3.3 Valorar el efecto de los periodos de restricción alimenticia y realimentación sobre la calidad del producto final.

4. REVISIÓN DE LITERATURA

4.1 YAMÚ (*Brycon amazonicus*)

4.1.1 Clasificación taxonómica y distribución geográfica. El yamú, *Brycon amazonicus* (Lima, 2003) (Figura 1) es un carácido de la cuenca del río Orinoco, distribuido en los Llanos de Colombia y Venezuela, es reofílico y su reproducción natural se lleva a cabo durante la época de lluvias, que comprende el periodo entre febrero y junio (Arias, 1995; 2001). Por sus hábitos alimenticios omnívoros, su rápido crecimiento y la calidad y aceptación comercial de su carne, es una especie de excelentes condiciones para piscicultura (Torres, 2000). Sin embargo, la producción comercial de alevinos aún presenta dificultades debido a su marcada estacionalidad reproductiva y al canibalismo que presentan las larvas durante los primeros días de vida (Atencio, 1999).

Figura 1. Ejemplar de *Brycon amazonicus*



La distribución altitudinal de la especie se delimita entre los 50-500 m.s.n.m. (Arias, 2002) dado su requerimiento de aguas cálidas con rangos de temperatura

de entre 26 y 30°C; estas aguas deben contener O₂ disuelto entre 4-7 mg/l, un pH entre 6-7 y una dureza de 15-45 mg/l (Arias, 1994; 2001; Bernal & Cala, 1997).

4.1.2 Larvicultura. La mayor parte de los productores de alevinos se limitan a la siembra de las larvas en estanques en tierra entre las 24-36 horas posteclosión (**HPE**), sin un manejo previo bajo condiciones vigiladas. La larvicultura, como cultivo de larvas en condiciones controladas, es descrita para esta especie por varios autores (Arias *et al.*, 2003; Atencio *et al.*, 2003; Venegas & Lombo, 1996), pudiéndose destacar lo siguiente: se puede efectuar en incubadoras o tanques cilíndricos hasta por 60 HPE, poco antes de la reabsorción completa del saco vitelino (Atencio, 2000). El canibalismo, muy acentuado durante el cultivo larval se inicia a las 36 HPE siendo posible aumentar la sobrevivencia en un 20-30% cuando se mantiene una densidad de 50 larvas/l en agua con temperatura de 27-28°C, pH de 6,8-7,2, y se alimenta por primera vez a las 32 HPE (Atencio, 2000).

Las fuentes experimentadas como primera alimentación durante 24 horas son: náuplios de *Artemia salina*, plancton silvestre seleccionado por tamaño y postlarvas de otros peces como *Piaractus brachypomus* (cachama), ofrecidos los dos primeros, al menos en seis ocasiones a intervalos de 4-5 horas; y el tercero una sola vez a las 32 HPE. Los resultados muestran 70, 6,61 y 19% de sobrevivencia a las 60 HPE cuando son alimentadas con postlarvas de cachama, náuplios de *A. salina* y plancton silvestre respectivamente (Atencio *et al.*, 2002; Atencio *et al.*, 2003).

4.1.3 Alevinaje. Las larvas cultivadas en condiciones controladas a las que se les ha proporcionado primera alimentación, pueden ser criadas en estanques en tierra previamente preparados (Arias, 2001). Los resultados obtenidos cuando son sembradas a densidad de 50 larvas-postlarvas/m² de espejo de agua, a la edad de 60 HPE y alimentadas con concentrado pulverizado para peces del 45% de proteína bruta, ofrecido a voluntad tres a cinco veces/día, siete días a la semana, a partir del cuarto día de la siembra, han arrojado niveles de sobrevivencia del 33% a los 12-15 días de alevinaje (Atencio, 2000). Los alevinos obtenidos son generalmente heterogéneos, con longitud total de 29 ± 10mm. (Atencio *et al.*, 1998; Atencio *et al.*, 2002; Atencio *et al.*, 2003).

4.1.4 Nutrición. Los trabajos en aspectos nutricionales para yamú apenas empiezan, pero ya muestran resultados sorprendentes en cuanto a los requerimientos de la especie y las relaciones entre nutrientes. En experimentos con dietas semipurificadas de 17, 21 y 25% de proteína y energía de 2,6, 2,9 y 3,2 kcal/g, la relación que produjo el mejor crecimiento fue la de 21% de proteína con 3,2 kcal/g (Salinas *et al.*, 2001; López *et al.*, 2004).

4.1.5 Cultivo. Es un cultivo nuevo, con sólo seis años de desarrollo, pero que ya se perfila como una alternativa rentable (Cruz *et al.*, 2000), con producción estimada de 1500 t. métricas para el año 2003. Las condiciones de cultivo son similares a las utilizadas para otras especies nativas como la cachama (Vásquez, 1991; Cruz *et al.*, 2000). Según Arias (2001), las diferentes actividades propuestas para el monocultivo de la especie son: densidad de siembra de 1-1,5 individuos/m² (Arias & Pardo, 1998; Arias *et al.*, 2000a; 2000b), alimentación con raciones comerciales para peces o mezclas de granos que contengan 22-30% de proteína bruta (Arias & Rodríguez, 2000) y suplementación alternativa con hojas y frutos (Arias *et al.*, 2000b).

Las raciones pueden ser administradas diariamente en cantidades correspondientes al 3% de la biomasa, dos veces al día, seis días a la semana (Arias *et al.*, 1998). En las condiciones anteriores se han logrado conversiones alimenticias entre 1,5 y 2, en tiempo de cultivo de 4 a 6 meses, cosechando animales entre 400 y 600 g (Lizarazo, 1999; González *et al.*, 2001; Peñaloza *et al.*, 2001). En policultivo su rendimiento mejora hasta un 20% al igual que la producción de las especies acompañantes (Arias & Murillo, 2000).

4.2 RESTRICCIÓN ALIMENTICIA Y CRECIMIENTO COMPENSATORIO

Muchas especies de peces pueden, durante algún período de su vida, estar sometidas a variaciones en la disponibilidad de alimento debido a diversas situaciones de tipo estacional, climáticas, por competición alimentaria interespecífica o migraciones reproductivas. Estos períodos de ayuno son entonces condiciones frecuentes en la vida de los peces. Las modificaciones del entorno condujeron en la vía evolutiva de las especies al desarrollo de una serie de cambios metabólicos y de comportamiento con el fin de adaptarse a las condiciones imperantes (Bastrop *et al.*, 1991; Méndez & Wieser, 1993) de tal manera que algunas especies pueden sobrevivir varios meses o incluso años sin ingerir alimento (Shimeno *et al.*, 1990; Olivereau & Olivereau, 1997).

Las respuestas metabólicas a las oscilaciones en la disponibilidad de alimento varían dependiendo de numerosos factores, tales como la especie, la edad y el tamaño de los peces (Stimpson, 1965; Shimeno *et al.*, 1990; Méndez & Wieser, 1993). Así, las consecuencias del ayuno sobre el metabolismo son más pronunciadas en larvas y estadíos juveniles que en peces adultos, probablemente debido a una menor cantidad de reservas energéticas (Gadomski & Petersen, 1988; Richard *et al.*, 1991). Causas extrínsecas como la temperatura también pueden

tener incidencia en la respuesta metabólica (Brett, 1979; Méndez & Wieser, 1993). Otro factor importante a tener en cuenta en la dinámica de adaptación es la duración del período de ayuno y realimentación, ya que esto condiciona la priorización de una u otra vía metabólica.

Las pautas de alimentación de las distintas especies también influyen en la respuesta adaptativa. Así, las especies herbívoras y detritívoras ingieren alimento en forma continua, mientras que las carnívoras lo hacen con menos frecuencia y por tanto se encuentran mejor adaptadas a períodos de restricción alimentaria (Bond, 1996).

Durante la adaptación metabólica a situaciones de ayuno y realimentación se producen diversas modificaciones en el metabolismo intermediario de hidratos de carbono, lípidos y proteínas tendientes a mantener la homeostasis (Bastrop *et al.*, 1991; Walton & Cowey, 1982). Las principales modificaciones se producen al nivel de los órganos más activos en el metabolismo intermediario, tales como hígado, cerebro y músculo esquelético y son reguladas por el sistema nervioso y endócrino (Murat *et al.*, 1981).

De acuerdo a la duración del período de ayuno existen dos estados fisiológicamente diferentes. El primero se relaciona con las fases tempranas del ayuno (períodos menores a 7-10 días) y se caracteriza por la movilización rápida de las reservas disponibles. El segundo está vinculado a períodos crónicos de ayuno y se asocia a un pronunciado catabolismo lipídico y proteico, así como a pérdida de peso corporal (Farbridge & Leatherland, 1992).

Como respuesta a la restricción alimenticia el organismo exhibe mecanismos adaptativos y posteriores procesos compensatorios que permiten ajustar la energía disponible, con el propósito de preservar las diferentes funciones del organismo a través de la movilización de nutrientes, con la consecuente pérdida

de peso (Collins&Anderson, 1997; MacKenzie *et al.*, 1998; Power *et al.*, 2000; Carvalho, 2001). En diferentes estudios se ha comprobado que tras la exposición a periodos totales o parciales de restricción alimenticia, han sido evidentes en muchos organismos tasas de crecimiento superiores durante los posteriores periodos de continua disponibilidad de alimento; este fenómeno por el cual un organismo tiende a restablecer nuevamente la trayectoria original de su crecimiento es llamado **crecimiento compensatorio** (Aliet *al.*, 2003). Por tanto, el crecimiento compensatorio se define como la fase de crecimiento acelerado que se presenta cuando condiciones favorables son restablecidas luego de un periodo de crecimiento deprimido (Aliet *al.*, 2003; Cho *et al.*, 2006).

La compensación se puede presentar en tres diferentes grados: **compensación parcial**, en la cual los individuos restringidos no alcanzan igual tamaño a la misma edad de animales no restringidos. Sin embargo, presentan altas tasas de crecimiento y pueden tener mejores tasas de conversión alimenticia durante el periodo de realimentación; **compensación total**, en la cual los animales que fueron sometidos a restricción alcanzan igual tamaño a la misma edad que animales no restringidos; **sobre-compensación**, aunque poco frecuente, se presenta cuando animales que fueron restringidos alcanzan un mayor tamaño a la misma edad de animales no restringidos. Por otro lado, también puede ocurrir que los animales no exhiban compensación del crecimiento, caso en el cual la tasa de crecimiento de los animales continúa de acuerdo al peso obtenido al final del periodo de ayuno y no logran alcanzar el peso de peces no restringidos de la misma edad (Aliet *al.*, 2003).

Estudios realizados en *Lates calcarifer*, mostraron que tiempos cortos de ayuno (1 semana) indujeron a compensación total, mientras que tiempos más largos (2 y 3 semanas) llevaron a compensación parcial. El crecimiento compensatorio se presentó con mayor intensidad durante la primera semana (Tian&Qin, 2003). Según Tian &Qin (2004), al utilizar un protocolo diferente en la misma especie, se

puede concluir que una restricción alimenticia moderada (50-75% de saciedad) por dos semanas induce un crecimiento compensatorio total, mientras que restricciones severas (0-25% de saciedad) no permiten una compensación total.

El crecimiento compensatorio también ha sido observado después de la exposición a otras condiciones anormales como bajas temperaturas, hipoxia, entre otros (Tian & Qin, 2004). La capacidad con que los individuos regulan su crecimiento luego de ser sometidos a periodos de restricción depende de diversos factores como son: severidad y duración de la restricción (Tian & Qin, 2003), estado de desarrollo antes de iniciar la restricción, edad, madurez sexual y método de realimentación (Xie *et al.*, 2001).

Una de las principales características del crecimiento compensatorio que expresan los peces es el restablecimiento de la trayectoria de crecimiento que se presenta en los inicios del periodo de realimentación (Ali *et al.*, 2003), respecto a este fenómeno, algunos autores explican que este retorno se debe en parte a un componente genético, es decir que la trayectoria del crecimiento puede estar predeterminada genéticamente y los animales pueden detectar las desviaciones causadas en dicha trayectoria y compensarlas reajustando el apetito y metabolismo (Xie *et al.*, 2001). Por tanto, animales con crecimiento compensatorio tienden a presentar tasas de crecimiento más rápidas que aquellos animales que no han sufrido depresión en su crecimiento. Sin embargo, este acelerado crecimiento declina de la misma manera que en animales no restringidos (Ali *et al.*, 2003). Asimismo, el crecimiento compensatorio exhibe reajustes en la tasa de crecimiento minimizando las diferencias entre la tasa lograda y la ideal a causa del periodo de restricción (Xie *et al.*, 2001). Dicho crecimiento se realiza a expensas del aumento de consumo de alimento (hiperfagia) o por un mayor aprovechamiento del alimento, reflejado en una mejora de la eficiencia alimenticia (Gaylord & Gatlin, 2000). La hiperfagia y la eficiencia de crecimiento parecen ser los principales mecanismos causantes del crecimiento compensatorio posterior a

periodos de realimentación (Tian & Qin, 2003). Estudios en la dinámica de la hiperfagia han señalado diferencias según las especies, tal es el caso de *Leiocassis longirostris* el cual presentó hiperfagia constante durante el periodo de realimentación, por el contrario en *Gasteosteus aculeatus* la hiperfagia fue más notoria en la segunda parte del periodo de realimentación (Wu *et al.*, 2002).

4.3 CAMBIOS METABÓLICOS EN CONDICIONES DE AYUNO

4.3.1 Modificaciones a nivel del hígado. De todos los órganos de la economía de un pez, el hígado presenta una importancia superlativa ya que en él se centralizan el tratamiento y distribución del metabolismo y se proporciona a los demás órganos y tejidos una mezcla adecuada de nutrientes a través del torrente sanguíneo.

Los estudios de Machado *et al.* (1988) en *Rhamdia hilarii*, Segner & Braunbeck (1988) en *Leuciscus idus* y Shimeno *et al.* (1990) en juveniles de *Cyprinus carpio* establecen una disminución en los niveles de glucógeno y lípidos hepáticos en peces con 30 días de ayuno, cuya tendencia es de marcado descenso y la proporción en que disminuyen tales constituyentes hepáticos varía según la especie, lo que podría deberse a una capacidad diferencial para priorizar la utilización de las distintas sustancias de reserva en condiciones de ayuno.

Segner & Braunbeck (1988) determinaron mediante técnicas enzimoquímicas que además del incremento global en la actividad de glucógeno fosforilasa (**GF**) en peces en ayuno, se produce un aumento de las zonas del lóbulo hepático positivas a la actividad de la enzima. Así, los peces alimentados son positivos a la enzima solo alrededor de las áreas vasculares, mientras que después de 14 días de ayuno todos los hepatocitos son positivos a la misma.

El aumento en los niveles de proteínas hepáticas podría ser atribuido en parte a la reducción concomitante de los depósitos de lípidos, glucógeno y agua bajo condiciones de ayuno. Según Shimeno *et al.* (1990), la glucemia se mantuvo casi constante, en contraposición a lo descrito por Morata *et al.* (1982), Machado *et al.* (1988), Tranuliset *et al.* (1991), Soengas *et al.* (1996b) y Soengas *et al.* (1998) quienes demostraron reducciones significativas de la glucemia en peces en ayuno. Esta diferencia podría deberse a una gran actividad gluconeogénica hepática en la carpa incluso cuando los niveles de glucógeno del organismo son extremadamente bajos hacia el final del período de ayuno (Shimeno *et al.*, 1990). Walton & Cowey (1982) describen la gran capacidad gluconeogénica en salmónidos, que supera las necesidades de glucosa durante períodos de alimentación normal.

Paralelamente, Shimeno *et al.* (1990) observaron que las concentraciones séricas de proteínas y lípidos disminuían mientras que los niveles de aminoácidos y ácidos grasos libres aumentaban. El aumento de las concentraciones de aminoácidos en suero se acompañó de un incremento en la actividad enzimática de la aspartato aminotransferasa (**ASAT**) (a partir del séptimo día) y por una actividad sostenida de la glucosa-6-fosfatasa (**G6PT**) y la alanina aminotransferasa (**ALAT**) hepáticas durante el ayuno (Shimeno *et al.*, 1990). Sánchez *et al.* (1998) determinaron un incremento significativo en la actividad de la glutamato deshidrogenasa (**GDH**) y la ALAT en truchas arco iris sometidas a ayuno. Estos datos indicarían el aumento de la actividad gluconeogénica en el hígado utilizando aminoácidos como sustrato para la síntesis de glucosa. Además, Soengas *et al.* (1996b) observaron un descenso en los niveles plasmáticos de lactato asociado a un incremento significativo en la actividad de lactato deshidrogenasa (**LDH**) (a partir del séptimo día) y fructosa-1,6-bifosfatasa (**FBPT**) (desde el día 14). La reducción de la concentración sérica de lactato también fue descrita para otras especies como *Gadus morhua* (Hemre *et al.*, 1990) y *Cyprinus carpio* (Blasco *et al.*, 1992) y podría relacionarse con la mayor demanda de

sustratos gluconeogénicos en el hígado, lo cual es compatible con el incremento de la actividad de las enzimas que intervienen en este proceso descrita por Soengas *et al.* (1996b). Así, el hígado utiliza dos sustratos fundamentales para la neosíntesis de glucosa, los aminoácidos y el lactato.

El incremento sérico de los ácidos grasos libres junto con un descenso de los triglicéridos indicaría un aumento de la lipólisis en los tejidos (Machado *et al.*, 1988; Shimeno *et al.*, 1990;). Como resultado de este proceso también aumentan los niveles de glicerol, otro sustrato para la vía gluconeogénica.

Bajo condiciones de ayuno los ácidos grasos oxidados en el hepatocito no pueden ingresar al ciclo de Krebs para su completa oxidación ya que uno de sus metabolitos intermediarios - el oxalacetato - es utilizado en el proceso de gluconeogénesis, lo cual produce un descenso en la velocidad de oxidación de todos los intermediarios del ciclo y también del Acetil-CoA. Como el hígado tiene una cantidad limitada de coenzima A, cuando la mayor parte de ésta se encuentra ligada en forma de Acetil-CoA, disminuye la velocidad de β -oxidación por déficit de coenzima A libre. Entonces, la producción y exportación de cuerpos cetónicos libera coenzima A, lo que permite continuar la oxidación de ácidos grasos. Esto coincide con los datos presentados por Harmon&Sheridan (1992) y Soengas *et al.* (1996b) quienes observaron un aumento en las concentraciones plasmáticas de acetoacetato, lo que podría indicar un aumento en la actividad cetogénica del hígado que frecuentemente se asocia a los procesos gluconeogénicos hepáticos en la mayoría de los vertebrados.

Existe también una marcada disminución en la actividad de las enzimas de la vía de las pentosas fosfato, glucosa-6-fosfato deshidrogenasa (**G6PDH**) y 6-fosfogluconato deshidrogenasa (**6PGDH**), a partir del séptimodía (Shimeno *et al.*, 1990) y hasta el día 28 de ayuno (Bastrop *et al.*, 1991; Tranulis *et al.*, 1991). Esto conllevaría a una disminución general en los procesos de transcripción debido a

un descenso en la producción de precursores de nucleótidos (ribosa-5-fosfato) con la subsiguiente reducción en la síntesis de proteínas. Tal aseveración se confirma con los resultados de Segner & Braunbeck (1988) y Bastrop *et al.* (1991) quienes observaron una reducción significativa en los niveles de ARN hepático tras 14 y 28 días de ayuno. Otra de las consecuencias de la reducción de la actividad de la vía de las pentosas fosfato es un descenso en la síntesis de lípidos por no contar la célula con suficiente poder reductor debido a la menor producción de nicotinamín adenín dinucleotido fosfato reducido (**NADPH**). Esta influencia negativa del ayuno sobre la síntesis de lípidos fue reportada previamente en salmónidos (Lin *et al.*, 1977). El decremento en la actividad de estas vías anabólicas parece ser compatible con la condición de ayuno.

Doraswamy *et al.* (1988) describieron un descenso en la actividad de fructosa-1,6-bisfosfato aldolasa (**FBPA**) y Soengas *et al.* (1996b) demostraron una disminución de la actividad de la fosfofructo quinasa (**PFK**) a partir del séptimo día de ayuno en peces lo que indica depresión de la vía glucolítica.

Otra de las vías metabólicas estudiadas por Shimeno *et al.* (1990) y Bastrop *et al.* (1991) en carpas en ayuno, fue la ruta oxidativa del ciclo de Krebs, a través de la determinación de la actividad de la isocitrato deshidrogenasa (**IDH**) y malato deshidrogenasa (**MDH**).

Las variaciones en los niveles de glucógeno, lípidos y proteínas en el hígado se reflejan en el peso relativo del órgano, el cual desciende drásticamente hacia el séptimo día de ayuno (41% de los valores iniciales), manteniéndose estable hacia el final de la experimentación (30 días).

El comienzo de la realimentación produce un rápido incremento de peso del órgano, superando los valores iniciales (Shimeno *et al.*, 1990). Segner & Braunbeck (1988) observaron un patrón similar en el índice hepatosomático

(peso del hígado x 100/peso corporal) determinando que la reducción significativa del mismo se produce a los 14 días de ayuno. Los valores de dicho índice observados por Soengas *et al.* (1996b) indican un descenso significativo más tardío, hacia el día 42 de ayuno.

4.3.2 Modificaciones a nivel del cerebro. En los peces bajo un régimen alimentario normal, el cerebro utiliza la glucosa, el lactato y los cuerpos cetónicos como fuentes energéticas (Foster *et al.*, 1993; De Roos, 1994; Soengas *et al.*, 1998; Soengas & Aldegunde, 2002), aunque la velocidad de oxidación de los distintos sustratos difiere entre ellos. Soengas *et al.* (1998) determinaron que, a diferencia de lo que sucede en mamíferos donde los cuerpos cetónicos son oxidados en proporciones comparables a la glucosa y al lactato (Tildon *et al.*, 1993), en homogeneizados de cerebro de trucha arco iris las fuentes preferenciales de energía son la glucosa y el lactato, mientras que el W – Hidroxibutirato es oxidado a velocidades inferiores al 1% de las correspondientes a los dos primeros sustratos.

Bajo condiciones de restricción alimentaria total, Soengas *et al.* (1998), determinaron que se produce un descenso estadísticamente significativo de la glucemia a partir del cuarto día de ayuno, que se mantiene al menos hasta el día 14 (finalización del experimento). Esta hipoglucemia produce cambios en el metabolismo celular del cerebro tales como incremento en la movilización de glucógeno, reflejado por un descenso en los niveles de glucógeno y un incremento en la actividad de la glucógeno fosforilasa (GF), un aumento en la actividad de la β -hidroxibutirato deshidrogenasa (**β HBDH**) y en la utilización del β -hidroxibutirato como sustrato energético del 1700% respecto de los peces alimentados hacia el final del estudio y una disminución en la actividad de la hexoquinasa (**HK**) y fosfofructo quinasa (PFK). De ésto se desprende que existe una marcada depresión en la vía glucolítica, probablemente debido a la necesidad de mantener

otras vías metabólicas vitales como la de las pentosas fosfato (Soengas *et al.*, 1998), utilizando entonces otro sustrato como el β -hidroxibutirato para la obtención de energía. Esta mayor incidencia de los cuerpos cetónicos en el metabolismo cerebral se contrapone a la hipótesis propuesta por Zammit & Newsholme (1979), quienes postularon que los cuerpos cetónicos poseían escasa importancia en el metabolismo de los teleósteos durante períodos de ayuno.

Soengas *et al.* (1996b) describieron tendencias similares en los niveles de glucógeno, actividad de GP, HK, PFK y β HBDH en cerebro de salmón atlántico sometido a un régimen de restricción alimentaria total. Además observaron un incremento significativo en los niveles cerebrales de lactato y en la actividad de la LDH lo que podría indicar la capacidad gluconeogénica del cerebro en esta especie.

4.3.3 Modificaciones a nivel del músculo esquelético. Los niveles de glucógeno, lípidos y proteínas en músculo esquelético de peces sometidos a ayuno, presentan variaciones según la especie a estudiar. Esto podría deberse a una priorización selectiva en la utilización de las distintas sustancias de reserva en condiciones de ayuno. Asimismo, debe tenerse en cuenta que dada la cantidad absoluta presente en el músculo esquelético, las proteínas son las principales fuentes energéticas en regímenes de restricción alimentaria (Stimpson, 1965; Butler, 1968; Narasimhan & Sundararaj, 1971; Machado *et al.*, 1988). Incluso en especies como el bacalao que presenta grandes depósitos de grasas y utiliza los lípidos como sustrato energético de preferencia, las proteínas también son degradadas para obtener energía durante el ayuno prolongado (Black & Love, 1986).

Con relación al descenso en los niveles de proteínas musculares en peces en ayuno, Bastrop *et al.* (1991) reportan una disminución del 43% en el cociente

ARN/ADN en fibras musculares durante el ayuno, lo que indicaría una reducción en la actividad de síntesis proteica, al igual que en el hígado. Además Beaulieu&Guderley (1998) sostienen que esta respuesta adaptativa al ayuno compromete más al músculo blanco glucolítico que al músculo rojo oxidativo. Se postula que este agotamiento preferencial de las proteínas del músculo blanco tiene escaso impacto sobre la actividad locomotriz de rutina, ya que las fibras rápidas son utilizadas solo esporádicamente para la aceleración o movimientos natatorios rápidos durante los períodos de ausencia de alimento.

Respecto a la actividad enzimática en el músculo de peces en ayuno, Lowery *et al.* (1987) demostraron en *Paralabrax nebulifer* una reducción en las enzimas glucolíticas. Esto es apoyado por los estudios de Méndez & Wieser (1993) en *Rutilus rutilus*, quienes reportan un descenso en la actividad de enzimas de la vía glucolítica (piruvato quinasa-3 (**PK3**) y fosfofructo quinasa-4 (**PFK4**)), del ciclo de Krebs (citrato sintasa-4 (**CS4**)), de la vía gluconeogénica (fructosa-1,6-bisfosfatasa-4 (**FBPT4**) y lactato deshidrogenasa-3 (**LDH3**)) y glucogenolítica (glucógeno fosforilasa-3 (**GF3**)), mientras que algunas permanecen invariables como la aspartato aminotransferasa (ASAT) y la acilCoa-acetiltransferasa (**ACoAAT**), enzima interviniente en la oxidación de lípidos. Como contrapartida, a partir de la tercera semana de ayuno se registra un incremento del 70% en la actividad de alanina aminotransferasa (ALAT). Estas diferencias podrían indicar la utilización de aminoácidos como fuente energética a nivel muscular durante el ayuno, al contrario de lo que sucede en el hígado, en donde se los utiliza para la neosíntesis de glucosa.

A la luz de estos resultados y coincidiendo con los datos aportados por estudios previos (Weatherley&Gill, 1981; Black & Love, 1986; Lim&Ip, 1989), Méndez & Wieser (1993) plantean para los peces en ayuno un modelo metabólico muscular caracterizado por un rápido consumo de las reservas de glucógeno durante los primeros días, luego una transición hacia la utilización de lípidos endógenos y

en períodos prolongados de ayuno, la degradación de proteínas como fuente principal de energía. Las disminuciones de los distintos componentes de las fibras musculares durante el ayuno se ven reflejadas en una reducción del crecimiento y muchas veces, dependiendo del período de ayuno, en una pérdida de peso debido a que el músculo representa entre el 60 y el 70% del peso corporal (Machado *et al.*, 1988).

4.4 CAMBIOS METABÓLICOS DURANTE LA REALIMENTACIÓN

4.4.1 Modificaciones a nivel del hígado. Los efectos de la realimentación en el metabolismo hepático de peces fueron estudiados por Soengas *et al.* (1996b) quienes observaron que tanto los metabolitos como la actividad de las enzimas en peces tratados (28 días de ayuno + 14 días de realimentación), retornaban a valores similares a los de los peces control hacia el final del experimento. Shimeno *et al.* (1990) obtuvieron resultados similares en peces de 30 días de ayuno + 7 días de realimentación, aunque los niveles hepáticos de aspartato aminotransferasa (ASAT) y la concentración sérica de aminoácidos tras el período de realimentación se mantuvieron en valores semejantes al período de ayuno.

Existe una gran variabilidad en la recuperación de los niveles de glucógeno hepático tras la realimentación en las distintas especies estudiadas. Según Shimeno *et al.* (1990) los valores registrados luego del período de realimentación superaron ampliamente los niveles preayuno observándose registros del 205% respecto de los valores iniciales luego de 7 días de realimentación. Estos resultados son similares a los obtenidos por Machado *et al.* (1988). Por otra parte, Soengas *et al.* (1996b) observaron que tras un período de realimentación de 14 días los niveles de glucógeno no diferían significativamente de los controles. Las diferencias entre estos resultados pueden explicarse en términos de las variaciones en el diseño experimental entre ambos estudios. Esto último puede ser

apoyado por los resultados de Méndez & Wieser (1993) quienes observaron que los valores máximos de glucógeno corporal se presentaban a los 7 días de realimentación, descendiendo hacia valores normales tras un período de 14 días de realimentación. Como contrapartida, Doraswamy *et al.* (1988) reportan una reducción respecto de los valores control del 35% y 30% en tilapias sometidas a 30 días de ayuno tras 15 y 30 días de realimentación respectivamente, por lo que concluyen que en esta especie el ayuno prolongado podría tener efectos deletéreos sobre el metabolismo de hidratos de carbono.

En cuanto a la recuperación de las reservas lipídicas del hígado, Machado *et al.* (1988) demostraron un incremento en las mismas del orden del 300% respecto de valores control, en peces sometidos a un tratamiento de 30 días de ayuno + 2 días de realimentación. Esta acumulación de reservas por encima de los valores preayuno podría estar relacionada con una estrategia para una rápida captación de la energía contenida en los alimentos para su posterior redistribución en el organismo.

4.4.2 Modificaciones a nivel del cerebro. Existen escasas publicaciones sobre los efectos que la realimentación tiene sobre el metabolismo cerebral de peces sometidos a procesos de restricción de alimento. Soengas *et al.* (1996b) determinaron que tanto las concentraciones de glucosa como la actividad de las enzimas en peces tratados (28 días de ayuno + 14 días de realimentación) retornaban a valores similares a los de los peces control hacia el final del experimento. En otro estudio se observó que tras el período de realimentación existe un descenso del potencial glucolítico cerebral (Soengas *et al.*, 1996a) por lo que el ayuno prolongado podría presentar efectos deletéreos sobre la actividad de algunas vías metabólicas.

4.4.3 Modificaciones a nivel del músculo esquelético. Según Méndez & Wieser (1993), a medida que aumenta la duración del período de ayuno, la recuperación del glucógeno muscular tras la realimentación es más rápida y de mayor intensidad. Esta característica ha sido observada en especies como *Esox lucius* (Ince & Thorpe, 1976), *Pollachius virens* (Beardall & Johnston, 1985) y *Gadus morhua* (Black & Love, 1986). De esta manera se utiliza una vía rápida para almacenar la energía contenida en el alimento, para ser posteriormente redistribuida en la resíntesis de otros metabolitos musculares (Méndez & Wieser, 1993).

Con relación al restablecimiento de los niveles de lípidos, Machado *et al.* (1988) reportan un incremento del 300% respecto de los valores observados en los peces control luego de 48 horas de realimentación. De acuerdo a Méndez & Wieser (1993) los niveles de actividad enzimática retornan a valores normales tras 7 días (PFK, CS y FBPT) y 14 días de realimentación (GF, LDH y PK). Estas diferencias en el tiempo de normalización de la actividad enzimática parecerían estar relacionadas con la dinámica de las mismas durante el período de ayuno, ya que aquellas enzimas que presentan un descenso lento y sostenido recuperan rápidamente sus niveles de actividad mientras que aquellas que declinan su actividad drásticamente durante la primera semana de ayuno restablecen sus valores normales de actividad más tardíamente. La actividad de ALAT vuelve a valores normales después de 14 días de realimentación en peces sometidos a períodos de ayuno no mayor a 22 días. Con períodos más prolongados de ayuno, si bien se reduce la actividad enzimática tras la realimentación, nunca alcanzan los valores controles.

La reducción del crecimiento y la pérdida de peso producto del catabolismo proteico a nivel muscular durante el ayuno prolongado es rápidamente revertida tras el período de realimentación. Esto conduce a un crecimiento compensatorio correlacionado positivamente con la duración de la fase de ayuno (Wieser *et al.*,

1992) y que ha demostrado mejorar la tasa de crecimiento y la eficiencia de conversión alimenticia (Weatherly&Gill, 1981; Nicieza&Metcalf, 1997). Los sucesos de pérdida y recuperación de peso son determinados por la relación de procesos catabólicos y anabólicos (Jobling, 1993) que según se ha descrito anteriormente, varían dependiendo de la disponibilidad de alimento.

4.5 REGULACIÓN NEUROENDOCRINA DE LA INGESTA Y DEL METABOLISMO INTERMEDIARIO

Como se mencionó anteriormente, la respuesta metabólica de adaptación bajo condiciones de ayuno y realimentación es mediada por el sistema neuroendocrino. A continuación se describen, las acciones de las principales hormonas que intervienen en la modulación de la ingesta de alimento y el metabolismo intermediario y los factores que desencadenan su liberación.

4.5.1 Neuropéptidos. Existe una gran diversidad de neuropéptidos que, si bien no presentan efectos directos en las vías metabólicas descritas, modulan la ingesta de alimento y por tanto condicionan la eventual respuesta frente a condiciones de ayuno y realimentación.

Entre ellos se encuentran la colecistoquinina (**CCK**), el neuropéptido Y (**NPY**), lagalanina y la orexina. La CCK es producida en células endocrinas de la mucosa intestinal (Holmgren *et al.*, 1982) y en neuronas asociadas a los centros nerviosos que regulan la ingesta de alimento (Himick&Peter, 1995). Estos autores describieron una inhibición de la ingesta tras la administración intraperitoneal o intracerebrovascular de CCK lo que evidencia la acción reguladora de este neuropéptido. Gelineau&Boujard (2001) indicaron resultados similares,

observando un incremento significativo del consumo de alimento tras el tratamiento con antagonistas de la CCK.

El NPY, producido en diversas regiones del encéfalo, presenta un marcado efecto estimulador sobre el consumo de alimento (Narnaware *et al.*, 2000; Narnaware&Peter, 2001b). En peces sometidos a períodos variables de ayuno (3 a 21 días), se observó un incremento en los niveles cerebrales del ARNm que codifica al NPY (Narnaware *et al.*, 2000; Silverstein&Plisetskaya, 2000), mientras que solo 3 horas de realimentación normalizaron sus valores (Narnaware&Peter, 2001a).

Esto demuestra la existencia de un mecanismo de retroalimentación negativa en la regulación de la ingesta de alimento. De Pedro *et al.* (1995) y Volkoff *et al.* (1999) observaron un incremento en el apetito y la cantidad total de alimento ingerido tras la inyección intracerebroventricular de galanina y orexina, lo que evidencia la participación de ambas moléculas en la regulación de la conducta alimentaria. Asimismo, existe una interdependencia funcional entre los tres Neuropeptidos orexigénicos descritos. Se ha demostrado que la acción del NPY y la galanina, sobre la inducción del comportamiento de búsqueda de alimento y la ingesta, es incrementada por los efectos sinérgicos de la orexina (Volkoff&Peter, 2001).

4.5.2 Insulina. Este polipéptido es secretado por las células β del páncreas endócrino en períodos posprandiales, estimulado fundamentalmente por el aumento en los niveles de glucosa y aminoácidos séricos (Murat *et al.*, 1981). Asimismo, se ha sugerido la posibilidad de una estimulación neural de su secreción durante la fase cefálica de la digestión (Papatriphonet *et al.*, 2001) como sucede en mamíferos.

Su acción es principalmente anabólica induciendo la captación de glucosa y aminoácidos por el hígado y el músculo esquelético y promoviendo la lipogénesis y síntesis proteica en ambos órganos, y la glucogenogénesis sobre todo en el hígado (Machado *et al.*, 1988; Wenderlaar, 1993). Por tanto esta hormona se libera principalmente durante los períodos de realimentación según lo demostraron Thorpe&Ince (1976), existiendo una reducción significativa de su secreción durante el ayuno (Navarro *et al.*, 1992; Silverstein&Plisetskaya, 2000; Larsen *et al.*, 2001). Se ha propuesto que la insulina tendría un efecto estimulador a corto plazo sobre la ingesta de alimento (Le Bail&Boeuf, 1997).

Roy *et al.* (2003) demostraron la expresión del gen de insulina y la secreción de esta hormona en tejido adiposo de *Cyprinus carpio*, aunque se desconoce la respuesta de los adipocitos frente a condiciones de ayuno y realimentación.

4.5.3 Glucagón. Esta hormona se sintetiza en el páncreas y células endocrinas del intestino de algunas especies. Promueve la glucogenólisis, gluconeogénesis y lipólisis hepática (Mommsen&Moon, 1990; Moon, 1998). Navarro *et al.* (1992) demostraron un incremento significativo en los niveles de glucagón sérico desde el tercer y hasta el octavo día de ayuno, a partir del cual comenzaron a descender. Esto último coincide con lo descrito por Sundby *et al.* (1991) quienes observaron un descenso significativo en los niveles de glucagón sérico en *Salmo salar* y *Gadus morhua* a las 7 y 4 semanas de ayuno, respectivamente. Existe evidencia sobre la secreción de un péptido análogo al glucagón que presenta la misma actividad biológica pero con mayor intensidad (Mommsen&Moon, 1990; Wenderlaar, 1993; Mosjov, 2000).

4.5.4 Somatostatina. Esta hormona secretada por el páncreas endocrino y algunas células endocrinas del estómago e intestino, inhibe la liberación de insulina y glucagón en peces teleósteos. Además induce la activación de las vías glucogenolítica y lipolítica en el hígado (Pesek&Sheridan, 1996; Lin *et al.*, 2000). Se ha demostrado que estas últimas acciones se producen por un efecto directo sobre el hígado y no por su acción indirecta a través de la inhibición de la secreción de insulina (Wenderlaar, 1993). Pesek&Sheridan (1996) observaron una elevación en los niveles plasmáticos de somatostatina a partir del cuarto día y hasta el final del experimento en peces sometidos a 25 días de ayuno, lo que demuestra en parte los marcados efectos catabólicos descritos durante la restricción alimentaria.

4.5.5 Hormona de Crecimiento (GH)yfactor de crecimiento insulínico(IGF). La GH es producida en la adenohipófisis en la mayoría de los peces. Bajo condiciones dealimentación normal los efectos metabólicos de esta hormona están relacionados con un aumento de la síntesis proteica, mejorando la eficiencia en la conversiónalimenticia, incrementando el uso y la oxidación de grasas y aumentando los niveles plasmáticos de glucosa. Se ha sugerido también que la hormona de crecimiento podría estimular la ingesta de alimento (Le Bail&Boeuf, 1997). Su acción parece estar mediada, al igual que en vertebrados superiores, por factores de crecimiento análogos a la insulina (IGF) (Funkenstein *et al.*, 1989; Sakamoto *et al.*, 1993; Shablott *et al.*, 1995; Uchida *et al.*, 2003).

Sumpter *et al.* (1991) y Small *et al.* (2002) observaron un incremento significativo en las concentraciones séricas de la hormona de crecimiento desde la segunda y hasta la cuarta y sexta semana de ayuno, respectivamente. Estos registros se realizaron al finalizar el estudio y parecería que la liberación de GH se prolongaría en el tiempo, ya que Olivereau&Olivereau (1997) demostraron un incremento de

más del 100% del área inmunorreactiva a hormona del crecimiento de la hipófisis tras dos años de ayuno.

Por otra parte, los niveles plasmáticos de los IGF descienden significativamente (Uchida *et al.*, 2003), por lo que su producción sería modulada además por otros factores. Con este perfil hormonal (elevados valores séricos de hormona de crecimiento y descenso de los niveles de insulina e IGF) se favorecería la lipólisis como mecanismo adaptativo que permite la utilización de ácidos grasos por los tejidos periféricos (Uchida *et al.*, 2003).

4.5.6 Hormonas Tiroideas. Son sintetizadas en los folículos tiroideos, los cuales pueden presentar una distribución variable en el organismo dependiendo de las especies (Bond, 1996). Bajo condiciones normales producen un incremento en la movilización de lípidos corporales mientras que pueden inducir tanto procesos catabólicos como anabólicos a nivel proteico, dependiendo de factores como la edad y la concentración de hormona en sangre (Plisetskaya *et al.*, 1983). Bajo regímenes de restricción alimentaria completa, los niveles de T₃ se reducen significativamente a partir del tercer y hasta el séptimo día de ayuno (fin del experimento), retornando a valores normales tras 48 horas de la reanudación del suministro de alimento (Gaylord *et al.*, 2001).

Por otro lado, es sabido que la hormona del crecimiento (GH) y las hormonas tiroideas son fuertemente afectadas por el nivel nutricional y a su vez estas pueden llegar a jugar un rol importante dentro de los periodos de ayuno (Power *et al.*, 2000). Asimismo, se ha reportado disminución en los niveles de insulina e IGF-1 como respuesta a periodos de ayuno (Montserrat *et al.*, 2007).

5. METODOLOGÍA

5.1 ÁREA DE ESTUDIO

La investigación se realizó en la empresa Langostinos del Llano, asociada a la asociación de acuicultores de los llanos orientales ACUIORIENTE, cuyas instalaciones se encuentran localizadas en el municipio de Restrepo al noroccidente del Departamento del Meta, sus coordenadas son 4°16'08" latitud norte y 73°28'59" de longitud oeste, zona del Piedemonte llanero. La altura sobre el nivel del mar, es de 452 m.s.n.m (IGAC, 1991).

La región presenta precipitación promedios anuales entre 2500 a los 4000 mm; un promedio de humedad relativa entre 77 a 84% y temperatura ambiente media anual es de 21°C.

5.2 MATERIAL EXPERIMENTAL

Inicialmente se utilizaron 1000 ejemplares, mantenidos bajo condiciones normales de cultivo durante un periodo cuatro semanas, tiempo en el cual se alimentaron al 3% de la biomasa con alimento concentrado de 32% de proteína (Merino *et al.*, 2006).

Durante la fase de cría y levante se hicieron muestreos parciales cada 10 días (10% de la población) con el fin de monitorear y verificar el peso y el estado de salud de los individuos; asimismo, a diario se registraron los parámetros de temperatura, oxígeno, porcentaje de saturación de oxígeno y pH, y semanalmente

se tomaron registros de amonio, nitritos, turbidez, alcalinidad y dureza del agua, para garantizar que se encontraban dentro de los rangos normales para la especie.

5.2.1 Etapa experimental. Cuando los animales adquirieron el peso deseado (alrededor de 180 g), fueron seleccionados 192 individuos ($185,96 \pm 34,87$ g), que se distribuyeron aleatoriamente en 24 tanques plásticos con capacidad para 500 litros (8 peces por tanque), equivalente a una densidad aproximada de 3 kg/m^3 , momento en el cual fueron asignados a los tratamientos que se presentan en la tabla 1.

Tabla 1. Tratamientos experimentales

Tratamiento	Tipo de restricción	Ayuno	Alimentación
T1	Control	Sin ayuno	Diaria
T2	Moderado	2 días	3 días
T3	Moderado	3 días	2 días
T4	Moderado	1 días	1 días
T5	Severo	3 semanas	9 semanas
T6	Severo	4 semanas	8 semanas
T7	Severo	5 semanas	7 semanas

La fase experimental tuvo una duración de 12 semanas. Durante este tiempo los individuos fueron alimentados de acuerdo al tratamiento con una dieta formulada y elaborada en la Unidad de Producción de Alimento de la Facultad de Medicina Veterinaria y de Zootecnia de la Universidad Nacional de Colombia cuyos ingredientes y análisis proximal (composición) se presentan en las tablas 2 y 3.

Los tratamientos de restricción moderada (T2, T3 y T4) fueron aplicados durante diez semanas. Durante las dos últimas semanas los peces de los tres tratamientos mencionados fueron alimentados todos los días con el propósito de verificar si la

realimentación promovía la expresión del crecimiento compensatorio en los animales.

Tabla 2. Ingredientes de la dieta experimental para juveniles de yamú.

Ingrediente	Proporción (%)
Harina de pescado	6,00
Harina de vísceras de aves	11,00
Harina de sangre	2,00
Gluten de maíz	5,00
Torta de soya	25,04
Mogolla de trigo	15,00
Maíz amarillo	25,96
Harina de arroz	6,00
Aceite de pescado	0,10
L-Lisina HCL	0,50
DL-Metionina	0,22
Fosfato tricálcico	2,56
Premezcla minerales y vitaminas	0,25
Sal	0,30
Cloruro de Colina	0,05
Antioxidante (Ethoxiquin [®])	0,02
TOTAL	100,00

Tabla 3. Análisis proximal de la dieta formulada para juveniles de yamú

Ingrediente	Cantidad
Proteína Cruda (PC)	30,00%
Materia Seca	91,00%
Fibra Bruta (FB)	5,08%
Extracto Etereo (EE)	5,94%
Cenizas (CZ)	9,34%
Calcio (Ca)	1,60%
Fósforo disponible (P disp)	0,80%
Lisina	1,82%
Metionina	0,66%
Energía Digestible (ED)	3.000kcal/kg

5.2.2 Etapa de recolección de datos. Justo antes de iniciar la etapa experimental se llevó a cabo un pesaje inicial para garantizar la homogeneidad del lote experimental. Posterior a ello y ya con el experimento en marcha, se realizaron pesajes de los animales como se presenta en la Tabla 4.

Tabla 4. Pesajes de animales sometidos a restricción alimenticia moderada y severa.

SEMANAS TRATAMIENTOS	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1												
2												
3												
4												
5												
6												
7												

Como se observa en la tabla 4, para los grupos de restricción moderada el primer pesaje se realizó en la semana 5, tiempo en el cual se completó la mitad de la restricción (10 semanas). En el caso de los tratamientos de restricción severa, los pesajes se realizaron justo antes de iniciar la realimentación; esto con el propósito de verificar si los animales habían perdido peso después de haberlos sometido a la restricción alimenticia. Como es natural, animales del grupo control fueron pesados en todos los pesajes con el objetivo de realizar la comparación con los grupos tratados. Al finalizar el ensayo (semana 12) se tomaron muestras de sangre y tejidos y se realizó el último pesaje de los animales de todos los grupos experimentales. Para ello, los peces fueron capturados y anestesiados individualmente con metasulfonato de tricaina (MS-222[®]-200 mg/l) lo que facilitó la toma de muestras de sangre (4 ml/pez) a través de punción en la vena caudal, utilizando EDTA como anticoagulante.

En seguida de la toma de sangre, los animales fueron pesados, medidos y sacrificados, luego eviscerados con el objeto de pesar vísceras e hígado. Posteriormente se tomó una porción de músculo, el cual se conservó a -70°C para efectuar análisis proximal y de energía.

5.2.3 Etapa de análisis de datos. Las muestras de sangre de cada animal se dividieron en tres alícuotas para los siguientes análisis:

- Alícuota I: colectada en tubos capilares para medir el hematocrito (previa centrifugación en micro centrifuga a 2500*G/5 min.)
- Alícuota II: colectada en tubos de ependorff para medir hemoglobina, mediante una prueba de colorimetría utilizando el kit comercial Drabkin Spinreact® en un equipo analizador de química sanguínea Stat Fax 3300 Awareness Technology Inc®.
- Alícuota III: colectada en tubos de ependorff, se conservó a 4°C, luego se centrifugó en una centrifuga refrigerada a 2000*G durante 10 minutos para separar el plasma, el cual se dividió en cuatro sub-muestras que se congelaron a -20°C para las pruebas restantes.

Utilizando un equipo analizador de química sanguínea Stat Fax 3300 Awareness Technology Inc® se determinaron en plasma los siguientes parámetros:

- Glucosa, con Kit comercial colorimétrico Trinder GOD-POD Spinreact®.
- Triglicéridos, con Kit comercial enzimático GPO-POD Spinreact®.
- Colesterol, con kit comercial enzimático CHOD-POD Spinreact®.
- Lactato, con kit comercial enzimático LO-POD Spinreact®.

Mediante la técnica de Enzyme-linked Immunosorbent Assay (ELISA) utilizando un equipo Stat Fax® 303 + Microstrip Reader Awareness Technology Inc® se determinaron los niveles de las siguientes hormonas:

- T₃, con kit 10-3100S ACTIVE Total T₃ EIA, Diagnostic System Laboratories, Inc®.

- Insulina, con kit total Insulin EIA, Diagnostic System Laboratories, Inc[®].
- Cortisol, con kit Cortis EIA, Diagnostic System Laboratories, Inc[®].

Adicionalmente, para valorar el efecto de los tratamientos sobre la calidad del producto final, se realizó un análisis bromatológico (Materia seca, Proteína, Extracto Etéreo y Cenizas) (AOAC, 1991) y de energía a través de bomba calorimétrica.

5.3 ANÁLISIS BIOMÉTRICOS

Al finalizar el ensayo, fueron determinados los siguientes parámetros:

5.3.1 Parámetros de evaluación del incremento en peso. Con los valores obtenidos de consumo (g), peso (g) y longitud (cm) de los peces y sus vísceras se calcularon los siguientes parámetros:

- Ganancia de Peso (**GP**)

$$GP = (Pf - Pi)$$

- Tasa de Crecimiento Específico (**TCE**)

$$TCE = ((\ln Pf - \ln Pi) / T) \times 100$$

- Crecimiento relativo (**CR**)

$$CR = (Pf - Pi / Pi) \times 100$$

Donde:

Pf = Peso Final

Pi = Peso Inicial

T = Tiempo (días)

5.3.2 Parámetro de evaluación del incremento en longitud. Para la evaluación de la variable longitud, se utilizaron los siguientes parámetros:

- Incremento en longitud (**IL**)

$$IL = (Lf - Li)$$

Donde:

Lf = Longitud Final

Li = Longitud Inicial

- Factor de condición (**K**)

$$K = (\text{Peso (g)} / \text{longitud total}^3)$$

5.3.3 Parámetros de evaluación de vísceras e hígado.

- Índice viscerosomático (**IVS**) = $(\text{Peso de las vísceras} / \text{peso corporal}) \times 100$
- Índice hepatosomático (**IHS**) = $(\text{Peso del hígado} / \text{peso corporal}) \times 100$

5.3.4 Parámetros de evaluación del rendimiento productivo del alimento. Para evaluar el rendimiento productivo, se utilizó el parámetro tasa de conversión alimenticia (**TCA**), que permite establecer la cantidad de alimento consumido necesaria para ganar una unidad de peso. TCA se calcula según la siguiente expresión:

- $TCA = \frac{Pf - Pi}{Ac}$

Donde:

Pf= Peso final en (g)

Pi= Peso inicial en (g)

Ac= Alimento consumido (g)

5.4 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

El diseño experimental fue completamente al azar (Steel & Torrie, 2006) en el que se evaluaron siete tratamientos con tres repeticiones. Para el análisis de los datos de cada una de las variables ya mencionadas, se realizó un análisis de varianza de una vía (ANAVA). Cuando se encontraron diferencias significativas se aplicó una prueba de Tukey (5%) para comparación de medias.

Los supuestos del modelo estadístico fueron material experimental homogéneo, error de muestreo como variable independiente, distribución normal y homogeneidad de varianzas. Por tal motivo, previo a cada análisis se llevó a cabo prueba de Shapiro-Wilk para la normalidad y de Levene para homogeneidad de varianzas (Steel & Torrie, 2006). Todos los procedimientos estadísticos fueron realizados empleando el programa computacional Statistix versión 9 para Windows (Analytical software 1985-2008).

6. RESULTADOS

6.1 PARÁMETROS PRODUCTIVOS

6.1.1 Crecimiento e índices biométricos. El análisis de los efectos de restricción alimenticia y realimentación sobre diferentes parámetros de campo y del crecimiento se realizó durante un tiempo experimental total de 85 días. En la tabla 5 se muestran los resultados encontrados en los índices biométricos de yamú alimentados con una misma dieta.

Tabla 5. Índices biométricos de yamú alimentados bajo restricción alimenticia durante 85 días.

	Tratamientos	GP (g/día)	TCE (%/día)	CR (%)	IL (cm)	K	IVS (%)	IHS (%)
CONTROL	1	1,80A (0,10)	0,79A (0,11)	58,74A (25,50)	0,11A (0,08)	10,04A (0,97)	8,01A (0,89)	1,39A (0,17)
	2	1,23A (0,50)	0,57A (0,24)	33,41A (2,84)	0,10A (0,04)	9,83A (0,05)	7,55A (0,99)	1,61A (0,32)
R. MODERADA	3	0,92A (0,59)	0,42A (0,27)	22,98A (1,60)	0,05A (0,01)	9,28A (0,53)	7,50A (1,10)	1,50A (0,30)
	4	0,82A (0,29)	0,38A (0,15)	22,73A (5,85)	0,06A (0,08)	9,46A (0,14)	6,99A (0,56)	1,53A (0,14)
R. SEVERA	5	0,93A (0,57)	0,46A (0,22)	37,80A (43,93)	0,14A (0,17)	9,16A (2,14)	7,67A (0,78)	1,35A (0,30)
	6	0,40A (1,39)	0,12A (0,85)	27,48A (51,71)	0,10A (0,11)	9,14A (3,11)	7,33A (0,62)	1,42A (0,18)
	7	0,83A (1,50)	0,30A (0,61)	41,22A (64,44)	0,08A (0,09)	9,91A (3,36)	7,73A (1,16)	1,47A (0,16)

Valores medios. La desviación estándar (D.S.) se expresa entre paréntesis. La ganancia peso (GP); la tasa de crecimiento específica (TCE); el crecimiento relativo (CR); el incremento en longitud (IL); el factor de condición (K); el índice viscerosomático (IVS) e índice hepatosomático (IHS). Letras iguales en las columnas indican que no hubo diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 0,05$).

Como se observa en la tabla 5, después de 85 días de experimentación no hubo diferencias significativas en la mayoría de los parámetros analizados (GP, TCE, CR, IL, K, IVS e IHS). Sin embargo, se encontraron diferencias significativas en el peso final, en el que los tratamientos 2, 3 y 4 presentaron los índices más bajos (Figura 2), mostrando que los protocolos de restricción moderada no permite la expresión de crecimiento compensatorio total (Tabla 6). Sin embargo, la restricción severa si posibilita tal proceso, pues como se observa en la tabla 7, no hubo diferencias significativas en el último día de muestreo al comparar los tratamientos T5, T6 y T7 frente al control.

La curva de crecimiento que siguieron los animales sometidos a los tratamientos, se muestran en las figuras 3 y 4; observando que mientras en la restricción severa mantuvieron o perdieron peso el control ganó, pero que en el muestreo final los tratamientos se iban recuperando, como manifestación de crecimiento compensatorio en los animales.

Figura 2. Valores medios \pm D.S. de peso final en los diferentes tratamientos. Letras diferentes indican diferencia de significativa ($p < 0,05$).

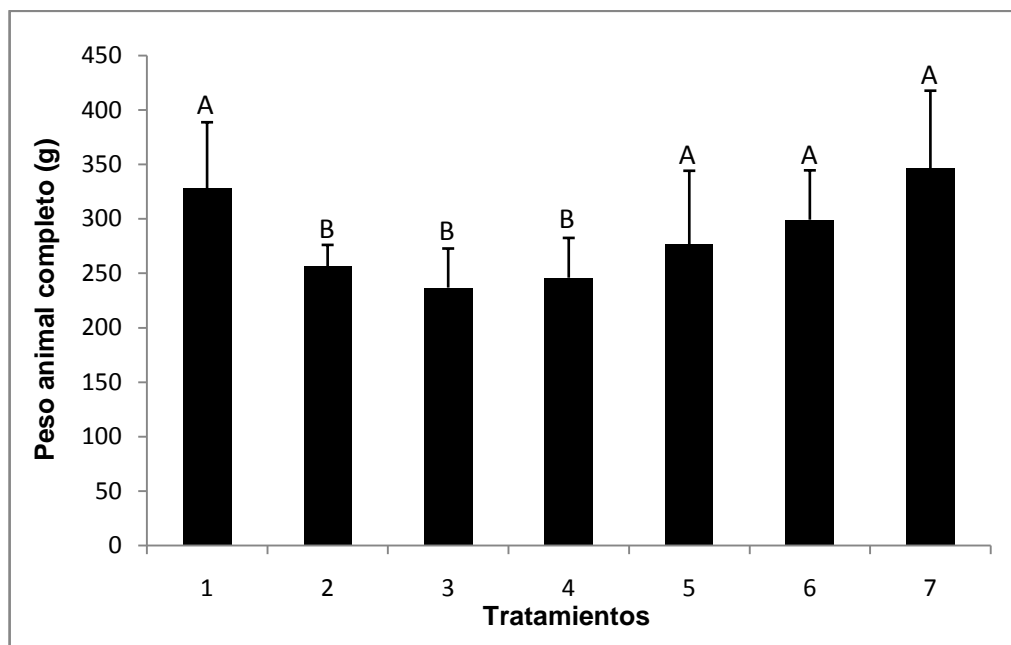


Tabla 6. Valores medios \pm desviación estándar de peso (g) en los animales sometidos a restricción moderada

Tratamientos	Peso inicial (g)	Peso día 35 (g)	Peso día 85 (g)
1	181,4 \pm 34,5A (50)	247,8 \pm 31,7A (6)	327,9 \pm 60,7A (15)
2	188,9 \pm 39,1A (30)	247,3 \pm 57,9A (6)	256,6 \pm 19,4B (9)
3	194,4 \pm 31,8A (30)	241,3 \pm 29,4A (6)	236,9 \pm 35,9B (9)
4	193,9 \pm 32,4A (30)	229,9 \pm 24,5A (6)	245,9 \pm 36,4B (9)

El número de animales utilizado se expresa entre paréntesis. Letras diferentes en las columnas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Tabla 7. Valores medios \pm desviación estándar de peso (g) en los animales sometidos a restricción severa.

Tratamientos	Peso inicial (g)	Peso día 21 (g)	Peso día 28 (g)	Peso día 35 (g)	Peso día 85 (g)
1	181,4 \pm 34,5A (50)	218,5 \pm 25,8A (6)	239,0 \pm 56,4A (6)	247,8 \pm 31,7A (6)	327,9 \pm 60,7A (15)
5	176,4 \pm 34,2A (30)	174,8 \pm 42,8A (6)			276,5 \pm 67,6A (9)
6	182,3 \pm 31,2A (30)		165,9 \pm 30,4B (6)		299,2 \pm 45,3A (9)
7	185,5 \pm 39,5A (30)			177,4 \pm 32,2B (6)	346,5 \pm 71,2A (9)

El número de animales utilizado se expresa entre paréntesis. Letras diferentes en las columnas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Figura 3. Valores medios \pm D.S. del peso del animal completo (g) en ejemplares de yamúsometidos a restricción moderada.

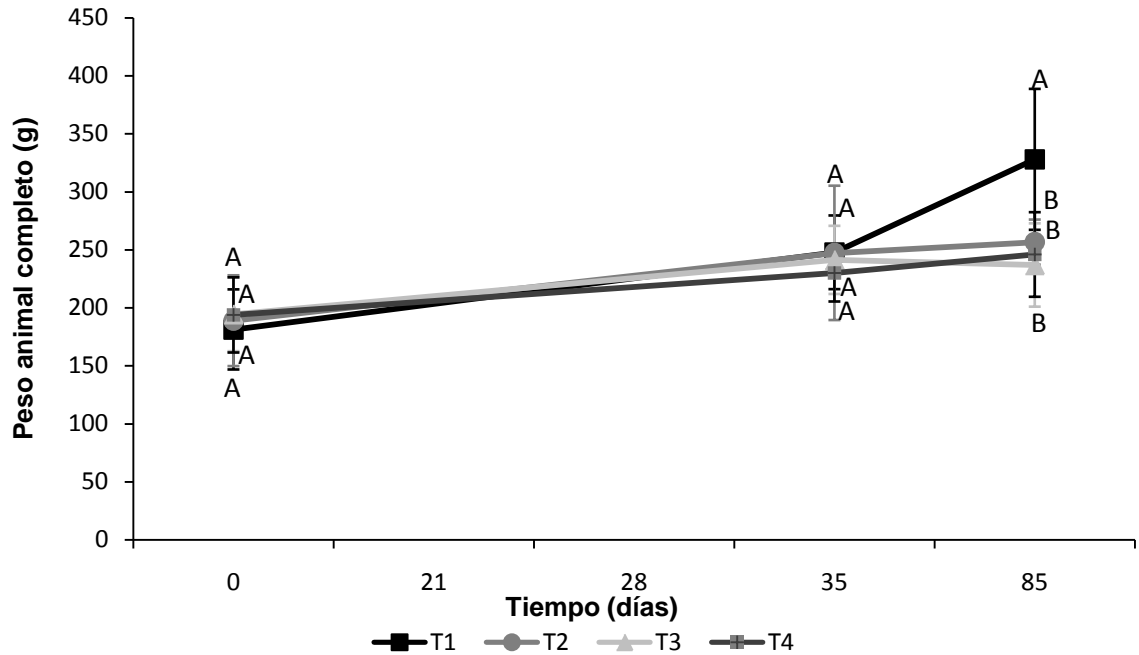
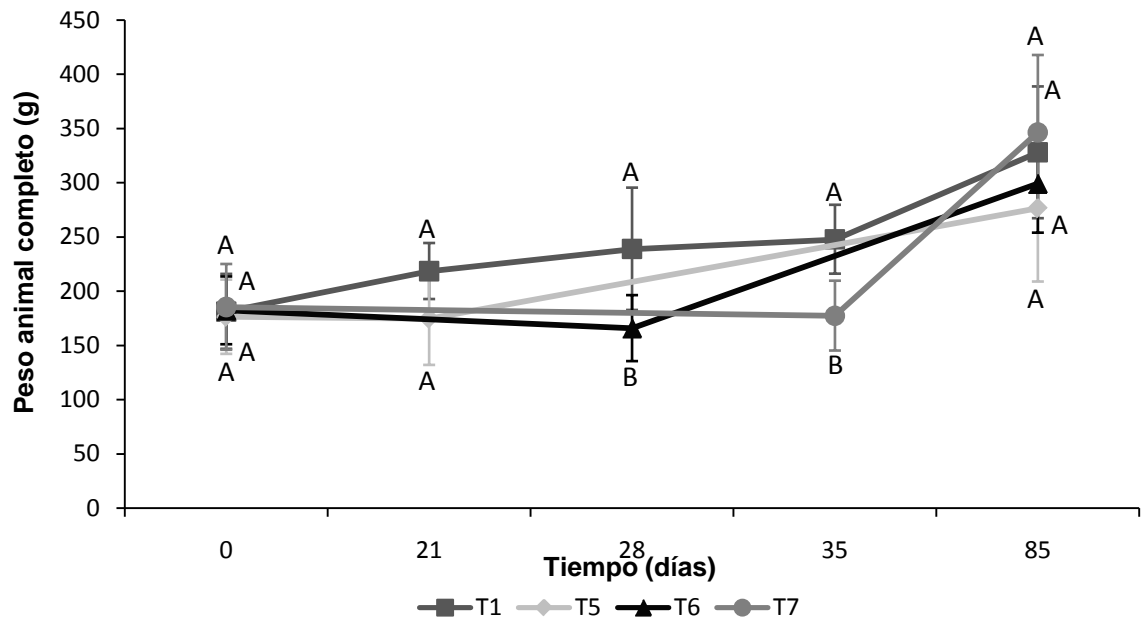
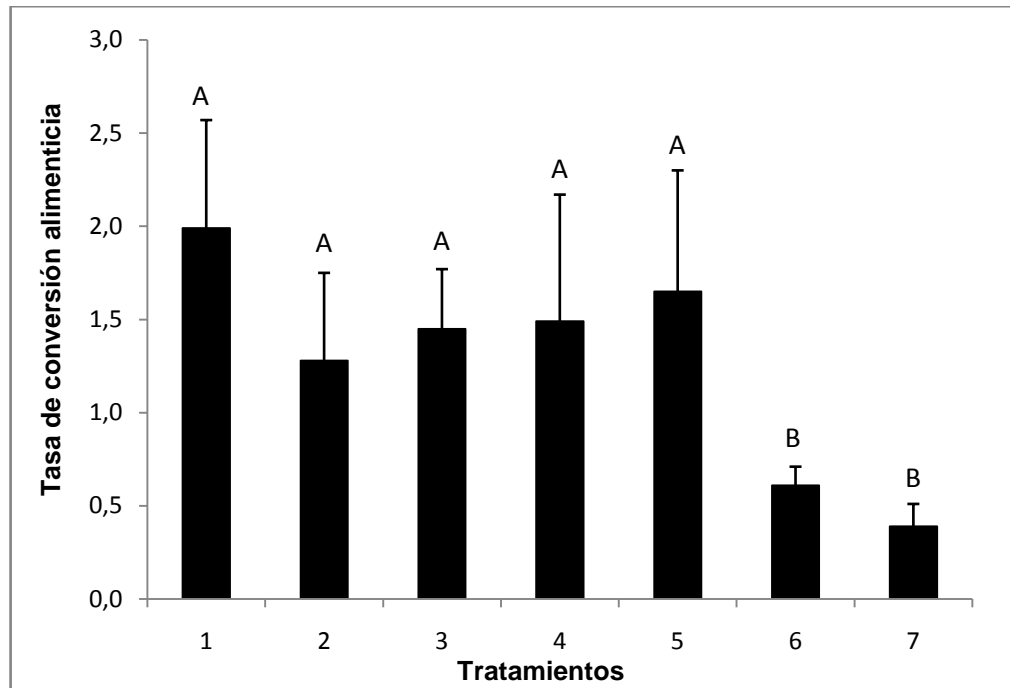


Figura 4. Valores medios \pm D.S. del peso del animal completo (g) en ejemplares de yamú sometidos a restricción severa.



6.1.2 Tasa de Conversión Alimenticia. Los resultados de la tasa de conversión alimenticia de yamú alimentados con la misma dieta experimental, bajo restricción alimentaria moderada y restricción alimentaria severa se muestran en la figura 5.

Figura 5. Valores medios \pm D.S. de TCA en juveniles de yamú al finalizar el periodo experimental. Letras diferentes indican diferencia de significativa ($p < 0,05$).



6.2 PARÁMETROS SANGUÍNEOS

En la tabla 8 se presentan los resultados de los parámetros sanguíneos para los yamú alimentados con la misma dieta experimental, bajo restricción alimentaria moderada y restricción alimentaria severa.

Tabla 8. Parámetros sanguíneos de yamú alimentados bajo esquemas de restricción de alimento al finalizar el periodo experimental (día 85).

	Tratamientos	Lactato (mg/dl)	Glucosa (mg/dl)	Colesterol (mg/dl)	Hematocrito (%)	Hemoglobina (mg/dl)	Triglicéridos (mg/dl)	Proteína plasmática (g/l)
CONTROL	1	48,16A (12,95)	70,83A (11,60)	187,20AB (43,17)	53,60A (12,32)	7,49A (1,33)	286,71B (82,32)	4,19A (0,56)
	2	62,49A (20,84)	71,47A (23,61)	204,02AB (55,77)	42,78A (12,61)	7,57A (1,24)	382,86A (128,87)	4,27A (0,62)
R. MODERADA	3	46,94A (15,22)	63,87A (12,73)	239,56A (70,13)	44,56A (12,90)	8,32A (1,57)	193,44BC (65,71)	4,24A (0,77)
	4	54,96A (9,58)	77,91A (25,19)	154,71B (64,59)	42,25A (6,36)	8,99A (0,99)	232,70BC (62,68)	4,04A (0,79)
	5	54,68A (3,43)	71,24A (24,14)	213,17AB (40,93)	41,78A (2,49)	8,16A (1,33)	208,93BC (47,06)	4,20A (0,54)
R. SEVERA	6	53,24A (11,72)	66,51A (15,11)	176,56AB (31,73)	48,22A (11,21)	8,11A (1,21)	167,98C (29,39)	4,18A (0,16)
	7	49,11A (13,04)	76,24A (48,25)	157,72B (30,57)	45,11A (13,56)	8,87A (1,47)	144,02C (45,34)	4,09A (0,31)

Valores medios. La desviación estándar (D.S.) se expresa entre paréntesis. Letras diferentes en las columnas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Los resultados mostraron que no hubo diferencias significativas en la mayoría de los parámetros analizados (lactato, glucosa, hematocrito, hemoglobina y proteína plasmática). Sin embargo, se encontraron diferencias significativas en el colesterol, en el que T4 y T7 presentaron los índices más bajos (figura 6); asimismo, hubo diferencias significativas en los triglicéridos siendo T6 y T7 los tratamientos con menores valores al final del ensayo experimental (figura 7).

Figura 6. Valores medios \pm D.S. de colesterol final en los diferentes tratamientos. Letras diferentes indican diferencia de significativa ($p < 0,05$).

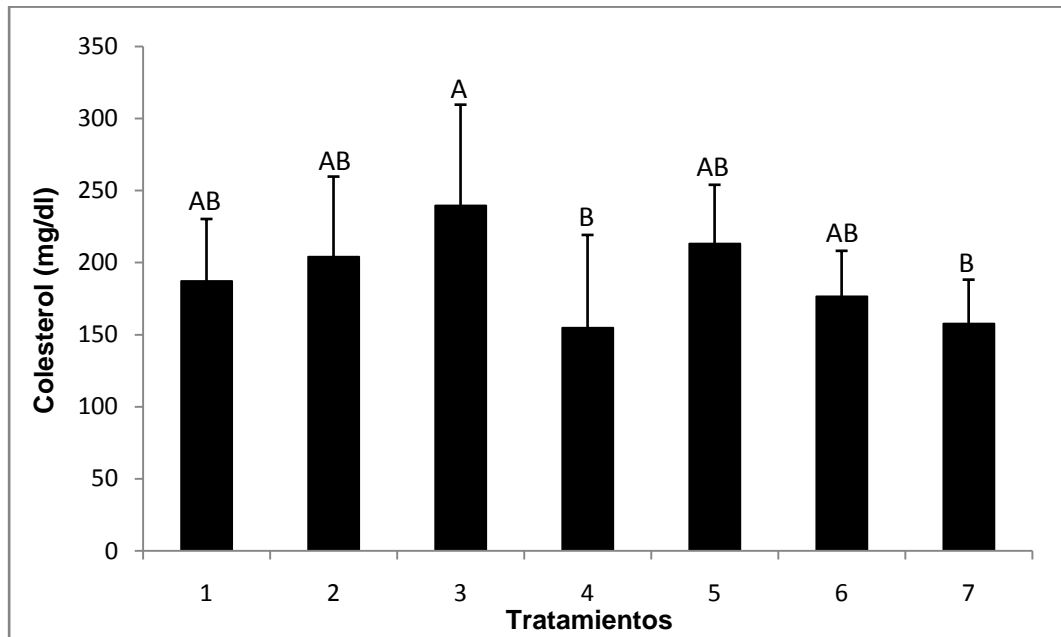
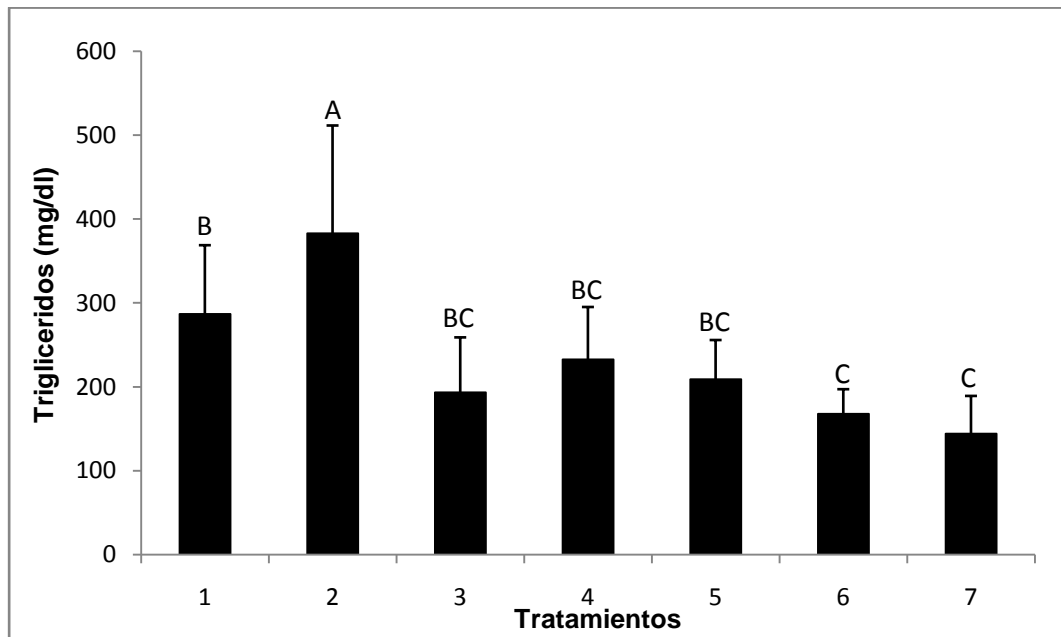


Figura 7. Valores medios \pm D.S. de triglicéridos final en los diferentes tratamientos. Letras diferentes indican diferencia de significativa ($p < 0,05$).



6.3 HORMONAS

Por otra parte, a partir de los resultados obtenidos de hormonas (T_3 , cortisol e insulina), se pudo observar, que no hubo cambios significativos en ningún momento del ensayo, ni a lo largo del tiempo experimental, ni entre los diferentes tratamientos (tabla 9).

Tabla 9. Parámetros hormonales de yamú alimentados bajo restricción alimenticia al finalizar el periodo experimental (día 85).

	Tratamientos	T_3 (ng/dl)	Cortisol (μ g/dl)	Insulina (mg/dl)
CONTROL	1	185,53 \pm 19,30	17,83 \pm 3,42	65,22 \pm 9,67
	2	195,41 \pm 23,11	17,58 \pm 3,74	67,04 \pm 13,46
RESTRICCIÓN MODERADA	3	195,43 \pm 14,52	21,24 \pm 3,83	62,03 \pm 10,37
	4	199,48 \pm 13,60	17,73 \pm 2,48	60,52 \pm 17,36
	5	197,42 \pm 18,57	18,52 \pm 4,56	69,43 \pm 8,11
RESTRICCIÓN SEVERA	6	195,16 \pm 19,07	18,50 \pm 2,24	68,73 \pm 8,42
	7	201,19 \pm 11,95	17,03 \pm 2,22	58,96 \pm 2,80

Valores medios \pm desviación estándar (D.S.).

6.4 COMPOSICIÓN FINAL DEL PRODUCTO

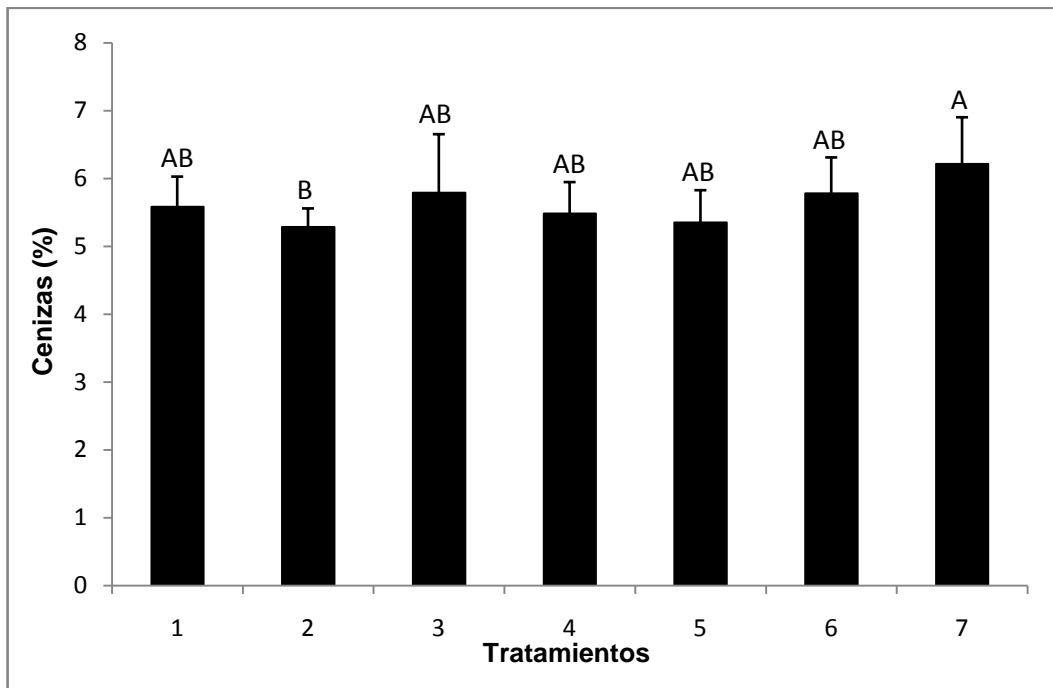
Los resultados de composición corporal para yamú alimentados con la misma dieta experimental, bajo restricción alimentaria moderada y restricción alimentaria severa se muestran en la tabla 10, pudiéndose observar que con excepción de las cenizas no hubo diferencias en ningún parámetro evaluado (figura 12).

Tabla 10. Composición corporal de los yamú alimentados bajo restricción alimenticia (día 85)

	Tratamientos	Materia seca (%)	Proteína cruda (%)	Cenizas (%)	Extracto étereo (%)	Energía (cal/g)
CONTROL	1	93,10A (1,73)	78,98A (4,60)	5,58AB (0,44)	13,65A (5,32)	5792,93A (225,81)
	2	93,16A (1,11)	77,09A (3,23)	5,29B (0,27)	15,15A (3,36)	5833,07A (197,22)
R. MODERADA	3	92,93A (2,64)	79,79A (3,56)	5,79AB (0,86)	13,99A (3,29)	5780,11A (224,55)
	4	93,79A (0,92)	77,90A (4,31)	5,49AB (0,46)	15,22A (3,66)	5848,14A (124,54)
R. SEVERA	5	93,65A (0,92)	77,27A (3,31)	5,35AB (0,47)	15,59A (5,06)	5898,85A (220,17)
	6	94,52A (0,39)	78,31A (3,13)	5,78AB (0,53)	14,04A (3,77)	5845,27A (179,56)
	7	92,62A (4,07)	81,25A (5,05)	6,22A (0,69)	12,81A (3,05)	5871,01A (268,16)

Valores medios. La desviación estándar (D.S.) se expresa entre paréntesis. Letras diferentes en las columnas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Figura 8. Efecto de los tratamientos sobre el porcentaje de ceniza en el músculo después de 85 días de tratamiento. Letras diferentes indican diferencia de significativa ($p < 0,05$).



7. DISCUSIÓN

Los cambios observados en los peces según el tratamiento aplicado demuestran que el uso de una estrategia de producción basada en restricciones alimentarias, genera en primera instancia una importante pérdida en la condición corporal de los animales. En este estudio el yamú disminuyó el peso conforme aumentó el periodo de restricción para los diferentes tratamientos experimentales; tendencia que coincide con el patrón de crecimiento observado en diferentes especies de peces al privarlas de alimento en periodos de 1 a 4 semanas (Tian & Qin, 2003; Wang *et al.*, 2005a; Cui *et al.*, 2006; Oh *et al.*, 2007). La tasa de crecimiento específico en los organismos de los tratamientos respecto al control (T2: $0,57 \pm 0,24$; T3: $0,42 \pm 0,27$; T4: $0,38 \pm 0,15$; T5: $0,46 \pm 0,22$; T6: $0,12 \pm 0,65$ y T7: $0,30 \pm 0,61$), fue menor a la reportada para la tilapia híbrida *O. mossambicus* x *O. niloticus* después de 1 ($3,58 \pm 0,08$), 2 ($4,08 \pm 0,13$) y 4 ($5,13 \pm 0,10$) semanas de ayuno (Wang *et al.*, 2000) y para *Oreochromis niloticus* sometida a ayuno de 1, 2 y 3 semanas. Sin embargo, restricción de 4 semanas en esta especie, presentaron una TCE menor ($-0,40 \pm 0,16$) a la del presente estudio (Delgado-Vidalet *et al.*, 2009). Las diferencias en los resultados pueden ser parcialmente atribuibles tanto a la edad experimental de los animales como a las especies usadas.

En la etapa de realimentación de animales de los tratamientos experimentales, los grupos T5, T6 y T7 presentaron valores similares en peso comparados con el grupo control después de 12 semanas, mostrando un crecimiento compensatorio total. Este tipo de compensación obtenido después de 3 semanas de ayuno seguidos de 7 o más semanas de realimentación, fue reportado para *Pagrus pagrus* (Rueda *et al.*, 1998), *Carassius auratus* (Qian *et al.*, 2000); *Lates calcarifer* (Tian & Qin, 2003); *Paralichthys olivaceus* (Cho *et al.*, 2006) y *Pagrus major* (Oh *et al.*, 2007). Los grupos T2, T3 y T4 tuvieron valores biométricos similares al control pero sólo pudieron compensar parcialmente su peso, por lo que el grado de

compensación dependió del periodo de suministro. Contrario a otros autores que observaron compensación parcial en la realimentación de organismos después de privarlos de alimento por 2 o más semanas, concluyendo que a periodos prolongados de ayuno corresponde una compensación parcial y a periodos cortos una compensación total (Gaylord & Gatlin III, 2000; Tian & Qin, 2003; Wang *et al.*, 2005a).

Estos resultados pueden ser explicados a través de la teoría de Aliet *al.* (2003), quienes explican que cuando los peces son sometidos a restricción de alimento prolongada y después son realimentados, exhiben una trayectoria de crecimiento superior a la de los peces alimentados de manera continua, permitiéndoles manifestar crecimiento compensatorio completo. Sin embargo, cuando tal restricción no es prolongada (como en T2, T3 y T4) la tasa de crecimiento (durante la realimentación) no es tan veloz, permitiendo por lo general alcanzar crecimiento compensatorio parcial, tal como fue verificado en el presente ensayo.

Por otro lado, los registros de consumo de alimento evidenciaron una gran variación en el apetito de yamú. Este comportamiento alimentario observado en los tratamientos con restricción severa ha sido publicado por varios autores (Elliot, 1976; Brett & Groves, 1979; Storebakken & Austreng, 1987; Kolsater, 1995) que indican que la mejor eficacia alimentaria se presenta solamente a niveles de alimentación menores a los requeridos para obtener el máximo crecimiento, disminuyendo la eficiencia alimentaria cuando se trabaja a valores cercanos a la saciedad. Contrario a los organismos experimentales de control, donde el consumo de alimento estaría relacionado con el efecto residual que genera el elevado consumo de alimento sobre el llenado del tracto digestivo y el tiempo requerido para su vaciamiento (Grove *et al.*, 1978; Bromley, 1994). Una elevada ingestión de alimento afectaría las señales periféricas del aparato digestivo involucradas en la generación de apetito, resultando en un menor consumo al día siguiente, para luego, a las 48-72 h recuperar el apetito "normal" y volver a ingerir

mayor cantidad de alimento. Lo anterior explicaría los menores resultados encontrados para TCA en los tratamientos 6 y 7, resultado deseable desde el punto de vista productivo.

Respecto a las variables fisiológicas, es de anotar que cuando los peces sufren ayuno, sus procesos metabólicos esenciales se mantienen de las reservas energéticas acumuladas de glucógeno (Vigliano *et al.*, 2002), de lípidos (Oh *et al.*, 2007; Cho, 2005; Salam *et al.*, 2000; Wang *et al.*, 2000; Quinton & Blake, 1990), o de proteínas (Rueda *et al.*, 1998; Salam *et al.*, 2000), lo que provoca una disminución progresiva del tejido corporal (Salam *et al.*, 2000). En este estudio, después de 85 días de experimentación el yamú mostró un descenso de colesterol y triglicéridos, lo cual era de esperarse, pues en primera instancia la respuesta al ayuno se manifiesta con una reducción importante en sus niveles, debido a que se acude a la energía de origen lipídico. (Pérez-Jiménez *et al.*, 2007). Estudios con organismos de tilapia híbrida *O. mossambicus x O. niloticus* (Wang *et al.*, 2000; Wang *et al.*, 2005b) mostraron el mismo patrón, al privarlos de alimento de 1 a 4 semanas; sin embargo, en dicha especie la proteína fue en descenso, tal como lo reportan Hung *et al.* (1997), según quienes los niveles de proteínas plasmáticas disminuyen en animales restringidos, pues se están utilizando como fuente energética (Pottinger *et al.*, 2003). Sin embargo, según Power *et al.* (2000), los niveles de proteína no deben verse afectados en condiciones de ayuno.

En cuanto al hematocrito, no hubo diferencias significativas entre los tratamientos, corroborando lo reportado por Cho (2005) quien afirma que el hematocrito no necesariamente está asociado al régimen alimenticio. Sin embargo, varios autores lo referencian como un parámetro importante a la hora de evaluar ayuno en peces (Rios *et al.*, 2005; Abdel *et al.*, 2006). Respecto a la hemoglobina, los resultados tampoco evidenciaron diferencias significativas, lo cual permite inferir que los animales probablemente pudieron realizar un ajuste fisiológico para soportar el ayuno, contrario a lo reportado por Rios *et al.* (2005), quienes encontraron valores

de hemoglobina aumentados en peces restrictos y por Abdelet *al.* (2006) cuyos hallazgos presentan tendencia contraria (disminución en peces restrictos). En todos los casos, los niveles de hemoglobina vuelven a recuperar el nivel basal, indicando que la salud de los animales no se ve comprometida drásticamente, por lo menos en lo referente a dicho parámetro.

Para lactato y glucosa tampoco hubo diferencias significativas entre los tratamientos, lo cual es explicable pues los dos componentes tienen relación estrecha y directa. No obstante, sorprende el hecho de no encontrar diferencias, pues como es sabido la utilización de ambos (glucosa y lactato) está regulada a través del cerebro dependiendo del régimen de alimentación del pez (Soengas & Aldegunde, 2002), lo que haría suponer cambios drásticos en animales restrictos. Sin embargo, el hecho de no encontrar diferencias, sugeriría que el ajuste metabólico llevado a cabo por el yamú ante condiciones de ayuno es realizado casi de manera exclusiva a través de fuentes lipídicas, lo cual supone un menor daño fisiológico para el animal. Los resultados encontrados difieren de los reportados por Hemreet *al.* (1990) y Blascoet *al.* (1992), quienes presentan disminuciones importantes ante condiciones de falta de alimento.

En relación a las hormonas (insulina, T_3 y cortisol), no se presentaron diferencias significativas entre los tratamientos, lo cual puede indicar que los animales se adaptaron adecuadamente a la falta de alimento sin compromiso de su perfil hormonal. Para insulina, los resultados son similares a los reportados por Figueiredo-Garuttiet *al.* (2002), en juveniles de *Brycon cephalus* sometidos a restricción de alimento y posterior realimentación. Con relación a la T_3 , se esperaría una disminución importante como consecuencia de la falta de alimento (Gaylordet *al.*, 2001). Sin embargo, es posible que los peces lleven a cabo ajustes fisiológicos que les permitan mantener sus niveles circulantes normales, tal como ocurrió en el presente ensayo. En cuanto al cortisol, los resultados sugieren que el ayuno no supuso un estrés adicional a los animales y que como se mencionó, los

peces realizaron un ajuste metabólico, fundamentalmente manteniendo sus demandas energéticas bajas, cuyo mediador es el cortisol (Takei & Loretz, 2005).

Los resultados del análisis proximal del músculo mostraron que con excepción de las cenizas, ningún componente se vio afectado como consecuencia de la restricción de alimento, indicando que los animales movilizaron de manera adecuada sus reservas energéticas y que en los casos en que dicha movilización fue drástica (con pérdidas importantes de peso), la realimentación provocó el restablecimiento completo. Estos resultados soportarían una vez más la teoría de adaptación de la especie a la restricción (Méndez & Wieser, 1993; Echevarría *et al.*, 1997), gracias a lo cual, los niveles de lípidos (extracto etéreo) en músculo se restablecerían con la realimentación (Machado *et al.*, 1988) y que la proteína siempre se estaría preservando como unidad fundamental del músculo.

8. CONCLUSIONES

Basados en los hallazgos encontrados en el presente estudio se puede concluir que:

En términos generales, los juveniles de yamú son capaces de soportar situaciones de privación de alimento, pues al ser realimentados su metabolismo y parámetros fisiológicos son similares a los de animales que reciben alimentación continua.

Al utilizar restricción severa de alimento, se evidencia una pérdida de peso significativa, no obstante, la misma se ve compensada cuando se ofrece alimento nuevamente, lo cual demuestra la capacidad de la especie para expresar crecimiento compensatorio completo. Sin embargo, al utilizar restricciones moderadas, la expresión del crecimiento compensatorio es parcial.

Aparentemente, los animales expuestos a restricciones de alimento moderadas o severas con posterior realimentación no sufren ningún estrés importante, pues los valores de glucosa y cortisol fueron iguales para todos los tratamientos.

La calidad del producto final (músculo) no se ve comprometida al utilizar restricción de alimento y realimentación en juveniles de yamú.

9. RECOMENDACIONES

Realizar estudios en campo, simulando las condiciones reales de cultivo, para verificar si evidentemente la restricción de alimento puede utilizarse a nivel productivo.

Llevar a cabo trabajos que involucren el análisis económico completo para comprobar a ciencia cierta si la relación costo beneficio amerita la utilización de la restricción de alimento en la producción de yamú.

Efectuar estudios, en los que se monitoree permanentemente la calidad del agua de los cultivos, tendientes a observar si la disminución en el suministro de ración disminuye la descarga de materia orgánica y nutrientes no utilizados a los efluentes, lo que significaría un aporte adicional derivado de la práctica de restringir el alimento.

Realizar colectas de sangre durante el periodo experimental para verificar si la restricción afecta los parámetros fisiológicos de los animales en dicha fase.

BIBLIOGRAFÍA

ABDEL, M.; KHATTAB, Y.; AHMAD, M. Y SHALABY, A 2006. Compensatory Growth, Feed Utilization, Whole-Body Composition, and Hematological Changes in Starved Juvenile Nile Tilapia, *Oreochromis niloticus* (L.). *Journal of applied aquaculture*. 18(3):17-36.

AGROCADENAS. 2005. Acuerdo de competitividad de la cadena piscícola de Colombia. Disponible en: www.agrocadenas.gov.co. Consultada en marzo de 2010.

ALI, M.; NICIEZA, A. & WOOTTON, J.R. 2003. Compensatory growth in fishes: a response to growth depression. *Fish and fisheries*. 4: 147-190.

A.O.A.C. 1995. Association of Official Agricultural Chemist. *Methods of Analysis of A.O.A.C.* 16th ed. Washington, D.C.

ARIAS, C.J.A. 2008. Estadísticas sector agropecuario. Ministerio de agricultura y desarrollo rural. 59 p.

ARIAS, C.J.A. 2006. Estado actual del conocimiento sobre el yamú, *Brycon amazonicus*. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*. 19:2. 125-133.

ARIAS, C.J.A. 2002. Biología reproductiva del yamú *Brycon siebenthalae* (Teleostei, Characidae) en cautiverio. Tesis de doctorado, Universidad del Valle, Cali. 112p.

ARIAS, C.J.A. 2001. Avances en la nutrición y alimentación del yamú. pp. 4-8. En: Eslava MPR (ed.). Memorias VII jornada de acuicultura tercera reunión regional del género *Brycon*. Universidad de los Llanos (IALL). Villavicencio, Colombia.

ARIAS, C.J.A. 1995. Contribución al conocimiento biológico de los peces de los llanos yamú (*Brycon siebenthalae*) y sapuara (*Semaprochilodus laticep*), con fines de cultivo. Informe final Universidad de los Llanos-COLCIENCIAS. Colombia.

ARIAS, C.J.A. 1994. Abióticos del Medio Río Meta. Rev. MVZ Universidad de los Llanos. 1:32-35.

ARIAS, C.J.A.; BALAGUERA, D. & RODRÍGUEZ S.C.M. 2003. Desarrollo larvario del yamú *Brycon siebenthalae*. Rev. Orinoquia. 7:28-33.

ARIAS, C.J.A.; CARDONA, E.; ACEVEDO, O.; MUÑOZ, A. & CRUZ, C.P.E. 1998. Ensayos de monocultivo por etapas en yamú. Primera Reunión Regional del Género *Brycon*; Villavicencio: Universidad de los Llanos-IALL INPA Agropesca Acuorienta. 8p.

ARIAS, C.J.A.; CASTRO, E.; LAGOS, J.G.; BAGES, F.; NOVOA, R.; PATARROYO, J.; CÁRDENAS, D.; GÓMEZ, C.; BARBOSA, L.; OSPINA, Y.; GARZÓN, C.; ÁLVAREZ, J.A.; TORRES, E.; GÓMEZ, H.; RAMÍREZ, A.; PIÑEROS, J.; OLAYA, F.; HERNÁNDEZ, R.; TORO, C. & PRIETO, M. 2005. Acuerdo regional de competitividad de la cadena piscícola en el departamento del Meta. 36p.

ARIAS, C.J.A. & MURILLO, P.R. 2000. Evaluación de dos densidades de siembra en policultivo del yamú *Brycon siebenthalae* con cherna *ColossomamacropomunycoporoProchilodusmariae*. VI Jornada de Acuicultura, Segunda Reunión Regional del Género *Brycon*; Granada: Universidad de los Llanos-IALL. pp. 17-20.

ARIAS, C.J.A. & PARDO, C.S.C. 1998. Ensayos preliminares de tres densidades de siembra en monocultivo de yamú. Memoria Primera Reunión Regional del Género *Brycon*; Villavicencio: Universidad de los Llanos-IALL INPA Agropesca Acuoriente. pp. 7.

ARIAS, C.J.A.; PARDO, C.S.C.; ATENCIO, G.V.J. & VÁSQUEZ, T.W. 2000a. Domesticación y cría de reproductores de yamú *Brycon siebenthalae* en los llanos de Colombia. Aqüicultura Brasil 2000; XI Simbraq, Florianópolis, Brasil. pp. 35.

ARIAS, C.J.A.; PARADA, G.S.L. & GARCÍA, T.J. 2000b. Desempeño del yamú *Brycon siebenthalae*, en monocultivo con tres densidades de siembra. VI Jornada de Acuicultura, Segunda Reunión Regional del Género *Brycon*; Granada: Universidad de los Llanos-IALL. pp. 11-13.

ARIAS, C.J.A. & RODRÍGUEZ, S.C. M. 2000. Experimentos con tres niveles de proteína en la ración para engorde del yamú *Bryconsiebenthalae*. VI Jornada de Acuicultura, Segunda Reunión Regional del Género *Brycon*; Granada: Universidad de los Llanos-IALL. pp. 14-16.

ARIAS C.J.A.; ZANIBONI, F.E., PARDO, C.S., ATENCIO, G. V. & VÁSQUEZ, T. W. 2002. Desarrollo gonadal y efectos de la domesticación y la restricción alimenticia de yamú *Brycon siebenthalae* en cautiverio. En: Memorias VIII Jornada de Acuicultura. Villavicencio, Meta; pp. 55-63.

ATENCIO, G.V.J. 2000. Influência da primeira alimentação na alevinagem do yamú *Brycon siebenthalae* (Eigenmann, 1912). Tese de maestrado, Universidad Federal de Santa Catarina, Florianópolis, Brasil. 130p.

ATENCIO, G.V.J. 1999. Algunos aspectos da fisiología do yamú (*Brycon siebenthalae*, Eigenman 1912). Revisión teórica acerca de la especie yamú. Universidad Federal de Santa Catarina. Florianópolis, Brasil.

ATENCIO, G.V.J.; PARDO, C.S.C.; ARIAS, C.J.A.; ZANIBONI, F.E. & VÁSQUEZ, T.W. 1998. Larvicultura y alevinaje del yamú *Brycon siebenthalae* en los Llanos colombianos. I Congreso Suramericano Acuicuí; Recife, Brasil. 68p.

ATENCIO, G.V.J.; ZANIBONI, F.E.; PARDO, C.S.C. & ARIAS, C.J.A. 2003. Influência da primeira alimentação na larvicultura e alevinagem do yamú *Brycon siebenthalae* (Characidae). Rev. Acta Scientiarum Ani Sci Maringá. 25:61- 72.

ATENCIO, G.V.J.; ZANIBONI, F.E.; PARDO, C.S.C.; ARIAS, C.J.A. & VÁSQUEZ, T.W. 2002. Influencia de la primera alimentación en el alevinaje del yamú *Brycon siebenthalae*. VIII Jornada de Acuicultura; Villavicencio: Universidad de los Llanos-IALL. pp. 65-76.

BASTROP, R.; SPANGENBERG, R. & JÜRSS, K. 1991. Biochemical adaptation of juvenile carp (*Cyprinus carpio* L.) to food deprivation. *Comp. Biochem. Physiol.* 98 A(1):143-149.

BARNETT, C.W. & PANKHURST, N.W. 1998. The effects of common laboratory and husbandry practices on the stress response of greenback flounder *Rhombosolea tapirina* (Günther, 1862). *Aquaculture*, 162: 313-329.

BARTON, B.A. & IWAMA, G.K. 1991. Physiological changes in fish from stress in aquaculture with emphasis on the response and effects of corticosteroids. *Ann. Rev. Fish Dis.* 1: 3-26.

BEARDALL, C.H. & JOHNSTON, I.A. 1985. The ultrastructure of myotomal muscles of the saithe *Pollachius virens* L. following starvation and refeeding. *Eur. J. Cell Biol.* 39:105-111.

BEAULIEU, M.A. & GUDERLEY, H. 1998. Changes in qualitative composition of white muscle with nutritional status of Atlantic cod, *Gadus morhua*. *Comp. Biochem. Physiol.* 121A (2):135-141.

BERNAL, R.J.H. & CALA, P. 1997. Composición de la dieta alimenticia del yamú *Brycon siebenthalae* (Pisces: Characidae), en la parte media del río Guayabero, sistema del alto río Guaviare, Colombia. *Revista de la Asociación Colombiana de Ictiología.* 2:55-63.

BLACK, D. & LOVE, R.M. 1986. The sequential mobilization and restoration of energy reserves in tissue of Atlantic cod during starvation and refeeding. *J. Comp. Physiol.* 156B:469-479.

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.* 162B:539-546.

BOND, C.E. 1996. Nervous and endocrine systems. En: *Biology of Fishes*. 2nd ed. Bond, C.E (ed.), Saunders College Publishing, FortWorth. pp. 241-258.

BRETT, J.R. 1979. Environmental factors and growth. En: *Fish Physiology*. Hoar, W.S., D.J. Randall & J.R. Brett. (ed.), Vol. 8, Academic Press, New York: 599-675.

BRETT, J. R. & GROVES, T. D. 1979. Physiological energetic. En: *Hoar, W. S., D. J. Randall and J. R. Brett (Ed.)*. Fish Physiology Academic Press. New York. p 279.

BROMLEY, P. J. 1994. The role of gastric evacuation experiments in quantifying the feeding rates of predatory fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 4:36.

BUTLER, D.G. 1968. Hormonal control of gluconeogenesis in the North American eel (*Anguilla rostrata*). *Gen. Comp. Endocrinol.* 10:85-91.

CARVALHO, E. 2001. Redução na oferta de ração: Efeitos no metabolismo energético e na maturação gonadal do matrinxã (*Brycon cephalus*, Teleostei: Caharacidae), em cativeiro. Universidade Estadual Paulista. Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias. Tese para obtenção do título de Doutor em Zootecnia área de concentração em Produção Animal. 64p.

CHO, S. H. 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. *Journal of the World Aquatic Society*. 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. *Journal of world aquaculture society*. 37, 2: 168-174.

COLLINS, A.L. & ANDERSON, T.A. 1997. The influence of changes in food availability on the activities of key degradative and metabolic enzymes in the liver and epaxial muscle of the golden perch. *Journal of Fish Biology*. 50: 1158–1165.

CRUZ, C.P.E.; ARIAS, C.J.A.; VÁSQUEZ, T.W. & ESLAVA, M.P.R. 2000. Cultivo de la cachama y el yamú en los Llanos Orientales de Colombia. *Rev. Col Cien y Tec colciencias*. 18:25-29.

CUI, Z. H.; WANG, Y. and QIN, J. G. 2006. Compensatory growth of group-held gibel carp, *Carassius auratus gibelio* (Bloch), following feed deprivation. *Aquaculture Research*. 37: 313-318.

DE PEDRO, N.; CESPEDES, M.V.; DELGADO, M.J. & ALONSO, B. M. 1995. The galanin-induced feeding stimulation is mediated via alpha 2-adrenergic receptors in goldfish. *Regul. Peptides*. 57(1):77-84.

DELGADO-VIDAL, F.; GALLARDO, C. A.; CUEVAS, P. L. & GARCÍA, U.M. 2009. Crecimiento compensatorio en tilapia *Oreochromis niloticus* posterior a su alimentación con harina de plátano. *Avances en investigación agropecuaria*. 13(2): 55-70.

DE ROOS, R. 1994. Plasma ketone, glucose, lactate, and alanine levels in the vascular supply to and from the brain of the spiny dogfish shark *Squalus acanthias*. *J. Exp. Zool*. 268:354-363.

DORASWAMY, R.; BHASKAR, M. & GOVINDAPPA, S. 1988. Influence of starvation and refeeding on hepatic tissue glycogen metabolism of freshwater fish, *Sarotherodon mossambicus* (Trevawas). *J. Environ. Biol*. 9(1):15-20.

ECHEVARRÍA, G., MARTINEZ, M., ZAMORA, S. 1997. Evolution of biometric indices and plasma metabolites during prolonged starvation. *Comparative Biochemistry Physiology*. 118 A(1): 111-123

ELLIOT, J. M. 1976. The energetics of feeding, metabolism and growth (*Salmon trutta L.*) in relation to body weight, water temperature and ration size, *J. Anim. Ecol.* 45:923.

ESPINAL, C. MARTÍNEZ, H. & GONZÁLEZ, F. 2005. La cadena de la piscicultura en Colombia, una mirada global de su estructura y dinámica 1991-2005. Disponible en: www.agrocadenas.gov.co. 7 de octubre de 2007.

FAO. 2009. "Examen mundial de la pesca y la acuicultura 2008". Organización de la Naciones Unidas para la agricultura y la alimentación. Parte 1. Disponible en: <http://issuu.com/lcamues/docs/fao2008>. Roma, Mayo 22 del 2009.

FAO. 2003. Base de Datos Fishstat 2003. Información disponible hasta 2002.

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

FARBRIDGE, K.J. & LEATHERLAND, J.F. 1992. Temporal changes in plasma thyroid hormone, growth hormone and free fatty acid concentrations, and hepatic 5' monodeiodinase activity, lipid and protein content during chronic fasting and re-feeding in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Fish. Physiol. Biochem.* 10:245-257.

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. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A.* 132: 467-476.

FOSTER, G.D.; J.H. YOUSON & T.W. MOON. 1993. Carbohydrate metabolism in the brain of the adult lamprey. *J. Exp. Zool.* 267:27-32.

FUNKENSTEIN, B.; SILBERGELD, A.; CAVARI, B. & LARON, Z. 1989. Growth hormone increases plasma levels of insulin-like growth factor (IGF-I) in a teleost, the gilthead seabream (*Sparus aurata*). *J. Endocrinol.* 120(2):19-21.

GADOMSKI, D.M. & PETERSEN, H.J. 1988. Effects of food deprivation on the larvae of two flatfishes. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 44:103-111.

GAYLORD, T.G.; MACKENZIE, D.S. & GATLIN, D.M. 2001. Growth performance, body composition and plasma thyroid hormone status of channel catfish (*Ictalurus punctatus*) in response to short-term feed deprivation and refeeding. *Fish Physiol. Biochem.* 24:73-79.

GAYLORD, T. G. & GATLIN III, D. M. 2000. Assessment of compensatory growth in channel catfish *Ictalurus punctatus* R. and associated changes in body condition indices. *Journal of the World Aquaculture Society.* 31(3): 326-336.

GELINEAU, A. & BOUJARD, T. 2001. Oral administration of cholecystokinin receptor antagonists increase feed intake in rainbow trout. *J. Fish Biol.* 58(3):716-724.

GONZÁLEZ, O.M.; MURILLO, P.R.; ARIAS, C.J.A.; VÁSQUEZ, T.W. & MEDINA, R.V.M. 2001. Ensayos de alimentación del yamú *Brycon siebenthalae* con tres diferentes proporciones de soya integral en la ración. VII Jornada de Acuicultura, Villavicencio, Universidad de los Llanos-IALL. pp. 27-32.

GROVE, D. J.; LOIZIDES L. G. & NOTT, J. 1978. Satiation amount, frequency of feeding and gastric emptying rate in *Salmo gairdneri*. *J. Fish Biol.* 12:507.

HARMON, J.S. & SHERIDAN, M.A. 1992. Previous nutritional states and glucose modulate glucagon-mediated hepatic lipolysis in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Zool. Sci.* 9:275-281.

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.* 97A:41-44.

HIMICK, B.A. & PETER, R.E. 1995. Neuropeptide regulation of feeding and growth hormone secretion in fish. *Neth. J. Zool.* 45(1-2):3-9.

HOLMGREN, S.; VAILLANT, C. & DIMALINE, R. 1982. VIP, substance P., gastrin/CCK, bombesin, somatostatin and glucagon-like immunoreactivities in the gut of the rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Cell Tissue Res.* 223(1):141-153.

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.

IGAC. 1991. Meta: Características geográficas. Bogotá, D.C.

INCE, B.W. & THORPE, A. 1976. The effects of starvation and force-feeding on the metabolism of the Northern pike, *Esox lucius* L. *J. Fish Biol.* 8:79-88.

INPA. 1998. Fundamentos de nutrición y alimentación en acuicultura. Serie fundamentos N. 3: 342 p.

JOBLING, M. 1993. Bioenergetics: feed intake and energy partitioning. En: *Fish Ecophysiology*. Rankin, J.C. & F.B. Jensen (ed.), Chapman & Hall Press, London. pp. 1-44.

KOLSATER, L. 1995. Feed management and reduction of aquaculture wastes. *Wat. Sci. Tech.* 31:213.

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.

LE BAIL, P.Y. & BOEUF, G. 1997. What hormones may regulate food intake in fish?. *Aquat. Living Resour.* 10(6): 371-379.

LIMA, F.2003. Subfamily Briconinae (Characins, tetras). Pp.742. En:Reis RE, Kullander SO, Ferraris CJ (eds.). *Check list of the freshwater fishes of South and Central American*. Porto Alegre: Edipucrs. Brasil.

LIM, A.L.L. & IP, Y.K. 1989.Effects of fasting on glycogen metabolism and activities of glycolytic and gluconeogenic enzymes in the mudskipper *Boleophthalmus boddarti*. *J.Fish Biol.* 34:349- 367.

LIN, H.; ROMSOS, D.R.; TACK, P.I. & LEVEILLE, G.A. 1977.Effects of fasting and feeding various diets on hepatic lipogenic enzyme activities in Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*, Walbaum). *J. Nutr.* 107:1477-1483.

LIN, X.; OTTO, C.J.; CARDENAS, R. & PETER, R.E. 2000.Somatostatin family peptides and its receptors in fish. *Can J. Physiol. Pharmacol.* 78(12):1053-1066.

LIZARAZO, C.D.A. 1999. Factor de condición y curva de crecimiento del yamú *Brycon siebenthalae*, en condiciones de cultivo. Trabajo de pregrado, Universidad La Salle, Bogotá. 45p.

LÓPEZ, O.Y.M.; VÁSQUEZ, T.W.; ARIAS, C.J.A. & WILLS, F.A. 2004. Evaluación de diferentes proporciones de energía/proteína en dietas para juveniles de yamú, *Brycon siebenthalae* (Eigenmann, 1912). Rev. Orinoquia 2004; 8:64-76.

LOWERY, M.S.; ROBERTS, S.J.& SOMERO, G.N. 1987.Effects of starvation on the activities and localization of glycolytic enzymes in the white muscle of the barred sand bass *Paralabrax nebulifer*.*Physiol. Zool.* 60:538-549.

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.

MACKENZIE, D.; VANPUTTE, C. & LEINER, K. 1998.Nutrient regulation of endocrine function in fish.*Aquaculture.* 161: 3-25.

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.

MERINO, M. SALAZAR, G. & GÓMEZ, D. 2006. Guía práctica de piscicultura en Colombia. Ministerio de agricultura y Desarrollo rural, Instituto Colombiano de Desarrollo Rural INCODER. 80p.

MOMMSEN, T.P. &MOON, T.W. 1990.Metabolic response of teleost hepatocytes to glucagonlike peptide and glucagon.*J.Endocrinol.*126(1):109-118.

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.

MOON, T.W. 1998. Glucagon: from hepatic binding to metabolism in teleost fish. *Comp. Biochem. Physiol.* 121B (1):27-34.

MORATA, P.; VARGAS, A.M.; SÁNCHEZ, M.S.; GARCÍA, M.; CARDENETE, G. & ZAMORA, S. 1982. Evolution of gluconeogenic enzyme activities during starvation in liver and kidney of the rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Comp. Biochem. Physiol.* 71B:65-70.

MOSJOV, S. 2000. Glucagon-like peptide-1 (GLP-1) and the control of glucose metabolism in mammals and teleost fish. *Am. Zool.* 40(2):246-258.

MURAT, J.C.; E.M. PLISETSKAYA & N.Y.S. WOO. 1981. Endocrine control of nutrition in cyclostomes and fish. *Comp. Biochem. Physiol.* 68A:149-158.

NARASIMHAN, P.V. & SUNDARARAJ, B.I. 1971. Effects of stress on carbohydrate metabolism in the teleost *Notopterus notopterus*(Pallas). *J. Fish Biol.* 3:441-447.

NARNAWARE, Y.K.; PEYON, P.P.; LIN, X. & PETER, R.E. 2000. Regulation of food intake by neuropeptide Y in goldfish. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 279(3):R1025-1034.

NARNAWARE, Y.K. & PETER, R.E. 2001a. Effects of food deprivation and refeeding on neuropeptide Y (NPY) mRNA levels in goldfish (*Carassius auratus*). *Comp. Biochem. Physiol.* 129B (2-3):633-637.

NARNAWARE, Y.K. & PETER, R.E. 2001b. Neuropeptide Y stimulates food consumption through multiple receptors in goldfish. *Physiol. Behav.* 74(1-2):185-190.

NAVARRO, I.; GUTIERREZ, J. & PLANAS, J. 1992. Changes in plasma glucagon, insulin and tissue metabolites associated with prolonged fasting in brown trout (*Salmo trutta fario*) during two different seasons of the year. *Comp. Biochem. Physiol.* 102A (2):401-407.

NICIEZA, A.G. & METCALFE, N.B. 1997. Growth compensation in juvenile Atlantic salmon: responses to depressed temperature and food availability. *Ecology.* 78:2385-2400.

OLIVEREAU, M. & OLIVEREAU, J.M. 1997. Long-term starvation in the european eel: general effects and responses of pituitary growth hormone (GH) and somatolactin (SL) secreting cells. *Fish Physiol. Biochem.* 17(1-6):261-269.

OH, S. Y.; NOH, C. H. & CHO, S. H. 2007. Effect of restricted feeding regimes on compensatory growth and body composition of red sea bream, *Pagrus major*. *Journal of the World Aquaculture Society.* 38(3): 443-449.

PAPATRYPHON, E.; CAPILLA, E.; NAVARRO, I. & SOARES, J.H. 2001. Early insulin and glucagon response associated with food intake in a teleost, the striped bass (*Morone saxatilis*). *Fish Physiol. Biochem.* 24:31-39.

PEÑALOZA, G.N.T.; ARIAS, C.J.A.; RODRÍGUEZ, S.C.M. & VÁSQUEZ, T.W. 2001. Alimentación del yamú *Brycon siebenthalae*, con tres diferentes presentaciones de la ración en la etapa de terminación de engorde. VII Jornada de Acuicultura, Villavicencio, Universidad de los Llanos-IALL. pp. 33-38.

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.

PESEK, M.J. & SHERIDAN, M.A. 1996. Fasting alters somatostatin binding to liver membranes of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *J. Endocrinol.* 150(2):179-186.

PLISETSKAYA, E.M.; WOO, N.Y.S. & MURAT, J.C. 1983. Thyroid hormones in cyclostomes and fish and their role in regulation of intermediary metabolism. *Comp. Biochem. Physiol.* 74A (2):179-187.

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. *Comparative Biochemistry and Physiology* 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. *Journal of Fish Biology* 56: 374–387.

QIAN, X.; CUI, Y.; XIONG, B. & YANG, Y. 2000. Compensatory growth, feed utilization and activity in gibel carp, following feed deprivation. *Journal of Fish Biology.* 56: 228-232.

QUINTON, J. C. & BLAKE, R. W. 1990. The effect of feed cycling and ration level on the compensatory growth response in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Journal of Fish Biology.* 37: 33-41.

RICHARD, P.; BERGERON, J.P.; BOULHIC, M.; GALOIS, R. & PERSON, L.J. 1991. Effects of starvation on RNA, DNA and protein content of laboratory-reared larvae and juveniles of *Solea solea*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 68:269-277.

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). *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A.* 140: 281– 287.

ROY, S.S.; MUKHERJEE, M.; BHATTACHARYA, S.; MANDAL, C.N.; KUMAR, L.R.; DASGUPTA, S.; BANDYOPADHYAY, I. & WAKABAYASHI, K.. 2003. A new cell secreting insulin. *Endocrinol.* 144(4):1585-1593.

RUEDA, F. M.; MARTÍNEZ, F. J.; ZAMORA, S.; KENTOURI, M. & DIVANACH, P. 1998. Effect of fasting and refeeding on growth and body composition of red porgy, *Pagrus pagrus* L. *Aquaculture Research.* 29: 447-452.

SAKAMOTO, T.; McCORMICK, S.D. & HIRANO, T. 1993. Osmoregulatory actions of growth hormone and its mode of actions in salmonids: a review. *Fish Physiol. Biochem.* 11(1-6):155-164.

SALAM, A.; ALI, M. & MASUD, S. 2000. Effect of various food deprivation regimes on body composition dynamics of thaila, *Catla catla*. *Journal of Research Science.* 11 (1): 26-32.

SALINAS, V.J.C.; VÁSQUEZ, T.W.; WILLS, F.A. & ARIAS, C.J.A. 2001. Estudio preliminar para la determinación de proteína cruda en juveniles de yamú *Brycon siebenthalae* (Eigenmann, 1912). VII Jornada de Acuicultura, Villavicencio; Universidad de los Llanos. pp. 39-46.

SÁNCHEZ, M.J.; GARCÍA, R.L.; GARCÍA, S.L.; HIGUERA, M. & LUPIÁÑEZ, J. 1998. Long-term nutritional effects on the primary liver and kidney metabolism in rainbow trout. Adaptive response to starvation and a high-protein, carbohydrate-free diet on glutamate dehydrogenase and alanine aminotransferase kinetics. *Int. J. Biochem. Cell Biol.* 30(1):55-63.

SEGNER, H. & BRAUNBECK, T. 1988. Hepatocellular adaptation to extreme nutritional conditions in ide, *Leuciscus idus melanotus* L. (Cyprinidae). A morphofunctional analysis. *Fish Physiol. Biochem.* 5(2):79-97.

SHAMBLOTT, M.J.; CHENG, C.M.; BOLT, D. & CHEN, T.T. 1995. Appearance of insulin-like growth factor mRNA in the liver and pyloric ceca of a teleost in response to exogenous growth hormone. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 92(15):6943-6946.

SHIMENO, S.; KHEYALI, D. & TAKEDA, M. 1990. Metabolic adaptation to prolonged starvation in carp. *Nippon Suisan Gakkaishi.* 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.C.; SOARES, J.H.; WOODS, L.C. & DAHL, G.E. 2002. Effect of fasting on pituitary growth hormone expression and circulating growth hormone levels in striped bass. *N. Am. J. Aquacult.* 64(4):278-283.

SOENGAS, J.L. & ALDEGUNDE, M. 2002. Energy metabolism of fish brain. *Comp. Biochem. Physiol. B Biochem. Mol. Biol.* 131(3):271-296.

SOENGAS, J.L.; STRONG, E.F.; FUENTES, J.; ALDEGUNDE, M. & ANDRÉS, M.D. 1996a. Postfeeding carbohydrate and ketone bodies metabolism in brain and liver of Atlantic salmon. *Rev. Esp. Fisiol.* 52(3):131-142.

SOENGAS, J.L.; STRONG, E.F.; FUENTES, J.; VEIRA, J.A.R & ANDRÉS, M.D. 1996b. 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.

SOENGAS, J.L.; STRONG, E.F & ANDRÉS, M.D. 1998. Glucose, lactate, and Á – Hydroxybutyrate utilization by rainbow trout brain: changes during food deprivation. *Physiol. Zool.* 71(3):285-293.

STEEL, R. & TORRIE, D. 2006. Principles And Procedures Of Statistics: A Biometrical Approach. 3rd Edition. Academic Internet Publishers Incorporated.

STIMPSON, J.H. 1965. Comparative aspects of the control of glycogen utilization in vertebrate liver. *Comp. Biochem. Physiol.* 15:187-197.

STOREBAKKEN, T. & AUSTRENG, E. 1987. Ration level for salmonids, II. Growth, feed intake, protein digestibility, body composition, and feed conversion in rainbow trout weighing 0.5-1.0 kg. *Aquaculture.* 60:207.

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.

SUNDBY, A.; HEMRE, G.I.; BORREBAEK, B.; CHRISTOPHERSEN, B. & BLOM, A.K 1991. Insulin and glucagon family peptides in relation to activities of hepatic

hexokinase and other enzymes in fed and starved Atlantic salmon (*Salmo salar*) and cod (*Gadus morhua*). *Comp. Biochem. Physiol.* 100B (3):467-470.

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

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.

TIAN, X. & QIN, J. G. 2004. Effects of previous ration restriction on compensatory growth in barramundi *Lates calcarifer*. *Aquaculture.* 235: 273-283.

TILDON, J.T.; MCKENNA, M.C.; STEVENSON, J. & COUTO, R. 1993. Transport of L-lactate by cultured rat brain astrocytes. *Neurochem. Res.* 18:177-184.

TORRES, Q. E. 2000. Apuntes sobre el cultivo del yamú en los Llanos Orientales. Pp. 9-10. En: Eslava MPR (ed.). *Memorias VI jornada de acuicultura segunda reunión regional del género Brycon*. Universidad de los Llanos (IALL). Villavicencio, Colombia.

TRANULIS, M.A.; CHRISTOPHERSEN, B.; BLOM, A.K. & BORREBAEK, B. 1991. Glucose dehydrogenase, glucose-6-phosphate dehydrogenase and hexokinase in liver of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). Effects of starvation and temperature variations. *Comp. Biochem. Physiol.* 99B (3):687-691.

UCHIDA, K.; KAJIMURA, S.; RILEY, L.G.; HIRANO, T.; AIDA, K. & GRAU, E.G. 2003. Effects of fasting on growth hormone/insulin-like growth factor I axis in the tilapia, *Oreochromis mossambicus*. *Comp. Biochem. Physiol.* 134A (2):429-439.

VÁSQUEZ, T.W. 1991. Hablemos del cultivo de la Cachama. Universidad de los Llanos DRI; Villavicencio.

VENEGAS, S. & LOMBO, A. 1996. Larvicultura y alevinaje del yamú *Brycon siebenthalae* (eigenmann, 1912). Trabajo de pregrado, Universidad La Salle, Bogotá. 67p.

VIGLIANO, F. A.; QUIROGA, M. I. & NIETO, J. M. 2002. Adaptaciones metabólicas al ayuno y realimentación en peces. *Rev. Ictiol.* 10(1/2): 79-108.

VOLKOFF, H.; BJORKLUND, J.M. & PETER, R.E. 1999. Stimulation of feeding behavior and food consumption in the goldfish, *Carassius auratus*, by orexin A and orexin B. *Brain Res.* 846(2):204-209.

VOLKOFF, H. & PETER, R.E. 2001. Interactions between orexin A, NPY and galanin in the control of food intake of the goldfish, *Carassius auratus*. *Regul. Peptides.* 101(1-3):59-72.

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

WANG, Y.; CUI, Y.; YANG, Y. & CAI, F. 2000. Compensatory growth in hybrid tilapia, *Oreochromis mossambicus* x *O. niloticus*, reared in seawater. *Aquaculture.* 189: 101-108.

WANG, Y.; CUI, Y.; YANG, Y. & CAI, F. 2005a. Partial compensatory growth in hybrid tilapia *Oreochromis mossambicus* x *O. niloticus* following food deprivation. *J. Appl. Ichthyol.* 21: 389-393.

WANG, Y.; LIU, Y.; TIAN, L.; DU, Z.; WANG, J.; WANG, S. & XIAO, W. 2005b. Effects of dietary carbohydrate level on growth and body composition of juvenile tilapia, *Oreochromis niloticus* x *O. aureus*. *Aquaculture Research.* 36:1408-1413.

WEATHERLEY, A.H. & GILL, H.S. 1981. Recovery growth following periods of restricted rations and starvation in rainbow trout *Salmo gairdneri* Richardson. *J. Fish Biol.* 18:195-208.

WENDERLAAR B. S.E. 1993. Endocrinology. In: *The Physiology of Fishes*. Evans, D.H (ed.). CRS Press, Florida: 469-502.

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.

WU, L.; XIE, S.; ZHU, X.; CUI, Y. & WOOTTON, R. J. 2002. Feedings dynamics in fish experiencing cycles of feed deprivation: a comparison of four species. *Aquaculture research.* 33 :481-489

XIE, S.; ZHU, X.; WOOTTON, R. J.; LEI, W. & YANG, Y. 2001. Compensatory growth in the gibel carp following feed deprivation: temporal patterns in growth, nutrient deposition, feed intake and body composition. *Journal of fish biology.* 58:999-1009.

ZAMMIT, V.A. & NEWSHOLME, E.A. 1979. Activities of fat and ketone-bodies metabolism and effects of starvation on blood concentrations of glucose and fat fuels in teleosts and elasmobranch fish. *Biochem. J.* 184:313-322.