

# Capítulo V. NUTRICIÓN Y ALIMENTACIÓN DE PECES

Wálter Vásquez Torres<sup>1</sup>

## INTRODUCCIÓN

El objetivo de la producción acuícola es el aumento del peso de los animales en el más breve tiempo posible y en condiciones económicamente ventajosas. El requisito básico para lograr esta meta es cubrir satisfactoriamente todas las necesidades metabólicas del organismo. En Acuicultura esto es posible mediante la creación de unas condiciones ambientales óptimas y una esmerada alimentación y nutrición a base de alimentos naturales y artificiales que contengan todos los nutrientes requeridos por el pez en las proporciones adecuadas (Steffens, 1987).

Según Hepher (1988) los tres componentes básicos que están involucrados en la alimentación y nutrición de los organismos acuáticos en estanques son: requerimientos específicos de alimentos, alimento natural disponible y alimentación suplementaria (raciones artificiales).

La formulación y fabricación de dietas artificiales requiere, además de una amplia información sobre hábitos y preferencias alimenticias de la especie en su habitat natural, de un detallado estudio sobre su morfofisiología del sistema digestivo y de sus exigencias nutricionales.

Sin embargo, toda esta información no será suficiente para lograr metas de producción si no se diseñan dietas adecuadas a cada sistema de cultivo (extensivo, semintensivo, intensivo) y se aplican estrategias de alimentación apropiadas. La producción de peces por unidad de área o en el cultivo así como sus rendimientos económicos dependen en gran parte de la cantidad y calidad del alimento suplementario usado y de la eficiencia con que éste sea suministrado.

## 1. HÁBITOS ALIMENTICIOS DE LOS PECES

Los peces, como sucede con todos los animales, requieren de una nutrición adecuada para poder crecer y sobrevivir. La naturaleza les ofrece una gran variedad de alimentos tanto de origen animal como vegetal, además de diversos nutrimentos disueltos en el agua. Muchos compuestos necesarios junto con diversos iones del agua pueden ser absorbidos directamente a través de las branquias o también deglutidos con el alimento y después absorbidos en el tracto digestivo (Bardach-Lager, 1990).

Cuando se hace referencia a **hábitos alimenticios** se está mencionando la manera cómo se alimenta el pez, es decir, la conducta directamente relacionada con la búsqueda e ingestión de los alimentos. Es necesario hacer distinción entre hábitos alimenticios y alimento, ya que este último tiene que ver con el material que habitual u ocasionalmente estos comen y el primero con el comportamiento para tomar el alimento.

Con relación a sus preferencias alimenticias, tanto en condiciones naturales como en cultivo, los peces pueden ser considerados animales omnívoros u oportunistas; sin embargo, dentro de esta manera de agrupación se puede ver como algunas especies son más eficientes o presentan una mayor preferencia para la utilización de ciertos alimentos naturales. El conocimiento de estas preferencias para cada especie en particular es fundamental para el desarrollo de estudios nutricionales y de alimentación, de esto depende una adecuada formulación y fabricación de raciones y el planeamiento de estrategias de alimentación para los diferentes sistemas de cultivo.

De una forma práctica las diferentes especies de peces pueden ser clasificadas, de acuerdo con sus preferencias alimenticias, en los siguientes grupos:

<sup>1</sup> Biólogo, Ph.D. Profesor Instituto de Acuicultura de la Universidad de los Llanos, IALL, Villavicencio (Meta). E-mail: wvasquez@ig.com.br

### 1.1 CARNÍVOROS

También llamados predadores porque en su alimentación presentan preferencia por organismos vivos que van desde pequeños organismos planctónicos hasta insectos, crustáceos, moluscos, peces, reptiles, anfibios y pequeños mamíferos. La mayoría de los carnívoros tienen alta aceptación y muy buen precio en el mercado por la excelente calidad de su carne, caso de las truchas, los salmones, algunos bagres y los sábalos. Debido a la intensa actividad de cultivo a que han sido sometidas algunas de estas especies a lo largo del tiempo se ha producido en ellas una gradual adaptación al consumo de raciones artificiales, secas, como por ejemplo las truchas. Es importante anotar que estas especies por ser carnívoras requieren un alto porcentaje de proteína de excelente calidad en la dieta, esto puede limitar el desarrollo del cultivo de especies de atractivo comercial como por ejemplo algunas piscívoras: tucunaré (*Cichla ocellaris*), el pirarucú (*Arapaima gigas*) y algunos bagres.

### 1.2 HERBÍVOROS

Pocos peces presentan preferencia por alimentos de origen vegetal que se caracterizan por ser ricos en fibra y muy bajos en proteína y energía. La carpa herbívora (*Ctenopharyngodon idella*) y la tilapia herbívora *Tilapia rendalli* son típicos ejemplos de especies herbívoras que se alimentan de plantas (macrófitas) y de algas filamentosas. Tienen un aceptable rendimiento en cultivo porque ocupan un nicho ecológico muy especializado en sistemas de policultivo y también porque pueden ser utilizadas como controladoras de malezas acuáticas.

### 1.3 OMNÍVOROS

Existen otras especies tropicales que en condiciones naturales tienen preferencia alimenticia omnívora con tendencia a los frutos y semillas, caso de las cachamas blanca y negra (*Piaractus brachypomus* y *Colossoma macropomum*), el yamú (*Brycon* sp), las palometas (*Mylosoma* sp) y algunas sardinias (*Triportheus* spp.) (Araujo-Lima y Goulding, 1997). Particularmente en el ambiente natural las cachamas tienen una tendencia a alimentarse de frutos, semillas y hojas, abundantes durante las épocas de las inundaciones y en la época de aguas bajas, se alimentan de caracoles, cangrejos, insectos, cadáveres de animales diversos y de plancton (Arias y Vásquez-Torres, 1988). Estas especies en condiciones de cultivo reciben y convierten muy bien los alimentos concentrados secos que se les suministran.

La mojarra plateada (*Oreochromis niloticus*) y la carpa común (*Cyprinus carpio*) también son consideradas omnívoras, porque además de alimentarse de fitoplancton pueden consumir algas verde azules y alimentos concentrados.

### 1.4 PLANCTÓFAGOS O FILTRADORES

Estos peces se alimentan de fitoplancton (organismos vegetales como algas unicelulares) y de zooplancton (protozoarios, rotíferos, cladóceros, peces, microcrustáceos copépodos y formas larvales de diferentes organismos). Prácticamente todas las especies de peces pasan por una fase plantófaga en sus primeras etapas de desarrollo (postlarva y alevino), antes de alcanzar su hábito alimenticio definitivo. Las tilapias, la carpa cabezona (*Aristichthys nobilis*), la carpa plateada (*Khyphophthalmichthys molitrix*) y la cachama negra, son ejemplos de peces que mantienen su hábito plantófago, durante toda su vida. La mojarra roja por ser un híbrido de varias especies del género *Oreochromis* es considerada también un pez omnívoro y filtrador con una muy buena aceptación de alimentos concentrados y buena conversión alimenticia.

Los peces plantófagos utilizan sus rastrillos branquiales denominados branquiespinas para filtrar y concentrar el plancton presente en el agua que pasa a través de la cámara branquial, por eso también son llamados filtradores (Bardach-Lager, 1990). Con propósitos de cultivo, aparentemente los peces filtradores son muy rentables porque aprovechan la productividad primaria del estanque la que a su vez se produce mediante la aplicación al estanque de fertilizantes orgánicos e inorgánicos; sin embargo la práctica ha demostrado que la producción es muy baja porque los sistemas se deben manejar en condiciones semi-intensivas, que se caracterizan por bajas densidades de siembra.

### 1.5 DETRITÍVOROS

Algunos peces de agua dulce como los bocachicos (*Prochilodus* spp), la sapuara (*Semaprochilodus* sp) y estuáricos como la lisa (*Mugil cephalus*) y el lebranche (*Mugil liza*), tienen un hábito alimenticio muy especializado, pues su

dieta está compuesta básicamente de detritos orgánicos que se acumulan en el fondo de los estanques (Yossa y Araujo-Lima, 1998), los cuales están compuestos por hongos, levaduras y también organismos bentónicos, tales como larvas y huevos de insectos, de moluscos, crustáceos y otros organismos. Estas especies tienen baja conversión alimenticia y necesitan mucho espacio para un buen crecimiento; por esta razón con propósitos de cultivo sólo se recomiendan en sistemas de policultivos y en muy bajas densidades de siembra.

## 2. ESTRUCTURA Y FUNCIÓN GENERAL DEL TRACTO DIGESTIVO

La diversidad de hábitos alimenticios de los peces es el resultado de la evolución que ha conducido a adaptaciones estructurales que sirven para obtener el alimento a partir de muy diversas situaciones que se han generado en el medio ambiente; de esta manera la morfología del aparato digestivo está íntimamente ligada a los hábitos alimenticios en el sentido que los peces han adaptado sus estructuras bucales para facilitar la búsqueda e ingestión del alimento.

La estructura básica del tracto digestivo de los peces es similar a la de los vertebrados en general, está compuesta por los siguientes órganos y estructuras asociadas:

### 2.1 BOCA Y CAVIDAD BUCAL

De acuerdo con el hábito alimenticio de los peces, la posición de la boca puede ser terminal, como en la mojarra plateada (*Oreochromis niloticus*) (Fig. 1A), en las cachamas (*P. brachypomus* y *C. macropomum*) (Fig. 1C), y en el bocachico (*Prochilodus* spp) (Fig. 1B); superior o inferior (caso de algunos bagres) (Fig. 1D), además de otras posiciones menos frecuentes. El tamaño de la boca depende del tamaño de la partícula de alimento que normalmente ingiere. Así, peces plantófagos, herbívoros o detritívoros, en general, presentan boca pequeña en tanto que los peces carnívoros tienen boca y cavidad bucal grande, lo cual facilita capturar y engullir presas enteras.

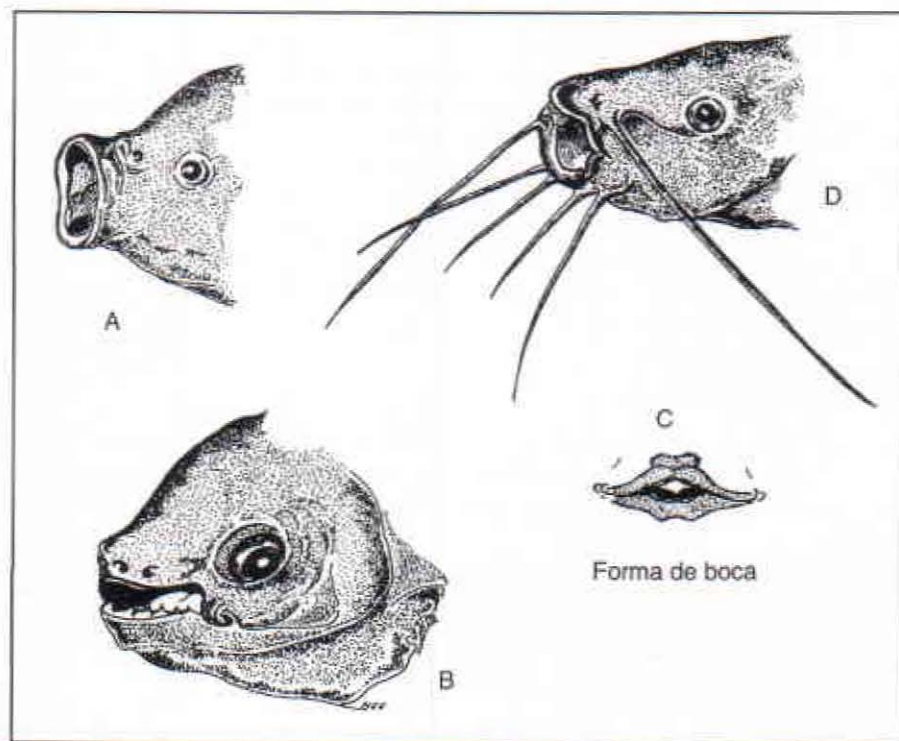
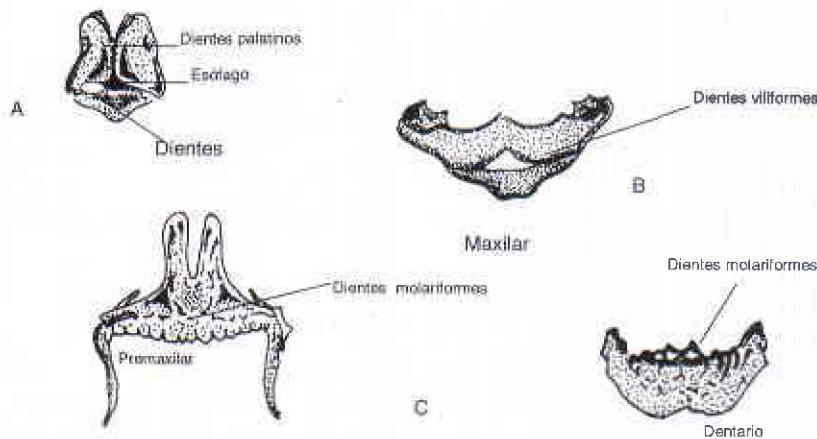


FIGURA 1. Diferentes tipos de bocas. A. Boca terminal protráctil: mojarra. B. Boca terminal: cachama. C. Boca subterminal: bocachico. D. Boca subterminal; nicuro, barbul.

Dependiendo del hábito alimenticio los dientes pueden estar presentes o ausentes y así mismo variar su número, forma y tamaño (Fig. 2); según su posición pueden ser mandibulares, bucales y faríngeos, Según su forma cardiformes (numerosos, cortos, finos y puntiagudos se presentan en bagres), viliformes (parecidos a los cardiformes, pero más alargados), caninos (son alargados de forma subconica, derechos o curvos y están adaptados para clavarse y sujetar), incisivos ( tienen los extremos cortados en bisel) y molariformes (algo aplanados en algunos casos con amplias superficies rellenas y sirven para machacar y moler) (Bardach-Lager, 1990).



**FIGURA 2. Diferentes formas de dientes de acuerdo con su hábito alimenticio.**  
A. Mojarra. B. Bocachico. C. Cachama.

- ◆ **En los peces carnívoros** en la boca y en la cavidad bucal se encuentran dientes en la mandíbula, dientes palatinos y vomerianos en el techo de la cavidad y dientes linguales en la superficie de la lengua. Estos sirven para la captura y aprisionamiento de las presas.
- ◆ **Los peces herbívoros** generalmente poseen dientes faríngeos, con un par superior y otro inferior que sirven para triturar material vegetal. Algunos de estos también pueden poseer dientes mandibulares incisivos para cortar las macrófitas que ingieren.
- ◆ **En los peces omnívoros**, como la mojarra plateada, se presentan dientes muy pequeños y aserrados y posee una lengua fija. Además, al igual que algunos ciprínidos, presentan dientes faríngeos que sirven para la trituración de materiales diversos antes de llegar al estómago. Las cachamas presentan dientes mandibulares que sirven para cortar y triturar las diferentes frutas y semillas que ingieren.
- ◆ **En los peces detritívoros**, como el bocachico (*Prochilodus magdalenae*), la boca está adaptada para raspar en el fondo y presenta dientes viliformes.

## 2.2 BRANQUIESPINAS

Las branquiespinas están ubicadas sobre el arco branquial protegiendo los filamentos branquiales de la abrasión que producen los materiales con textura tosca que son ingeridos; en conjunto con las branquias actúan como filtros que dejan pasar el agua y retienen al mismo tiempo partículas de alimento, canalizándolo hacia el estómago.

- ◆ **Los peces planctófagos** generalmente poseen numerosas branquiespinas, finas, largas y muy próximas entre sí, permitiendo una eficiente filtración de partículas de alimento (fito y zooplancton).
- ◆ **Los peces carnívoros y algunos herbívoros** que se alimentan de organismos mayores tienen branquiespinas en bajo número, más gruesas y cortas y bastante separadas entre sí.

## 2.3 ESÓFAGO

El esófago de los peces se caracteriza por ser un pasaje muscular entre la boca y el estómago o directamente al intestino en el caso de especies sin estómago funcional como la carpa común, la carpa herbívora y el bagre dorado

(*Blachyplatistoma flavicans*). El epitelio del esófago es ciliado y rico en células secretoras de mucus que ayudan en el transporte del alimento ingerido. En peces carnívoros el esófago presenta paredes bastante elásticas que posibilitan el paso de las presas, generalmente ingeridas enteras.

## 2.4 ESTÓMAGO

La configuración del estómago también varía con la dieta del pez. Su tamaño depende de la frecuencia de alimentación y del volumen de la partícula ingerida.

**Los peces omnívoros y los herbívoros** que generalmente realizan varias ingestiones de pequeñas cantidades de alimento al día presentan un estómago con baja capacidad volumétrica, en estos la porción posterior del estómago presenta un epitelio columnar con células secretoras de mucus, de ácido clorhídrico y de pepsina que mantienen el pH entre 2-5.

**En peces carnívoros** el estómago está bien diferenciado, es grande y musculoso con capacidad para alojar grandes presas y presenta gran número de ciegos pilóricos que segregan una serie de enzimas proteolíticas que actúan en la digestión de espinas, huesos y escamas.

Algunos peces no poseen un estómago diferenciado, no hay secreción ácida ni actividad de pepsina pero si bolsas intestinales que funcionan como pequeños almacenes de alimento. En estos peces todo el tracto digestivo presenta pH alcalino.

Los ciegos pilóricos están localizados sobre la porción final de la región pilórica del estómago y como se dijo, pueden estar presentes en especies de peces como trucha, cachama, yamú, bocachico y algunos bagres. La estructura histológica de los ciegos es similar a la del intestino, presentando un gran número de pliegues y surcos que aumentan la superficie de secreción y de absorción. Algunas otras funciones también son atribuidas a estas estructuras, como servir de depósito de alimento, participar en la función de secreción, digestión y absorción principalmente de lípidos, carbohidratos, iones y agua.

## 2.5 INTESTINO

La digestión final de los carbohidratos, los lípidos y la proteína es realizada en el intestino. En los peces existe una relación directa entre la longitud del intestino y el hábito de alimento del pez de la siguiente forma:

- ◆ **En carnívoros** la relación intestino - longitud del cuerpo es de tan sólo 0.5 en promedio
- ◆ **En herbívoros** la relación intestino - longitud del cuerpo es de 2.2
- ◆ **En omnívoros** la relación intestino - longitud del cuerpo es de 2 a 5
- ◆ **En los planctófagos/detrítívoros** la relación intestino - longitud del cuerpo es de 5 a 6.

Sin embargo, se puede presentar en algunos peces herbívoros y detrítívoros un intestino con una longitud de 5 a 7 veces la del cuerpo.

En los omnívoros que no tienen un estómago definido y un intestino muy largo, los individuos pueden ingerir gran cantidad de alimento hasta llenarlo completamente. Cuando se completa la digestión de los alimentos en un lugar determinado del intestino, se puede provocar una deyección eliminando todos los alimentos que se encuentren atrás de ese punto, aunque no se encuentren completamente digeridos. Esto puede observarse con facilidad en mojarras (tilapias) y por este motivo es aconsejable repartir el alimento en varias raciones al día. Esto ocasiona, además de una baja en la rentabilidad del proyecto, problemas de contaminación ambiental a causa de un exceso de nutrientes en el medio acuático.

En los peces carnívoros la digestión de la proteína se inicia en el estómago, de tal manera que cuando los alimentos llegan al intestino ya están parcialmente digeridos. Por esta razón el intestino es relativamente corto, pero con numerosos pliegues y vellosidades que mejoran la eficiencia de absorción de los nutrimentos digeridos.

Los peces herbívoros y fitoplanctófagos consumen alimentos de digestión más difícil y por eso, generalmente presentan intestinos más largos, comparados con el de los peces omnívoros y carnívoros.

## **2.6 DIGESTIÓN, ABSORCIÓN Y UTILIZACIÓN DE LOS ALIMENTOS**

La función básica del aparato digestivo consiste en disolver los alimentos haciéndolos solubles para ser absorbidos y utilizados en los procesos metabólicos del pez.

El desplazamiento del bolo alimenticio a lo largo del tubo digestivo es acompañado por ondas peristálticas producidas por contracciones musculares, las cuales son voluntarias en la parte anterior del tracto (presencia de músculos esquelético en las paredes del mismo) e involuntarias en el resto del tracto (presencia de músculo liso). Muchos pueden regurgitar grandes cantidades de alimento, vaciando su estómago con suma facilidad. Se ha sugerido que esto es posible porque en el tracto digestivo, desde el esófago hasta el estómago, hay músculos estriados muy bien desarrollados.

Todas las superficies del tracto digestivo se encuentran recubiertas por una membrana mucosa que las protege y lubrica para facilitar el paso del alimento. Los tegumentos internos del intestino son muy absorbentes y rápidamente toman los productos digeridos que se hallan en solución.

## **2.7 GLÁNDULAS, ENZIMAS DIGESTIVAS Y OTRAS ESTRUCTURAS DIGESTIVAS**

### **2.7.1 Glándulas gástricas**

Las glándulas gástricas están presentes a nivel del estómago, especialmente en los peces predadores, secretan ácido clorhídrico y pepsinógeno, sustancias químicas que en combinación son efectivas para desdoblar las enormes moléculas proteínicas. No se ha establecido claramente que existan otras enzimas.

### **2.7.2 El páncreas**

El páncreas es el órgano responsable por el almacenamiento y secreción de diversas enzimas digestivas, entre otras, tripsina, quimotripsina, carboxipeptidasa, amilasa pancreática y lipasa pancreática. A diferencia de los mamíferos y aves, el páncreas de los peces no se presenta como un órgano compacto sino como pequeños glóbulos de tejido pancreático difusos en el mesenterio; cada glóbulo posee una arteria, una vena y un conducto. Los conductos pancreáticos de cada glóbulo se van uniendo y posteriormente se comunican con el conducto biliar formando un conducto común, el cual descarga en la parte anterior del intestino. La vesícula biliar almacena ácidos biliares y álcalis que efectúan la emulsificación de los lípidos y la neutralización de la acidez producida en el estómago. Las sales biliares también colaboran en la digestión y absorción de los lípidos y de las vitaminas liposolubles.

### **2.7.3 Ciegos pilóricos**

En truchas los ciegos pilóricos aparecen como extensiones del intestino a nivel del píloro, en donde se ha encontrado la enzima lactasa. En los ciegos pilóricos y en el intestino de la carpa se ha detectado una gran actividad de sacarasa. También secretan lipasa que desdobla las grasas en ácidos grasos y glicerina y en sustancias más simples que pueden ser absorbidas en el tracto intestinal.

### **2.7.4 Secreciones enzimáticas**

En los peces existen a lo largo de todo el sistema digestivo diferentes puntos de secreciones enzimáticas, la ubicación de éstas depende del hábito alimenticio de cada especie y de su grado de evolución.

Las enzimas secretadas por el intestino delgado, así como las secreciones pancreáticas y biliares que vierten en esta parte del tubo digestivo, trabajan mejor en un margen de pH que oscila entre neutro y alcalino. Las diferentes proteasas que afectan las ligaduras terminales e internas que unen a los aminoácidos de las proteínas son secretadas, ya sea por la mucosa intestinal, por el páncreas o por los ciegos pilóricos.

Las enzimas intestinales son secretadas en la forma inactivada de zimógenos que luego en la luz del intestino, por diferentes cambios químicos durante la digestión, son activadas por la enteroquinasa; esta adaptación previene la autodigestión de la mucosa intestinal.

Otras enzimas presentes en el intestino y en el jugo pancreático de los peces son las carbohidrasas que digieren carbohidratos específicos. En tilapia, p. ej., la actividad de la amilasa, responsable de la hidrólisis del almidón en glucosa y maltosa está distribuida a lo largo del tracto gastrointestinal. Los carnívoros presentan limitada secreción de amilasa en el tracto intestinal, apenas suficiente para digerir una pequeña cantidad de carbohidratos, lo que explica la reducida digestibilidad o aprovechamiento del almidón y de la dextrina conforme aumenta su concentración en las dietas. La actividad de la amilasa es mayor en peces herbívoros y omnívoros (Hidalgo *et al.*, 1999), sin embargo, esta puede ser inactivada cuando se combina con almidón crudo, dextrina y albúmina, presentes en algunos cereales. Por tal razón, el precocimiento o la extrudización de algunos granos y cereales como el maíz, el sorgo, salvados de trigo y de arroz, entre otros ingredientes comunes en dietas para peces, promueve la gelatinización del almidón y destruye la albúmina; también se mejora su digestibilidad especialmente para especies carnívoras (García-Gallego *et al.*, 1994). Algunas especies omnívoras como las carpas pueden compensar la inactivación de la amilasa aumentando su secreción 3-4 veces más que lo normal.

Otras carbohidrasas encontradas en el tracto intestinal de los peces herbívoros, omnívoros y carnívoros son: glucosidasas, maltasas, sacarasas, lactasas y celobiasas. La actividad de la celulasa, enzima que hidroliza la celulosa y hemicelulosa, cuando se ha encontrado presente está asociada a la microflora intestinal compuesta por areobios, microarófilos e anaerobios facultativos, como en el caso del panaque (*Liposarcus* sp) (Nelson *et al.*, 1999).

### 3. EXIGENCIAS DE NUTRIENTES Y NIVELES EN DIETAS PARA CRECIMIENTO

Producto del reciente desarrollo y perfeccionamiento en las técnicas de cultivo de peces, particularmente en lo relativo a manejo de los planteles de reproductores, reproducción inducida, incubación y manejo de larvas y alevinos, la producción por acuicultura ha aumentado en altos porcentajes durante los últimos años, pasando de 13.13 millones de toneladas en 1990 para 28.27 millones en 1997 (FAO, 1999). En la actualidad se cultivan en el mundo más de 300 especies de peces utilizando para ello estrategias de alimentación y dietas prácticas que buscan atender de la manera más precisa los requerimientos nutricionales específicos de cada una de ellas.

De esta manera, la continua expansión y mejoramiento en la eficiencia de la producción acuícola exige permanentes avances en lo relacionado con la formulación de dietas y con los procesos tecnológicos de fabricación de los alimentos comerciales. Sin embargo, para que este desarrollo sea efectivo deben ser considerados, de un lado, los requerimientos nutricionales de la especie cultivada en cuanto a energía, proteínas, lípidos, vitaminas y minerales y de otro, la disponibilidad de las materias primas, su costo y su digestibilidad.

#### 3.1 PROTEÍNA

De todos los compuestos que hacen parte del cuerpo de los animales, la proteína es el más importante por varias razones: es el constituyente básico de las células, representa después del agua el grupo químico más abundante en ellas, como nutriente es utilizado como fuente de energía y para el crecimiento. Como ingrediente en dietas artificiales es el componente más costoso.

Numerosos trabajos han sido realizados para evaluar los requerimientos nutricionales para la mayoría de las especies de peces de cultivo, especialmente encaminados hacia la determinación de los niveles óptimos de proteína en las dietas y el balance más eficiente de aminoácidos esenciales. Los niveles de Proteína Bruta (PB) requeridos para un óptimo crecimiento varían en las diferentes especies con las condiciones de cultivo, condiciones ambientales y estado fisiológico y de desarrollo de los individuos (Elangovan y Shim, 1997); también con los niveles de los otros nutrimentos no proteicos presentes en la dieta. Cuando hay desequilibrio entre la proporción de proteína y las demás fuentes de energía, carbohidratos y lípidos, esta es metabolizada para producir energía en detrimento de su deposición en los tejidos (Samantaray y Mohanty, 1997).

No siempre una ración con alto contenido de proteína promueve el mejor desempeño productivo de los peces; **más importante que la cantidad es su calidad, la cual está determinada por el contenido de aminoácidos, puesto que son estos los que finalmente serán depositados en los tejidos en la forma de nuevas proteínas (Kim, 1997).** Los aminoácidos son las unidades constitu-yentes de las proteínas, y por lo mismo, esenciales para la formación y regeneración de tejidos diversos tales como músculos, huesos, piel, células sanguíneas, enzimas, productos sexuales, etc.

Existen dos grupos de aminoácidos: los esenciales y los no esenciales. Los primeros no pueden ser sintetizados por los peces o si lo hacen, es en pequeñas cantidades, insuficientes para satisfacer sus exigencias. De esta forma los peces, igual que los animales terrestres y las aves, deben obtener tales aminoácidos del alimento que consumen. En el caso de los peces, este puede ser natural como por ejemplo plancton, larvas y formas juveniles de insectos, pequeños peces y muchos otros organismos, o artificial, en el caso de raciones artificiales, suplementarias o completas. Los aminoácidos no esenciales pueden ser sintetizados por el organismo en las cantidades que lo requiera, por lo tanto no representan problema desde el punto de vista de la nutrición. De esta forma los peces, **más que requerimientos específicos de proteína, tienen requerimientos para niveles de los Aminoácidos Esenciales (AAE)** (King et al., 1996).

De los alimentos disponibles, normalmente utilizados para la fabricación de raciones para peces, no todos poseen un balance adecuado de AAE. En la tabla 1 se observa que la harina de plumas con 82% de PB, presenta un pésimo equilibrio en AAE siendo deficiente en lisina, metionina, fenilalanina y triptofano mientras que por ejemplo la torta de soya que tan solo contiene 45% de PB, presenta un mejor balance de AAE, apenas deficiente en metionina; por esta razón se considera a la torta de soya una proteína de alto valor biológico o, dicho de otra forma, de alta calidad nutricional. La harina de sangre es otro ejemplo; a pesar de contener cerca de 72 % de PB, es deficiente en isoleucina y metionina y además tiene baja digestibilidad. En cambio la harina de pescado, que normalmente

**TABLA 1. Exigencias en proteína bruta (PB), aminoácidos esenciales y energía digestible (DE) de cuatro especies de peces comerciales y porcentajes de PB, DE y composición en aminoácidos (% de la PB) de algunos ingredientes de uso común en la fabricación de raciones peces (Adaptado de NRC, 1983)**

Nutriente	Productos vegetales			Subproductos vegetales			Harinas de productos animales					Exigencias nutricionales para:			
	Maíz	Sorgo	Arroz	Torta soya	Torta algo-dón	Gluten de maíz	Pez	Carne y huesos	San-gre de aves	Vísceras de aves	Plu-mas	Trucha	Carpas	Bagres	Tilapia
Proteína	8.5	8.8	12.8	45	38	58	55	40	72	59	82	38	35	32	32
DE kcal/kg	2200	2200	2500	3010	3100	4260	4100	3000	3200	3500	3200	3600	3200	3200	3000
P disp(%)	0.07	0.07	0.07	0.19	0.35	0.11	1.73	3.21	0.30	1.28	0.46	0.6	0.6	0.45	0.5
Arginina	5.06	3.73	4.92	7.57	9.64	3.33	5.92	6.74	4.20	6.80	6.78	3.95	3.74	3.75	3.69
Histidina	3.06	2.22	1.33	2.66	2.02	2.16	2.25	1.92	5.76	1.83	0.74	1.84	1.83	1.31	1.50
Isoleucina	4.12	4.76	2.73	4.53	2.79	4.18	4.12	2.86	1.09	3.85	4.38	2.37	2.17	2.28	2.72
Leucina	14.2	12.9	5.47	7.79	4.37	16.8	6.95	6.00	13.13	6.88	7.79	3.68	2.86	3.06	2.97
Lisina	2.94	2.83	4.06	6.36	4.59	1.83	7.32	5.34	8.35	5.13	2.20	4.74	4.97	4.47	4.47
Metionina	2.00	2.42	1.56	1.27	1.21	2.69	2.71	1.30	1.21	1.84	0.66	1.84	1.88	1.40	1.97
Fenila-lanina	5.65	4.85	3.36	4.96	5.10	6.52	4.20	3.40	6.64	3.52	4.54	4.74	5.66	4.38	4.84
Treonina	4.12	3.43	2.66	3.97	2.48	3.41	4.50	3.30	4.22	1.57	4.55	2.11	3.40	1.75	3.28
Triptófano	0.94	10.1	0.78	1.43	1.02	0.71	1.19	0.60	1.17	0.77	0.62	0.53	0.69	0.44	0.88
Valina	5.18	5.25	5.63	4.51	4.08	5.09	6.67	4.90	8.39	4.79	7.78	3.16	3.14	0.84	2.44

contiene entre 55 y 60 % de proteína, presenta un perfil de aminoácidos óptimo ligeramente bajo en fenilalanina y de alta digestibilidad, pero tiene el inconveniente de ser altamente costoso como materia prima para la fabricación de raciones.

Altos niveles de proteína en la dieta, aún tratándose de proteína de buena calidad, superiores a los requerimientos para una especie en particular, son inconvenientes por razones de costo, de un lado y por razones de eficiencia de aprovechamiento, de otro, además de los problemas ambientales que un exceso de este nutriente causa en el medio acuático. Se ha observado que la velocidad de crecimiento y la eficiencia de utilización del alimento están correlacionadas, hasta un nivel óptimo, con el nivel de proteína de la ración y con la proporción proteína: energía (Aksnes *et al.*, 1996). Con el aumento de los niveles de proteína en la dieta el PER (Tasa de eficiencia proteica) disminuye substancialmente como ha sido observado en cachama blanca (Vásquez-Torres *et al.*, 1999) y en diferentes especies de peces (Elangovan y Shim, 1997); cuando los niveles están por encima del óptimo, también disminuye significativamente la conversión alimentaria, posiblemente debido a un desvío en la utilización de la proteína para producción de energía a través de procesos de desaminación o por excreción de los aminoácidos absorbidos en exceso.

Por ejemplo, la tilapia comparada con otras especies de peces, exhibe una tasa máxima de crecimiento cuando es alimentada con dietas bajas en proteína bruta, menores de 30% (NRC, 1993). Twibell y Brown (1998) encontraron resultados similares, indicando que 28% de PB en la dieta era suficiente para tilapias criadas en estanques, señalando además que tales necesidades eran inversamente proporcionales al tamaño del animal. Vásquez-Torres (2001) determinó que 31.6% era el nivel óptimo para crecimiento de juveniles de cachama blanca, siendo que con mayores contenidos la tasa de crecimiento era menor.

### 3.2 LÍPIDOS

Los peces requieren lípidos en la dieta, para utilizarlos como fuentes de energía metabólica y de ácidos grasos esenciales. Los componentes básicos de las grasas y aceites son los ácidos grasos y el glicerol. Algunos de estos ácidos son considerados esenciales (EFA) porque al igual que los AAE, el pez no los puede sintetizar y cuando consigue hacerlo, lo hace en cantidades que son insuficientes para cubrir sus necesidades; por tanto, deben obtenerlos directamente de los alimentos ingeridos.

Para un normal crecimiento y sobrevivencia, las exigencias de estos ácidos son bastante diferentes entre especies, ya que algunos tienen necesidades específicas de uno u otro grupo, en tanto que otras tienen capacidad para aumentar y modificar cadenas cortas para atender sus requerimientos (Alava y Kanazawa, 1996). Peces de agua fría como las truchas y el salmón, requieren principalmente ácidos grasos poli-insaturados de la familia  $\omega$ -3, tales como el linolénico (18:3 $\omega$ -3), eicosapentanoico (20:5 $\omega$ -3) y docosahexaenoico (22:6 $\omega$ -3), abundantes en los organismos planctónicos y en los productos de origen marino en general (Tacon, 1987). Igual que la mayoría de los animales terrestres las tilapias, típicamente peces de aguas tropicales, requieren únicamente de ácidos grasos de la serie  $\omega$ -6 como el linoleico (18:2 $\omega$ -6) y el araquidónico (20:4 $\omega$ -6) presentes en los aceites de origen vegetal. También se observado que algunos peces tropicales de agua dulce como las carpas y el bagre de canal, requieren de las dos series (Kanazawa, 1988).

Fisiológicamente los ácidos grasos constituyen la principal fuente de combustible aerobio para el metabolismo energético del músculo de los peces. De igual manera los fosfolípidos, que son el segundo grupo de lípidos más abundante después de los triglicéridos, hacen parte de la estructura celular y son fundamentales en el mantenimiento de la integridad y funcionamiento de las biomenbranas (Watanabe, 1988).

Como ingrediente para raciones de peces, los lípidos son nutrimentos de bajo costo y de todos, los que tienen mayor contenido de energía; el valor energético global comparativo es: lípidos 9.5 = kcal/g > proteínas = 5.5 kcal/g > carbohidratos = 4.1 kcal/g. Sin embargo, desde el punto de vista industrial, altos niveles de grasas en la dieta pueden causar problemas durante el proceso de peletización y también producir rancidez en raciones almacenadas por mucho tiempo. Otros efectos negativos de cantidades excesivas en dietas son:

- ◆ Disminución del consumo de alimento afectando directamente el crecimiento del pez (Shiau y Lan, 1996).

- ♦ Alteración de los procesos de digestión y asimilación de estos y efectos adversos sobre la calidad de la carcaza y la composición corporal por excesiva deposición de grasas (Hanley, 1991 y Grisdalle-Helland y Helland, 1997).

Chou y Shiau (1996) determinaron que para las tilapias eran necesarios 12 % de lípidos en la dieta para generar máximo crecimiento; niveles mayores del 15% afectan negativamente el crecimiento y la eficiencia de la utilización de la proteína y también aumentaban la proporción de grasa en la carcaza. Vásquez-Torres (2001) demostró que 4% de lípidos con cualquier combinación de carbohidratos entre 20 y 36%, generaban óptimo crecimiento y aprovechamiento de la proteína en juveniles de cachama blanca mientras que, con niveles entre 8 y 12 % de lípidos, su desempeño productivo se reducía drásticamente.

### 3.3 CARBOHIDRATOS

No ha sido demostrado con exactitud cuáles son los requerimientos de carbohidratos para peces (Wilson, 1994). Sin embargo, se sabe que si no están presentes en la dieta, la proteína, los AAE, los AGE y algunos metabolitos intermediarios en la síntesis de compuestos biológicamente importantes para el organismo, son catabolizados para producir energía. De esta forma es posible deducir que el uso de los carbohidratos en las dietas pueden contribuir para aumentar la eficiencia de uso de la proteína (Shiau, 1997), así como disminuir la excreción de nitrógeno producto del catabolismo de los aminoácidos y, consecuentemente, minimizar el impacto ambiental por reducción de la contaminación del agua devuelta al sistema (Aksnes *et al.*, 1996 y Grisdalle-Helland y Helland, 1997).

La inclusión de carbohidratos en las raciones de engorde debe tenerse en cuenta porque representan una fuente económica de energía dietética muy valiosa para aquellas especies no carnívoras (Gallagher, 1997); además, porque su uso cuidadoso puede representar un ahorro en lo referente a la utilización de la proteína como fuente energética; igualmente, pueden ser empleados como ligantes para aumentar la estabilidad de los pelets en el agua y en algunos, casos para aumentar la palatabilidad del alimento.

Como ingredientes en dietas para peces los carbohidratos son nutrimentos de bajo costo, sin embargo, no siempre son aprovechados eficientemente por las diferentes especies de peces (Elangovan y Shim, 1997). Aparentemente el nivel apropiado de carbohidratos en dietas es generalmente bajo y varía entre especies. De acuerdo con Furuichi (1988) su proporción puede oscilar entre 30-40% para omnívoros y entre 10 y 20% para carnívoros. Para la cachama Vásquez-Torres (2001) observó alta eficiencia de utilización con niveles dietéticos de hasta de 36%. Con todo, se ha observado que los diversos tipos de carbohidratos son utilizados de manera diferente entre especies; por ejemplo carbohidratos complejos como el almidón y la dextrina, son considerados de alta digestibilidad únicamente para algunas especies omnívoras (Tacon, 1987).

La actividad intestinal de la amilasa que es responsable por la hidrólisis de estos carbohidratos es mayor en peces omnívoros como tilapias, carpas y bagre de canal en comparación con peces carnívoros como la trucha, la anguila y los salmones; por esa razón en estos últimos, altos niveles de carbohidratos disminuyen el crecimiento, aumentan la concentración de glucógeno en el hígado y eventualmente pueden causar la muerte. Los omnívoros, por el contrario, han demostrado tener mayor tolerancia a altos niveles dietarios, usándolos como eficientes fuente de energía, y en el caso de excesos, almacenándolos en la forma de lípidos (Shiau, 1997).

Erfanullah y Jafri (1998) observaron que carpas alimentadas con dietas con 27-36% de carbohidratos producían mejores resultados en cuanto a ganancia de peso, conversión alimentaria, retención de nutrimentos y composición de la carcaza, que dietas con mayores contenidos de este nutrimento. La utilización y absorción de carbohidratos digestibles también puede ser afectada por el tamaño corporal, por la frecuencia de alimentación y por el nivel de fibra en la dieta (Shiau, 1997).

La mayoría de los peces cultivados no poseen en su tracto intestinal flora bacteriana abundante como para desarrollar actividad celulolítica. En consecuencia, la celulosa no tiene ningún valor energético para los peces y por eso un exceso en la dieta puede tener un efecto deletéreo sobre la eficiencia alimenticia y el crecimiento. Pereira-Filho *et al.* (1995) observaron que en el yamú (*Brycon* sp), una especie nativa omnívora, dietas con 20% de fibra contribuyeron a mejorar el aprovechamiento de la proteína de la dieta y tuvieron un efecto positivo sobre la composición de la carcaza.

### 3.4 ENERGÍA

Los animales en general, incluyendo los peces, comen para satisfacer sus necesidades energéticas tales como mantenimiento del metabolismo básico, actividades rutinarias, crecimiento, reproducción, etc., es decir, que la cantidad de alimento que es consumida por cada individuo es gobernada por la propia tasa metabólica. Por esta razón es necesario que los peces tengan un acceso no restringido al alimento, o bien que reciban una ración con una densidad energética adecuada que les permita cubrir todos sus requerimientos energéticos.

Desde el punto de vista de uso de la energía, los peces son más eficientes que las aves y los mamíferos por varias razones:

- ◆ No gastan energía para mantener la temperatura corporal, pues son ectotermos.
- ◆ Excretan los residuos nitrogenados en la forma de amonio, directamente por las branquias por un mecanismo de simple difusión, sin tener que recurrir a grandes gastos energéticos para transformarlo en ácido úrico o urea, caso de las aves y mamíferos, quienes además, los excretan vía urinaria.
- ◆ La forma hidrodinámica del cuerpo de la mayoría de los peces y su densidad corporal parecida a la del agua, les permite desplazarse con mucha facilidad en todas las direcciones dentro de este medio, con mínimo gasto energético.

Como fue dicho antes, los peces obtienen su energía catabolizando carbohidratos, lípidos y aminoácidos obtenidos del alimento; por ello es importante que las raciones contengan un nivel energético óptimo, ya que un exceso o defecto puede resultar en una reducción de las tasas de crecimiento (NRC, 1993). El exceso provocará una disminución en la ingestión del alimento y por otro lado, dará lugar a una deposición excesiva de grasas en el cuerpo del pez; al contrario, una dieta con una densidad energética baja, hará que el pez utilice los nutrimentos ofrecidos en la ración, básicamente proteína, para cubrir sus requerimientos de energía en lugar de canalizarlos para la síntesis de tejido nuevo, esto es, para crecimiento.

De manera general, las exigencias de energía de los peces son expresadas en términos de Energía Digestible (ED) que corresponde a la fracción de energía, del total contenido en el alimento (Energía Bruta, EB), que es absorbida por el organismo; la energía restante es excretada en la materias fecales. Debido a las diferencias en la eficiencia de digestión de los peces y a la diversidad de alimentos e ingredientes usados en la fabricación de raciones, los valores de energía digestible de los ingredientes, expresados en kcal/kg, varían de acuerdo con la especie de pez. En la tabla 2 se presentan los valores de energía digestible de algunos alimentos para el bagre de canal, los cuales pueden ser usados como referencia en la formulación de raciones para peces tropicales omnívoros, cuando no se conocen tales valores de los alimentos para cada especie en particular. Estos valores de ED también pueden variar en función de la calidad de los mismos alimentos, del tipo de procesamiento a que hayan sido sometidos para su obtención, como en el caso de las tortas y salvados y también, del tipo de mezclas y procesamiento que se hagan para la fabricación de las raciones (molienda, peletización, estrudización, etc).

La energía digestible de una ración generalmente es mayor cuanto más fino sea el tamaño de las partículas después de la molienda. El proceso de estrudización, por involucrar altas temperaturas, presencia de humedad y alta presión, resulta en una mayor desintegración de las partículas de alimento y en una mayor gelatinización del almidón, aumentando de esta manera la exposición de los nutrimentos a la acción de las enzimas digestivas de los peces. En el proceso de peletización la gelatinización del almidón ocurre en menor grado, por lo que la desintegración del alimento es menor que con la estrudización.

Hasta el momento existe muy poca información útil sobre requerimientos de energía en dietas artificiales para peces. Sin embargo, se tienen bien identificados los factores que influyen en el requerimiento energético. Algunos de estos son:

- ◆ Con el incremento de la temperatura del agua la tasa metabólica y consecuentemente, los requerimientos de energía para el mantenimiento, también aumentan.
- ◆ Los requerimientos energéticos son inversamente proporcionales al tamaño del animal.
- ◆ Los requerimientos energéticos aumentan durante los periodos de producción gonádica y actividad reproductiva, dependiendo del estado fisiológico.

- ◆ La calidad del agua y el estrés causado por factores como la contaminación, el aumento de la salinidad, bajas concentraciones de oxígeno disuelto y confinamiento excesivo, aumentan los requerimientos energéticos para mantenimiento.

### 3.4.1 Relación proteína/energía en dietas

Como fue expuesto antes el gasto energético asociado con el metabolismo de asimilación de proteína puede ser reducido por la presencia de lípidos y carbohidratos en la dieta (NRC, 1993); esta respuesta metabólica conocida como "efecto de economía de proteína" ha sido demostrada en muchas especies de peces (Beamish y Medland, 1986; Chou y Shiau, 1996; Shiau y Lan, 1996; Grisdalle-Helland y Helland, 1997 y Vásquez-Torres, 2001). En tales casos la partición metabólica de los componente dietarios entre deposición en la carcaza y catabolismo, depende de la composición de la dieta, de los contenidos de energía en la misma (Aksnes *et al.*, 1996) y también de las tasas de consumo de alimento. Según Shimeno *et al.* (1997) las restricciones en la cantidad de alimento suministrado a carpas, estimulan la movilización de ácidos grasos y de glucógeno y por consiguiente una alta tasa de gluconeogénesis y de catabolismo de los aminoácidos.

En general para que un pez alcance su máxima tasa de crecimiento, la tasa de deposición de proteína también tiene que ser máxima y esto solamente es posible cuando las dietas consumidas tienen energía y proteína de alta digestibilidad, en niveles y en proporciones adecuadas (Britz y Hecht, 1997). Desequilibrios en esta proporción por incrementos en la PB, conducen a procesos catabólicos de desaminación, es decir, a la utilización de los aminoácidos como fuentes de energía más que para deposición, deprimiendo de esta forma el crecimiento (Elangovan y Shim, 1997; Samantaray y Mohanty, 1997 y Erfanullah y Jafri, 1998).

Xie *et al.* (1997) demostraron que la tilapia presenta una baja eficiencia de crecimiento y una alta tasa de gasto metabólico de energía cuando es alimentada con raciones cuya proteína es de bajo valor biológico. Kim (1997) demostró que 24 % de PB proveniente de ingredientes de alta digestibilidad son suficientes para atender los requerimientos de aminoácidos esenciales para un óptimo crecimiento en la trucha; sugieren estos resultados que el nivel de 40% recomendado por la (NRC, 1993) incluye 24% para atender sus necesidades de AAE y 16% para atender sus necesidades de energía; de esta manera la trucha aparentemente solo requiere 24% efectivos de PB, siempre y cuando en la dieta existan otras fuentes de energía no proteica que substituyan la energía suministrada por la proteína (efecto de economía de proteína).

Para conseguir una tasa de crecimiento máximo es preciso determinar para cada especie en particular el umbral de la proporción proteína/energía (PB/E) necesaria para mantenerla; dichas relaciones han sido determinadas experimentalmente y de manera específica, solo para algunas especies (Tabla 2).

### 3.5 MINERALES

Los minerales realizan diversas funciones dentro del organismo de los peces, entre otras se pueden destacar: formación de huesos y dientes, metabolismo energético, componentes de los fosfolípidos en las membranas celulares, cofactores enzimáticos en diversos procesos metabólicos, componentes de la hemoglobina, equilibrio osmótico y balance ácido-base de la sangre, transmisión de impulsos nerviosos, componentes de las hormonas tiroideas, componentes de las sales biliares, etc.

Los minerales exigidos por los peces pueden ser divididos en dos grandes grupos: los macrominerales necesarios en mayores cantidades como calcio, fósforo, magnesio, potasio, cloro y sodio y los microminerales, exigidos en pequeñísimas cantidades como hierro, manganeso, zinc, cobre, yodo y selenio.

Las exigencias de calcio de los peces pueden ser total o parcialmente satisfechas por la absorción de calcio directamente del agua. De otro lado, normalmente los ingredientes usados en las raciones contienen suficiente calcio para atender las exigencias de los peces, no habiendo, por tanto, mayores preocupaciones en cuanto al balanceamiento de este mineral en las raciones. Otros minerales como el fósforo y la mayoría de los microminerales están presentes en muy pequeñas cantidades en el agua, insuficientes para cubrir las necesidades de los peces, razón por la cual deben ser administrados junto con los alimentos.

TABLA 2. Proporciones de Proteína Bruta Vs. Energía Digestible determinados para algunas especies de peces.

Relación P/E (mg PB/kcal)	Especie	Referencia
90.9	<i>Channa striata</i> (murrel da india)	(Samantaray y Mohanty, 1997)
60.7-133.9	<i>Oreochromis niloticus</i> (tilapia)	(Jauncey, 1982)
93.8	<i>O. Niloticus</i> x <i>O. aureus</i> (Tilapia roja)	(Chou y Shiau, 1996)
81-97	<i>Ictalurus punctatus</i> (Catfish)	(NRC, 1993)
103.0	<i>Oreochromis niloticus</i> (Tilapia)	(NRC, 1993)
108.0	<i>Cyprinus carpio</i> (Carpa común)	(NRC, 1993)
105.0	<i>Salmo gairdneri</i> (trucha arcoiris)	(NRC, 1993)

P= Proteína E= Energía

De los ingredientes comúnmente usados en la fabricación de raciones, los de origen animal, como las harinas de carne y hueso y las harinas de peces, son buenas fuentes de minerales. Los ingredientes de origen vegetal como las tortas y las harinas, son muy pobres en minerales y por esta razón casi siempre es necesaria la suplementación de las raciones fabricadas con estos ingredientes, con fuentes adicionales de fósforo y mezclas de minerales (premezclas de macro y microminerales).

### 3.6 VITAMINAS

Los peces necesitan de las mismas vitaminas exigidas por los otros animales. Estas son agrupadas en dos: las liposolubles como las vitaminas A, D, E y K, y las hidrosolubles, que comprenden las vitaminas C, B<sub>1</sub>, B<sub>2</sub>, B<sub>6</sub>, B<sub>12</sub>, ácido pantoténico, niacina, ácido fólico, colina e inositol. De manera general las vitaminas son consideradas compuestos esenciales; actúan como componentes o cofactores enzimáticos en diferentes procesos metabólicos (metabolismo energético, de aminoácidos, síntesis de proteínas, oxidación y síntesis de ácidos grasos y triglicéridos, síntesis de hemoglobina y de las células sanguíneas, transmisión de impulsos nerviosos, etc.) y presentan acciones fisiológicas específicas esenciales para el crecimiento, reproducción y salud de los peces. Las deficiencias vitamínicas generalmente se manifiestan en enfermedades irreversibles. Una buena parte de las vitaminas se encuentran presentes en la mayoría de los ingredientes comúnmente utilizados en la fabricación de raciones, especialmente en las harinas de pescado, tortas, aceites vegetales, granos y cereales y sus subproductos; sin embargo, es recomendable la utilización de suplementos vitamínicos para garantizar niveles mínimos en raciones comerciales.

### 3.7 PARÁMETROS UTILIZADOS PARA MEDIR LOS EFECTOS DE DIETAS EN PECES

En la literatura se pueden encontrar diversas descripciones de las metodologías para evaluar los efectos de la dietas de peces. Además del crecimiento en peso o ganancia de peso vivo (GPv), como criterios para determinar los requerimientos de macro y micronutrientes se usan otros indicadores menos comunes, tales como determinación de las tasas de excreción de amonio (Cai *et al.*, 1996), oxidación de aminoácidos de la dieta y determinación de la composición de aminoácidos libres presentes en una muestra de tejido específico.

Los requerimientos de nutrimentos también son estimados a partir de curvas de regresión construidas con datos de ganancia de peso o eficiencia del alimento en función del nutriente administrado, tomando como nivel óptimo el punto de inflexión en la curva de crecimiento observada (Chou y Shiau, 1996; Shiau y Lan, 1996; Kim, 1997 y Ruchimat *et al.*, 1997).

Otros parámetros usualmente utilizados para evaluar la eficiencia de las dietas son:

- ◆ **Tasa de Conversión de alimento FCR** =  $\text{Alimento consumido (g)} / \text{GPv (g)}$ , (O factor de conversión de alimento, indica cuanto alimento se ha suministrado para cada unidad de peso ganado).

- ◆ **Tasa específica de crecimiento SGR** =  $100 * [LnPf - LnPi] / t$  días (Estima la tasa de crecimiento diario o ganancia media de peso, por día).
- ◆ **Eficiencia de utilización de proteína PER** =  $[GPv / PB \text{ consumida (g)}]$  (Indica cuanto se ha ganado en peso vivo por unidad de proteína consumida).
- ◆ **Valor de producción de proteína PPV** =  $100 * [PBf - PBi] / PB \text{ consumida}$  (Indica que porcentaje de la proteína total consumida, ha quedado retenida en la carcaza).
- ◆ **Porcentaje de retención de energía %ER** =  $100 * [EBf - EBi] / EB \text{ consumida (kcal/100 g)}$  (Indica que porcentaje de la energía total consumida, ha quedado retenida en la carcaza).

donde:

LnPf	=	logaritmo natural del Peso final
LnPi	=	logaritmo natural del Peso inicial
PBf	=	proteína Bruta final en la carcaza
PBi	=	proteína Bruta inicial en la carcaza
EBf	=	energía Bruta final en la carcaza
EBi	=	energía Bruta inicial en la carcaza

En muchos casos los efectos también se evalúan a través de análisis centesimal de composición corporal, según métodos estándar de la AOAC (1984) que comprenden: determinación de nitrógeno proteico por el método de microkjendahl ( $N \times 6.25$ ), lípidos por extracción con éter de petróleo y las cenizas por incineración a 450°C. Los valores de energía bruta son obtenidos usando bomba calorimétrica.

## 4. MÉTODOS DE ALIMENTACIÓN

### 4.1 EL ALIMENTO NATURAL EN LA NUTRICIÓN DE LOS PECES

En el ambiente natural los peces consiguen balancear sus dietas, escogiendo entre los diversos alimentos disponibles los que mejor satisfagan sus exigencias nutricionales. En estas condiciones raramente se observarán señales de deficiencias nutricionales.

En general, los alimentos naturales consumidos por los peces poseen alto valor energético, presentan altos niveles de proteína de excelente calidad y se constituyen en importantes fuentes de vitaminas y minerales. En la tabla 3 se presentan la composición proximal y el valor energético de algunos organismos que sirven como alimento natural a los peces.

Todos los organismos, plantas y animales que viven en un estanque forman la biocenosis del estanque y pueden servir como alimento para varias especies de peces. Esos organismos interactúan unos con otros, especialmente a través de la relación presa - predador compitiendo por el espacio, por el alimento, etc. De esta manera se generan cadenas de alimentos o niveles tróficos que forman una pirámide de alimentación en la que la biomasa del nivel trófico más bajo, especialmente productores primarios, es mucho más grande que las de los niveles superiores, los consumidores.

Como alimento para peces la biocenosis de cualquier cuerpo de agua puede ser dividido en varios grupos de acuerdo con su naturaleza (vegetal o animal) y con su tamaño. En la figura 3 se muestran ocho grupos que ordenados por tamaño comprenden, fitoplancton, perifiton y macrófitas, entre los vegetales; zooplancton, zoobentos, necton de pequeño tamaño (insectos acuáticos, larvas de mosquitos, etc.) y peces, entre los animales (Hepher, 1988).

El detritus, constituido por partículas orgánicas no vivas, suspendidas en el agua o acumuladas en el fondo, también ha sido incluido ya que, además de que puede servir como alimento, también puede estar poblado por un gran número de bacterias y protozoarios con alto valor nutricional.

Cada especie de pez puede alimentarse de una cierta porción de la biocenosis. Esta porción que incluye todos los organismos que el pez puede consumir, conforma su base trófica o de alimentación, la cual es determinada por sus hábitos de alimentación y por la anatomía de su sistema digestivo, como fue expuesto anteriormente. La base

**TABLA 3. Análisis proximal y valores energéticos de los principales grupos de organismos del alimento natural presente en el agua de los estanques de peces.**

Alimento natural	MS (%)	Composición de la Materia Seca (% MS)				
		PB	Lípidos	Cenizas	ENN	EB (Kcal/kg)
Fitoplancton	14-22	17-31	4-10	27-47	-	2200-3800
Vegetación acuática	15.8	14.6	4.5	13.9	-	3900
Rotíferos	11.2	64.3	20.3	6.2	-	4900
Oligoquetos	7.3	49.3	19.0	5.8	-	5600
Artemia (Anostraca)	11.0	61.6	19.5	10.1	-	5800
Cladóceros	9.8	56.5	19.3	7.7	28.2	4800
Copépodos	10.3	52.3	26.4	7.1	9.2	5500
Insectos	23.2	55.9	18.6	4.9	20.1	5100
Chironomides (larvas)	19.1	59.0	4.9	5.8	22.5	5000
Moluscos	32.2	39.5	7.8	32.9	7.5	3900

PB = Proteína Bruta; ENN = Extracto No Nitrogenado; EB = Energía Bruta  
(Adaptado de Hepher, 1989)

trófica de un pez puede cambiar a través de las diferentes etapas de su desarrollo. Por ejemplo muchas especies de pez durante el estado larval y pre-alevinaje se alimentan básicamente de zooplancton, aún cuando su hábito alimenticio definitivo sea herbívoro. Por esta razón la utilización del alimento natural en piscicultura es mayor durante las fases iniciales de desarrollo de la mayoría de peces y durante la precría, de especies de hábito planctófago como tilapias, carpas y cachama negra, entre otras.

La importancia del alimento natural en la producción de peces disminuye con el aumento de la biomasa por unidad de área; cuanto mayor sea la biomasa menor será la cantidad de alimento natural disponible para cada pez, aumentando la necesidad de alimento suplementario para el mantenimiento de la tasa de crecimiento deseada. En condiciones de cultivo en estanques con baja renovación de agua y bajas densidades de biomasa, cerca de 30-40 % de la ganancia de peso de las tilapias, 15-20% en las carpa común y cerca de 10% del bagre de canal, pueden ser atribuidos al aprovechamiento del alimento natural.

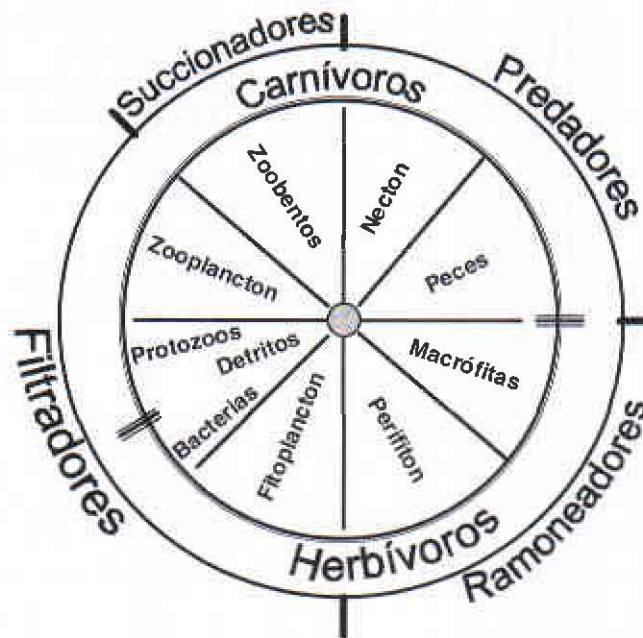
Especies carnívoras como el bagre de canal, el tucunaré y algunos bagres nativos, no encuentran mucho alimento natural aprovechable en los estanques; aun para peces omnívoros como las cachamas, los *Brycon* spp (yamú, sabaleta, dorado), las carpas, la tilapia, etc. en condiciones de cultivo intensivo en estanques con alto recambio de agua o en jaulas, la contribución del alimento natural es muy pequeña, habiendo por lo tanto, necesidad de alimentar con raciones artificiales balanceadas con todos los nutrimentos que la especie requiere.

## 4.2 ESTRATEGIAS DE ALIMENTACIÓN

La necesidad de obtener productos piscícolas de buena calidad, en el menor tiempo posible y con costos económicamente viables, son los objetivos de la acuicultura. Esto conlleva una buena planificación de la alimentación que asegure que la especie cultivada aproveche de la forma más eficiente el alimento disponible, tanto natural como artificial. A continuación se describen algunos métodos u opciones de alimentación disponibles para el criador de peces.

### 4.2.1 Alimento natural

En este sistema básico de cultivo, el crecimiento de los peces depende totalmente del consumo de animales vivos y de plantas, presentes en forma natural en el cuerpo de agua del estanque o depósito donde se cultivan los peces.



**FIGURA 3.** División de la biocenosis de un estanque, como alimento natural para peces, en grupos de organismos de acuerdo con su naturaleza y su tamaño (Adaptado de Hepher, 1988).

El crecimiento varía en función de la productividad natural del agua utilizada y también de la densidad de biomasa total de las especies cultivadas en dicho sistema; de esta manera el crecimiento incrementará con el aumento de la productividad y decrecerá al aumentar la densidad de carga. Esta estrategia de alimentación se emplea generalmente en sistemas de cultivo extensivo, a bajas densidades de carga.

#### 4.2.2 Fertilización

Con el objeto de incrementar la producción de alimento vivo, animales y plantas en un cuerpo de agua se utilizan compuestos orgánicos e inorgánicos denominados fertilizantes; estos sirven como el primer recurso esencial de nutrientes para la cadena de alimentación natural residente dentro del cuerpo de agua. De esta manera se aumenta la producción de peces y la capacidad de cultivo del sistema (Tacon, 1988).

Los fertilizantes inorgánicos que se usan en acuicultura son los mismos que se usan en agricultura. Básicamente contienen nitrógeno (en la forma de N), fósforo (en la forma de  $P_2O_3$ ) y potasio (en la forma de  $K_2O$ ), en variables proporciones. Un fertilizante grado 20-20-5, indica que tiene 20% de N, 20% de P y 5 % de K. Los fertilizantes inorgánicos actúan principalmente sobre las cadenas alimenticias autótrofa y de pastoreo por estimulación directa de la producción de fitoplancton en el estanque; su aprovechamiento variará, dependiendo del hábito alimenticio y de la densidad de biomasa de las especies cultivadas.

Entre los fertilizantes orgánicos que se usan se incluyen los excrementos de animales, los fertilizantes verdes (desechos de plantas verdes recién cortados) y subproductos de la agricultura, frescos o ensilados. Todos ellos son fácilmente disponibles, son muy económicos y contienen nutrientes en importantes cantidades. Estos fertilizantes se aplican principalmente para estimular la cadena alimenticia heterotrófica de los cuerpos de agua. La materia orgánica aplicada sirve principalmente como un substrato para el crecimiento de bacterias y protozoarios, los cuales a su vez sirven como alimento para otros organismos mayores, incluyendo los peces.

La estrategia de alimentación incrementando la productividad acuática a través de la fertilización, también es típico de sistemas extensivos y semiintensivos de cultivo de peces.

#### 4.2.3 Dietas suplementarias

Cuando la densidad de los peces, así como las metas de producción, son tales que la productividad del cuerpo de agua por si solo o aun con fertilización, no es suficiente para sostener en forma adecuada el crecimiento de los animales, entonces se hace necesario el suministro de una dieta suplementaria exógena, la cual es ofrecida en forma directa como un recurso suplementario de nutrientes para los animales en crecimiento; en este sistema, los requerimientos dietéticos de los organismos en cultivo son satisfechos por una combinación de alimento natural y alimento suplementario. La ventaja de combinar dietas suplementarias con fertilización, es que permite el uso de mayores densidades de siembra de peces, favorece un rápido crecimiento y en consecuencia, resulta en rendimientos más altos.

Los alimentos suplementarios normalmente consisten de subproductos animales o vegetales de bajo costo. Estos pueden ser suministrados solos, frescos o no procesados o en combinaciones con otros materiales alimenticios, en la forma de mezclas o manufacturados como gránulos o pellets.

Esta estrategia de alimentación es típica de un sistema de producción semiintensivo. Desde luego que los beneficios dependerán de la composición y forma física del alimento empleado, de la densidad de siembra de los organismos cultivados y de la productividad natural del estanque.

#### 4.2.4 Dietas completas

En contraste con las estrategias anteriores, en donde las especies cultivadas derivan todo o substancialmente gran parte de sus requerimientos nutricionales del alimento natural que se encuentra disponible en los estanques, la alimentación con dietas completas implica la provisión externa de un alimento de alta calidad, nutricionalmente completo y con un perfil de nutrientes predeterminado. Estas dietas se suministran secas, pelletizadas o extrudizadas y consisten de una combinación de diferentes alimentos cuyo contenido de nutrientes totales se acerca mucho a los requerimientos o exigencias nutricionales conocidas para la especie en cultivo, bajo condiciones de máximo crecimiento (Tacon, 1988).

La estrategia de alimentación con dietas prácticas o completas es utilizada en sistemas de cultivo intensivos, a altas densidades de siembra, en condiciones de agua clara, en tanques de cemento o canales de corriente rápida y en jaulas flotantes dentro de cuerpos de agua abiertos; se asume que la productividad natural del estanque o cuerpo de agua utilizado no proporciona ninguna clase de beneficio a este tipo de cultivo.

El éxito de la estrategia de alimentación con dietas completas es un equilibrio de los siguientes factores:

- ◆ Las características nutricionales de la dieta formulada (selección de ingredientes, nivel de nutrientes, digestibilidad, etc.).
- ◆ Los procesos de manufactura usados para producir las raciones y las características físicas de la dieta resultante (pelletizado en frío, a presión, al vapor; secado al aire, extrudizado, tamaño del grano, color, textura, estabilidad en el agua, etc.).
- ◆ El manejo y almacenamiento de las dietas manufacturadas antes de ser usadas en la granja (tiempo y condiciones de almacenaje en cuanto a temperatura, humedad, sol, ventilación).
- ◆ El método de alimentación empleado (suministro manual, mecanizado, frecuencia y tasa de alimentación).
- ◆ Calidad del agua del sistema de cultivo (temperatura, oxígeno disuelto, pH, turbidez, recambios).

### 4.3 FORMULACIÓN DE DIETAS COMPLETAS

El objetivo básico de la formulación de alimentos es encontrar una mezcla adecuada de ingredientes, de diferentes calidades nutricionales, capaz de ser procesada adecuadamente y que suministre todos los nutrientes exigidos para el crecimiento, reproducción y adecuada salud de los peces de una forma bien equilibrada (balanceada). La formulación de una dieta práctica es un compromiso entre lo que es ideal desde el punto de vista nutricional y lo que es práctico en términos económicos. Idealmente la formulación debe reflejar los requerimientos nutricionales del animal exactamente y sin exceso; sin embargo en la práctica, debido a que las exigencias de nutrientes así como

la digestibilidad de las materias primas no son suficientemente conocidas para las diferentes especies, a nivel de la industria tal concepto difícilmente puede ser cumplido en toda su extensión e por eso se trabaja para producir raciones de bajo costo, con "el mejor balanceamiento de nutrientes posible".

De cualquier manera, según Tacon (1988), los siguientes son algunos criterios o factores elementales que deben ser considerados en el proceso de formulación de raciones:

- ◆ **Comportamiento alimenticio y capacidad digestiva de las especies cultivadas.** Hábito alimenticio y dieta natural, rapidez y lugar (superficie, pelágico o fondo) con que consume el alimento, etc. Estos factores, junto con la unidad de producción propuesta (tanques de cemento, jaulas o estanques), definirán si se utiliza alimento flotante, de poca flotación o uno que vaya al fondo rápidamente y también determinará las propiedades físicas del alimento a ser producido (tamaño, forma, textura, palatabilidad, y estabilidad en el agua).
- ◆ **Exigencias nutricionales de la especie en cuestión.** Existen tablas y trabajos científicos especificando las exigencias nutricionales para algunos peces en cuanto a PB, AAE, AGE, vitaminas, minerales y energía. Cuando tales exigencias no están bien definidas, se debe tomar como base las exigencias nutricionales de especies con hábitos alimenticios lo más parecidos a la de la especie en cuestión.
- ◆ **Fase de desarrollo.** Las postlarvas, alevinos, peces en crecimiento y reproductores, tienen exigencias nutricionales diferentes.
- ◆ **Disponibilidad de alimento natural y nivel de producción que se desea.** Estas informaciones indican la necesidad de formular raciones completas o suplementarias.
- ◆ **Tipo de procesamiento al cual será sometida la ración.** Algunos procesos de granulación de los concentrados, como la peletización o la extrudización, exigen una combinación adecuada de ingredientes para que la ración pueda ser procesada de forma satisfactoria, sin que haya excesivo desgaste de los equipos o compromiso de la estabilidad de los gránulos durante el transporte, almacenamiento y principalmente, en el agua (tiempo de estabilidad).
- ◆ **Conocimiento de los ingredientes y sus limitaciones de uso.** La necesidad de procesamiento (molido, secado, extrudización, etc.) o adición de conservantes (antioxidantes, antimicóticos) a los ingredientes antes de la fabricación de las raciones debe ser considerado, así mismo la existencia de factores antinutricionales y toxinas; también es necesario conocer las limitaciones en cuanto a niveles de AAE y palatabilidad de las materias primas. Ingredientes con elevados contenidos de fibra bruta o de grasas, pueden deteriorar el rendimiento y la calidad de los procesos de manufactura de las raciones.
- ◆ **Restricciones máximas y mínimas de los ingredientes utilizados.** En términos de disponibilidad de nivel de nutrientes es posible que existan interacciones de tipo dietético entre ingredientes (antagonismos) o también problemas de intolerancia dietética en los peces cultivados.
- ◆ **Costo y disponibilidad de las materias primas.** Como fue dicho antes, la obtención de una mezcla nutricionalmente adecuada de buena palatabilidad, de fácil procesamiento y de menor costo es el principal objetivo de la formulación de dietas. Por esta razón el precio y la disponibilidad de los ingredientes deben ser cuidadosamente evaluados. En la actualidad existen programas de computadora que auxilian en la formulación de raciones de costo mínimo y en la toma de decisiones sobre la adquisición o no, de una determinada materia prima.

#### 4.4 MANEJO DE LA ALIMENTACIÓN

De acuerdo con Kubitzka (1997) se deben tener diversos cuidados en lo relacionado con el manejo o alimentación propiamente dicha, ya que a partir de la compra de la ración la responsabilidad pasa a ser del piscicultor, quien debe definir las mejores estrategias de alimentación. Se recomienda prestar especial atención a los siguientes aspectos de manejo:

- ◆ **Evaluación inicial de la calidad de los concentrados.** Revisar fecha de fabricación y periodo de validez; los aspectos físicos de la ración en cuanto a compactación, granulometría (el molido debe ser suficiente para dejar partículas muy finas), uniformidad en el tamaño de los gránulos o pellets y diámetro de acuerdo con la información presentada en la etiqueta del producto sobre el tamaño del pez para el que está recomendado el alimento; las raciones extrudizadas deben mantener su integridad y flotabilidad por varias horas y las peletizadas, estabilidad en el agua de por lo menos 20 minutos. Otro aspecto es el precio de la ración en comparación con el de otras marcas que presenten composición similar. Se debe tener mucha cautela con las raciones de muy bajo precio.
- ◆ **Almacenamiento de los concentrados.** Se deben almacenar sobre estibas de madera, en sitios secos, ventilados, protegido contra la irradiación directa, altas temperaturas, acción de insectos y roedores. Se debe tener control de las fechas de recepción de las raciones para no almacenar alimento por más de tres meses, aunque lo ideal es consumirlos antes de 30 días. Entre más fresco el alimento, mejor su valor nutricional.
- ◆ **Ajuste periódico de la granulometría.** El tamaño de los gránulos debe ser ajustado en función de la especie y del tamaño de los peces; alimentos para postlarvas y alevinos, como regla general, deben tener un tamaño de gránulos ligeramente inferior a 20% de la abertura de boca. El ajuste de tamaño de las partículas en función del crecimiento debe ser hecho periódicamente.
- ◆ **Ajuste en los niveles y frecuencia de alimentación.** Varios factores determinan el nivel y la frecuencia de alimentación de los peces en cultivo: la especie de pez, el tamaño y la edad, la temperatura del agua, el oxígeno disuelto y otros parámetros de calidad del agua. De manera general, en condiciones adecuadas de temperatura y de calidad de agua, entre cuatro y seis veces al día es necesario alimentar, a una tasa entre el 15-20% del peso vivo (PV), en la fase de larvicultura; de dos a tres veces y a una tasa del 3-5% PV, en la fase de alevinaje y recría y, de una a dos veces en la fase engorde, a una tasa del 1% PV. Algunos peces como por ejemplo la cachama poco se benefician de más de una a dos comidas al día durante la fase de engorde, mientras que en el caso de las tilapias, estas responden muy bien hasta con tres comidas diarias. Cuando se usan raciones peletizadas el manejo alimentario debe ser cuidadoso para no exceder las cantidades suministradas o por el contrario, suministrar un poco menos de los que los peces necesitan. Una vez definido el nivel de alimentación, esta se debe ser ofrecida en las cantidades que correspondan a la biomasa de peces en el estanque, aumentando semanalmente entre 10 y 15% la cantidad de alimento. De todas maneras se deben hacer muestreos por lo menos cada 4-6 semanas para recalculer los valores de biomasa y ajustar los niveles de alimentación. Con las raciones extrudizadas es más sencillo controlar los niveles de alimentación. Alimentar los peces al máximo de su capacidad de consumo, aunque puede acelerar el crecimiento aumenta los riesgos de desperdicio de alimento; por otro lado niveles elevados de ingestión aceleran la velocidad de tránsito gastrointestinal, reduciendo la eficiencia digestiva y perjudicando la conversión alimentaria. Finalmente, los peces sobrealimentados tienden a depositar más grasa en la carcasa, desmejorando la calidad organoléptica de la misma.
- ◆ **Métodos de alimentación.** El suministro manual de alimento es muy eficiente en pequeñas granjas y es la forma más eficaz de promover la alimentación, pues facilita observar la voracidad y velocidad de consumo del alimento, lo cual da una idea del estado de bienestar de los peces. Cuando se usan raciones flotantes es más fácil ajustar la tasa de alimentación minimizando las pérdidas por no consumo. Cuando la granja es de gran porte es necesario utilizar sistemas de suministro mecanizados controlados manualmente, como tractores, camiones o boleadoras que dispersan grandes cantidades de alimento en muy poco tiempo. También se pueden utilizar alimentadores automáticos o dispensadores por demanda. Los primeros son controlados por mecanismos de reloj para distribuir alimento en horarios y cantidades cuidadosamente programadas. Como no hay un control sobre el comportamiento de consumo, existen riesgos de desperdicio de alimento en los casos de bajo consumo, poniendo en peligro la calidad del agua. Si el suministro es deficiente se producirá un bajo crecimiento y baja uniformidad en el tamaño de los peces. Los alimentadores por demanda son aquellos accionados por los propios peces cuando tienen apetito.
- ◆ **Horario y sitio para el suministro de alimento.** Es recomendable que los peces sean alimentados en horarios en los que la temperatura del agua sea aceptable y la concentración de oxígeno mayor al 50-60% del nivel de saturación; es necesario tener en cuenta que hay algunas especies que se alimentan mejor en horarios con baja luminosidad, al amanecer o al atardecer. El alimento debe ser distribuido en áreas de los estanques que faciliten

el acceso de los peces, libres de plantas acuáticas y con suficiente profundidad para permitir el libre movimiento de los animales durante la captura del alimento. Establecido un sitio y horario de alimentación, este debe ser mantenido de tal forma que los peces se acondicionen a una rutina de alimentación.

## BIBLIOGRAFÍA

- AKSNES, A.; T. HJERTNES y J. OPSTVEDT. 1996. Effect of dietary protein level on growth and carcass composition in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L). *Aquaculture*, 145: 225-233.
- ALAVA, V. R. y A. KANAZAWA. 1996. Effect of dietary fatty acids on growth of milkfish *Chanos chanos* fry in brackish water. *Aquaculture*, 144: 363-369.
- AOAC. 1984. Official methods for analysis of the Association of Official Analytical Chemists. Arlington, Virginia. 1108 p.
- ARAUJO-LIMA, C. y M. GOULDING. 1997. So fruit a fish: Ecology, conservation, and aquaculture of the Amazon's tambaqui. New York, Columbia University Press. 191 p.
- ARIAS, J. A. y W. VÁSQUEZ-TORRES. 1988. Ampliación del conocimiento biológico de *Colossoma* sp (Characidae), en ambientes naturales de la cuenca del río Meta (Colombia). Villavicencio, Universidad de los Llanos/Colciencias.
- BARDACH-LAGER, M. P. 1990. Ictiología. México. 489 p.
- BEAMISH, F. W. H. y T. E. MEDLAND. 1986. Protein sparing effects in large rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Aquaculture*, 55: 35-42.
- BRITZ, P. J. y T. HECHT. 1997. Effect of dietary protein and energy level on growth and body composition of South African abalone, *Haliotis midae*. *Aquaculture*. 156: 195-210.
- CAI, Y.; J. WERMERSKIRCHEN e I. R. ADELMAN. 1996. Ammonia excretion rate indicate dietary protein adequacy for fish. *The Progressive Fish-Culturist*. 58: 124-127.
- CHOU, B. S. y S.Y. SHIAU. 1996. Optimal dietary lipid level for growth of juvenile hybrid tilapia, *Oreochromis niloticus* X *O. aureus*. *Aquaculture*. 143: 185-195.
- ELANGOVA, A. y K. F. SHIM. 1997. Growth response of juvenile *Barbodes altus* fed isocaloric diets with variable protein levels. *Aquaculture*, 158: 321-329.
- ERFANULLAH y A. K. JAFRI. 1998. Growth rate, feed conversion, and body composition of *Catla catla*, *Labeo rohita* and *Cirrhinus mrigala* fry fed diets of various carbohydrate-to-lipid ratios. *Journal of the World Aquaculture Society* 29(1): 85-91.
- FAO. 1999. The state of world fisheries and aquaculture 1998. FAO, Roma, 136 p.
- FURUICHI, M. 1988. Carbohydrates. *Fish nutrition and mariculture*. T. Watanabe. Tokio; 44-55.
- GALLAGHER, M. L. 1997. Apparent digestibility coefficients for some carbohydrates in diets for hybrid striped bass *Morone saxatilis* x *M. chrysops*. *Journal World Aquaculture*, 28(4): 429-431.
- GARCÍA-GALLEGO, M., H.J. BAZOCO, H. AKHARBACH, M.D. SUÁREZ y A. SANZ. 1994. Utilization of different carbohydrates by the European eel (*Anguilla anguilla*). *Aquaculture*, 124: 99-108.
- GRISDALLE-HELLAND, B. y S. HELLAND. 1997. Replacement of protein by fat and carbohydrate in diets for Atlantic salmon (*Salmo salar*) at the end of the freshwater stage. *Aquaculture*, 152: 167-180.
- HANLEY, F. 1991. Effects of feeding supplementary diets containing varying levels of lipid on growth, food conversion, and body composition of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* (L.). *Aquaculture*, 93: 323-334.
- HEPHER, B. 1988. *Nutrition of pond fishes*. Cambridge, Great Britain, Cambridge University Press. 388 p.
- HEPHER, B. 1989. Principles of fish nutrition. In: *Fish culture in warm water systems: problems and trends*. M. Shilo and S. Sarig. Boca Raton, Florida, CRC Press, Inc.: 121-142.
- HIDALGO, M. C., E. UREA y A. SANZ. 1999. Comparative study of digestive enzymes in fish with different nutritional habits. Proteolytic and amylase activities. *Aquaculture*, 170: 267-283.
- JAUNCEY, K. 1982. The effects of varying dietary protein level on the growth, food conversion, protein utilization and body composition of juvenile tilapias (*Sarotherodon mossambicus*). *Aquaculture*, 27: 43-54.
- KANAZAWA, A. 1988. Essential fatty acid and lipid requirement of fish. *Nutrition and feeding in fish*. C. B. Cowey, a. M. Mackie and J. G. Bell. Londres, Academic Press Limited: 281-298.

- KIM, K. I. 1997. Re-evaluation of protein and amino acid requirements of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*. 151: 3-7.
- KING, R. H., C. J. RAYNER, M. KERR, H.K. GORFINE y P.E. MCSHANE. 1996. The composition and amino acid balance of abalone (*Haliotis rubra*) tissue. *Aquaculture*. 140: 109-113.
- KUBITZA, F. 1997. Nutrição e alimentação dos peixes. Piracicaba, SP, Universidade de São Paulo. 74 p.
- NATIONAL RESEARCH COUNCIL (NRC) 1993. Nutrients requirements of fish. National Academic Press, Washington. D. C., 114 p.
- NELSON, J. A., D. A. WUBAH, M.E. WHITMER, M.A. JOHNSON y D. J. STEWART. 1999. Wood-eating catfishes of the genus *Panaque*: gut microflora and cellulolytic enzyme activities. *Journal of Fish Biology*. 54: 1069-1082.
- PEREIRA-FILHO, M., N. CASTAGNOLLI, A. STORTI-FILHO y M. I. OLIVEIRA-PEREIRA. 1995. Efeito de diferentes níveis de proteína e de fibra bruta na alimentação de juvenis de matrinxã, *Brycon cephalus*. *Acta Amazônica*. 25(1/2): 137-144.
- RUCHIMAT, T., T. MASUMOTO, H. HOSOKAWA, Y. ITOH, y S. SHIMENO. 1997. Quantitative lysine requirement of yellowtail (*Seriola quinqueradiata*). *Aquaculture* 158: 331-339.
- SAMANTARAY, K. y S. S. MOHANTY. 1997. Interactions of dietary levels of protein and eneGrgy on fingerling snakehead, *Chana striata*. *Aquaculture*. 156: 241-249.
- SHIAU, S. Y. 1997. Utilization of carbohydrates in warmwater fish - with particular reference to tilapia, *Oreochromis niloticus* X *O. aureus*. *Aquaculture*. 151: 79-96.
- SHIAU, S.Y. y C.W. LAN. 1996. Optimum dietary protein level and protein to energy ratio for growth of grouper (*Epinephelus malabaricus*). *Aquaculture*. 145: 259-266.
- SHIMENO, S.; T. SHIKATA; H. HOSOKAWA; T. MASUMOTO y D. KHAYALI. 1997. Metabolic response to feeding rates in common carpa, *Cyprinus carpio*. *Aquaculture*. 151: 371-377.
- STEFFENS, W. 1987. Principios fundamentales de las alimentación de los peces. Zaragoza, España, Acribia, S. A. 275 p.
- TACON, A. G. J. 1987. The nutrition and feeding of farmed fish and shrimp. A training manual. 1. The essential nutrients. Brasília, Brasil, FAO. 117 p.
- TACON, A. G. J. 1988. The nutrition and feeding of farmed fish and shrimp. A training manual. 3, Feeding methods. Brasília, Brasil, FAO. 208 p.
- TWIBELL, R. G. y P. B. BROWN. 1998. Optimal dietary protein concentration for hybrid tilapia *Oreochromis niloticus* X *O. aureus* fed all-plant diets. *Journal of the World Aquaculture Society* 29(1): 9-16.
- VÁSQUEZ-TORRES, W.; M. PEREIRA-FILHO; J. A. ARIAS-C. y S.C. PARDO-CARRASCO. 1999. Determinación de requerimientos nutricionales para cachama blanca *Piaractus brachyomus*. 3. Niveles de proteína en dietas para juveniles. II Congreso Sur Americano de Acuicultura, II Congreso WAS /LAC, ACUICULTURA VENEZUELA'99, Puerto la Cruz, Venezuela.
- VÁSQUEZ-TORRES, W. 2001. Determinação das exigências de proteína, gordura e carboidratos em dietas para crescimento de juvenis de pirapitinga, *Piaractus brachyomus* (CUVIER 1818). Tese de Doutorado. Programa de Pós-graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais, Programa de Biologia de Água Doce e Pesca Interior. Convenio UA/INPA, Manaus, Brasil, 76 p.
- WATANABE, T., Ed. 1988. Fish Nutrition and Mariculture. Tokio, Japon, JICA. 233 p.
- WILSON, R. P. 1994. Utilization of dietary carbohydrate by fish. *Aquaculture*. 124: 67-80.
- XIE, S.; Y. CUI; Y. YANG y J. LIU. 1997. Energy budget of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in relation to ration size. *Aquaculture*. 154: 57-68.
- YOSSA, M. I. y C. A. R. M. ARAUJO-LIMA. 1998. Detrivory in two amazonian fish species. *Journal Fish Biology*. 52: 1141-1153.