

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GENÉTICA E EVOLUÇÃO

Rodrigo Yamakami Camilo

Efeitos de carboidratos no desempenho, na digestão e no metabolismo de matrinxã (*Brycon amazonicus*) e híbridos de pintado (*Pseudoplatystoma corruscans* x *Pseudoplatystoma fasciatum*) em um período curto de alimentação.

São Carlos – SP  
2012

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GENÉTICA E EVOLUÇÃO

Rodrigo Yamakami Camilo

Efeitos de carboidratos no desempenho, na digestão e no metabolismo de matrinxã (*Brycon amazonicus*) e híbridos de pintado (*Pseudoplatystoma corruscans* x *Pseudoplatystoma fasciatum*) em um período curto de alimentação.

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Evolução do Centro de Ciências Biológicas e da Saúde da Universidade Federal de São Carlos, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências, área de concentração: Genética e Evolução. (campo de pesquisa: bioquímica).

**Orientador:** Prof. Dr. Gilberto Moraes

**Ficha catalográfica elaborada pelo DePT da  
Biblioteca Comunitária/UFSCar**

C183ec

Camilo, Rodrigo Yamakami.

Efeitos de carboidratos no desempenho, na digestão e no metabolismo de matrinxã (*Brycon amazonicus*) e híbridos de pintado (*Pseudoplatystoma corruscans* x *Pseudoplatystoma fasciatum*) em um período curto de alimentação / Rodrigo Yamakami Camilo. -- São Carlos : UFSCar, 2012.

84 f.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal de São Carlos, 2012.

1. Enzimas. 2. Enzimas digestivas. 3. Peixe. 4. Metabolismo. 5. Carboidratos. I. Título.

CDD: 574.1925 (20<sup>a</sup>)

**“Efeitos de carboidratos no desempenho, na digestão e no metabolismo de matrinxã (*Brycon amazonicus*) e híbridos de pintado (*Pseudoplatystoma corruscans* x *Pseudoplatystoma fasciatum*) em um período curto de alimentação”**

Tese de Doutorado de  
**RODRIGO YAMAKAMI CAMILO**

**Banca Examinadora:**

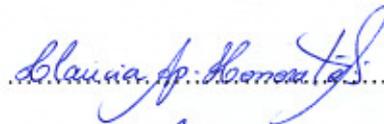
Prof. Dr. Gilberto Moraes



Profa. Dra. Ive Marchioni Avilez



Profa. Dra. Cláucia Aparecida Honorato da Silva



Prof. Dr. José Fernando Bibiano Melo



Dra. Luciana Cristina de Almeida



"Há pessoas que lutam um dia e são boas,  
há outras que lutam um ano e são melhores,  
há aquelas que lutam muitos anos e são muito boas,  
mas há pessoas que lutam a vida toda,  
estas são imprescindíveis."

***Bertold Brecht***

Dedico esta tese às pessoas que moram em meu coração: meu pai, João, minha mãe Cleusa, meus irmãos, Daniel e Luciana e minha Vida, Alessandra.

## AGRADECIMENTOS

O resultado deste trabalho só foi possível graças ao esforço, ao trabalho e ao apoio de pessoas sérias e competentes que não podem, de forma alguma, ficar ocultos, por isso agradeço:

Ao meu estimado orientador, Prof. Dr. Gilberto Moraes, por toda amizade e compreensão durante todos estes anos, pelo bom exemplo profissional e pessoal que o senhor nós dá e pelas horas doadas para realização deste trabalho.

Aos meus amigos de Laboratório (Ive, Luciana, Gustavo, Fernando, Cortela, Fernanda, Lívia, Araceli e Josi) por estarem sempre dispostos a ajudar, ensinar, criticar e a me escutar durante as horas de trabalho. Também por tornarem o ambiente de trabalho mais alegre.

À Pri e à Fran por terem feito comentários muito importantes a respeito deste texto.

Ao Japinha pela imensa contribuição, principalmente, na confecção das dietas.

Ao seu Toninho por todo o seu trabalho realizado no laboratório.

Aos meus amigos de graduação (Mariana, Tanajura, Cassiana, Karina, Gustavo (Cabeça), Nando e Tati), aos amigos de São Carlos (Raquel, Fabrício, Kazu, Jú, Lú e Fábio), aos meus amigos de Ribeirão Preto (Ferezim, Mariana, Bueno, Mariana Ferezim, Gustavo, Mirele, Pancho, Dauane, Flávio, Hérica, Joãozinho, Henry, Cris, Mauro, Lúcia, Marisa, Wagner, Calcini, Lemão, Dani, Tião, Thiaguinho, Du e Aninha), aos meus primos (Leo, Verê, Xande, Lú, André, Amanda, Fábio, Andresa, Alexandra e Marcelo), ao Fernando e Elisandra pelo companheirismo e por todas as horas agradáveis que me proporcionaram durante todos esses anos.

Aos amigos do Cursinho da UFSCar pela companhia e pela possibilidade de aprendizado que tenho.

À pelo seu bom trabalho desempenhado na secretaria de Pós-Graduação.

À Corn do Brasil pela doação dos carboidratos.

À piscicultura Politini pela doação dos matrinxã.

À piscicultura Mar e Terra pela doação dos híbridos de pintado.

Ao Departamento de Genética e Evolução e ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Evolução pelo suporte.

À CAPES pelo financiamento.

## RESUMO

A alimentação é o fator mais importante praticado por criadores de peixes e as dietas devem fornecer as necessidades nutricionais para aumentar a biomassa de peixes, por isso o aumento na produção piscícola exige pesquisa contínua na formulação de dietas e na busca de melhorias tecnológicas na confecção das dietas. Visando a melhoria das dietas, foi realizado um estudo para determinar a capacidade de matrinxã (*Brycon amazonicus*) e de híbrido pintado (*Pseudoplatistoma corruscans* X *Pseudoplatystoma fasciatum*) em utilizar diferentes tipos de carboidratos em suas dietas. Juvenis de matrinxã foram alimentados até a saciedade aparente com uma das cinco dietas isoproteicas (30% de proteína bruta) e isolipídica (lípidos em bruto 10%) que continham: 40% de glicose, maltose 40%, dextrina 40%, 40% pré-gelatinizados ou 40% de amido cru por 27 dias. Ganho de peso, conversão alimentar, consumo de ração, enzimas digestivas (amilase, maltase, proteases inespecíficas, tripsina, quimotripsina, lipase inespecífica e fosfatase alcalina), metabólitos (glicose, lactato, piruvato, proteína, amônia, triglicerídeos, aminoácidos e glicogênio) foram medidos. O mesmo foi feito com os juvenis de híbridos de pintado, mas a dieta continha 40% de proteína bruta, de 10% lipídios e 30% de um dos cinco tipos carboidratos. As atividades das carboidratases de matrinxã foram superiores aos de pintado. Em ambas as espécies, a dieta que continha glicose como fonte de carboidrato tiveram os piores valores de ganho de peso, de conversão alimentar, de consumo de alimentos e das atividades das enzimas digestivas ( $P < 0,05$ ) entre todos os grupos. Estes resultados foram seguidos pelos peixes alimentados com dieta que continha maltose. O ganho em peso e conversão alimentar de matrinxã alimentados com dietas contendo amido pré-gelatinizado ou amido cru e de híbrido pintado alimentados com dieta contendo pré-gelatinizado foram superiores aos dos peixes alimentados com a outros carboidratos. No trato intestinal de ambas as espécies, a atividade de amilase foi maior nos grupos alimentados com dietas com amido cru. Em matrinxã, as atividades de outras enzimas digestivas não apresentaram alterações significativas. Em pintado a maior atividade maltase foi observada em peixes alimentados com amido pré-gelatinizado. As alterações plasmáticas, de do músculo e do fígado concentração intermediários metabólicos torna evidente que o matrinxã e os híbridos de pintado foram capazes de adaptar o seu metabolismo intermediário para preservar as funções vitais perante as mudanças na dieta.

**Palavras-chave: Nutrição de peixe. Carboidratos. Matrinxã. Híbridos de pintado. Crescimento. Digestão. Metabolismo.**

## **ABSTRACT**

Improvements in fish farming production require continuous research in nutrient formulation and diet technology. Feeding is the most important handling daily practiced by fish farmers and diets must supply the nutritional requirements to increase fish biomass. Aimed at improving the diets, a study was conducted to determine the ability of matrinxã (*Brycon amazonicus*) and of hybrid pintado (*Pseudoplatistoma corruscans* X *Pseudoplatystoma fasciatum*) to utilize different sources of carbohydrate in their diets. Triplicate groups of juveniles matrinxã were fed visual satiety one of five diets isonitrogenous (30% crude protein) and isolipidic (10% crude lipids) containing: 40% glucose, 40% maltose, 40% dextrin, 40% pregelatinized or 40% raw starch for 27 days. Weight gain, feed conversion ratio, feed consumption, digestive enzymes (amylase, maltase, unspecific proteases, trypsin, chymotrypsin, unspecific lipase and alkaline phosphatase), metabolites (glucose, lactate, pyruvate, ammonia, protein, fat acids, triglycerides, amino acids and glycogen) were measured. The same was done with juvenile hybrid, but the diet containing 30% crude protein, 10% crude lipids and 30% one of five carbohydrates. The matrinxã amylase and maltase activities were higher than those of pintado. In both species, fish fed diet containing glucose had the worst weight gain, feed conversion ratio and feed consumption, digestive enzymes ( $P < 0.05$ ) among all groups. These results were followed by fish fed with diet containing maltose. Weight gain and feed conversion of matrinxã fed with diets containing pregelatinized starch or raw starch and of hybrid pintado fed with diet containing pregelatinized were higher than those of fish fed with the other carbohydrates. In intestinal of both species, amylase activity was higher in group fed with raw starch diets. In matrinxã, the activities of other digestive enzymes showed no significant changes. In pintado the highest maltase activity was observed in fish fed with pregelatinized. The alterations in plasmatic, muscular and hepatic metabolic intermediaries' concentration become evident that the matrinxã and hybrid pintado were able to adapt its intermediary metabolism to the changes on the feeding condition to preserve vital functions.

**Keywords: Fish nutrition. Carbohydrates. Matrinxã. Hybrid pintado. Growth. Digestion. Metabolism.**

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1) Representação das estruturas químicas do gliceraldeído e da diidroxicetona, respectivamente uma aldose (poliidroxialdeído) e uma cetose (poliidroxicetona) (MOTTA, 2006)..... 5
- Figura 2) Representação da molécula de maltose (LEHNINGER;NELSON;COX, 2005). ..... 6
- Figura 3) Representação da cadeia de amilose (A) e amilopectina (B) (FRANCISCO JUNIOR, 2008) ..... 7
- Figura 4) Atividades enzimáticas relativas de protease inespecífica, amilase, maltase, lipase e fosfatase alcalina de matrinxã nas diferentes porções do trato digestório expressas em porcentagem. As atividades relativas foram calculadas utilizando-se:  $AR = \frac{Zz}{Z} \times 100$ , na qual Z é a soma das medias de todos os tratamentos em uma secção do trato digestório e z é a soma das médias de todos os tratamentos de todas as secções do trato digestório. .... 34
- Figura 5) Atividade enzimática amilohidrolítica de cecos pilóricos, de intestino anterior e de intestino posterior de matrinxã alimentados com dietas contento diferentes tipos de carboidratos: GLI, MAL, DEX, PRÉ-GEL e AMIDO. Letras diferentes no mesmo grupo de tecido representam medias estatisticamente diferentes para  $p < 0,05$ . Os valores estão expressos como Média  $\pm$  E.P.M. (n=9).  $U = \mu\text{mol}/\text{minuto}$ . .... 35
- Figura 6) Atividade enzimática da maltase de cecos pilóricos, de intestino anterior e de intestino posterior de matrinxã alimentados com dietas contento diferentes tipos de carboidratos: GLI, MAL, DEX, PRÉ-GEL e AMIDO. Letras diferentes no mesmo grupo de tecido representam medias estatisticamente diferentes para  $p < 0,05$ . Os valores estão expressos como Média  $\pm$  E.P.M. (n=9).  $U = \mu\text{mol}/\text{minuto}$ . .... 35
- Figura 7) Atividade enzimática proteolítica inespecífica de estômago, de cecos pilóricos, de intestino anterior e de intestino posterior de matrinxã alimentados com dietas contento diferentes tipos de carboidratos: GLI, MAL, DEX, PRÉ-GEL e AMIDO. Letras diferentes no mesmo grupo de tecido representam medias estatisticamente diferentes para  $p < 0,05$ . Os valores estão expressos como Média  $\pm$  E.P.M. (n=9).  $U = \mu\text{mol}/\text{minuto}$ . .... 36
- Figura 8) Atividade enzimática da tripsina de cecos pilóricos matrinxã alimentados com dietas contento diferentes tipos de carboidratos: GLI, MAL, DEX, PRÉ-GEL e AMIDO. Letras diferentes no mesmo grupo de tecido representam medias estatisticamente diferentes para  $p < 0,05$ . Os valores estão expressos como Média  $\pm$  E.P.M. (n=9).  $U = \mu\text{mol}/\text{minuto}$ . .... 36
- Figura 9) Atividade enzimática da quimiotripsina de cecos pilóricos matrinxã alimentados com dietas contento diferentes tipos de carboidratos: GLI, MAL, DEX, PRÉ-GEL e AMIDO. Letras diferentes no mesmo grupo de tecido representam medias estatisticamente diferentes para  $p < 0,05$ . Os valores estão expressos como Média  $\pm$  E.P.M. (n=9).  $U = \mu\text{mol}/\text{minuto}$ . .... 37
- Figura 10) Razão das atividades de tripsina e de quimiotripsina de cecos pilóricos matrinxã alimentados com dietas contento diferentes tipos de carboidratos: GLI, MAL, DEX, PRÉ-GEL e AMIDO. Letras diferentes no mesmo grupo de tecido representam medias estatisticamente diferentes para  $p < 0,05$ . Os valores estão expressos como Média  $\pm$  E.P.M. (n=9). .... 37

- Figura 11) Atividade enzimática lipolítica inespecífica de cecos pilóricos, de intestino anterior e posterior de matrinxã alimentados com dietas contendo diferentes tipos de carboidratos: GLI, MAL, DEX, PRÉ-GEL e AMIDO. Letras diferentes no mesmo grupo de tecido representam medias estatisticamente diferentes para  $p < 0,05$ . Os valores estão expressos como Média  $\pm$  E.P.M. (n=9). U= $\mu$ mol/minuto..... 38
- Figura 12) Atividade enzimática fosfatase alcalina de cecos pilóricos, de intestino anterior e posterior de matrinxã em alimentados com dietas contendo diferentes tipos de carboidratos: GLI, MAL, DEX, PRÉ-GEL e AMIDO. Letras diferentes no mesmo grupo de tecido representam medias estatisticamente diferentes para  $p < 0,05$ . Os valores estão expressos como Média  $\pm$  E.P.M. (n=9). U= $\mu$ mol/minuto..... 38
- Figura 13) Atividades enzimáticas relativas de protease inespecífica, amilase, maltase, lipase e fosfatase alcalina de híbridos de pintado nas diferentes porções do trato digestório expressas em porcentagem. As atividades relativas foram calculadas utilizando-se:  $AR = Zz \times 100$ , na qual Z é a soma das medias de todos os tratamentos em uma secção do trato digestório e z é a soma das médias de todos os tratamentos de todas as secções do trato digestório..... 44
- Figura 14) Atividade enzimática amilohidrolítica de intestino anterior, intestino médio e de intestino posterior de híbridos de pintado alimentados com dietas contendo diferentes tipos de carboidratos: GLI, MAL, DEX, PRÉ-GEL e AMIDO. Letras diferentes no mesmo grupo de tecido representam medias estatisticamente diferentes para  $p < 0,05$ . Os valores estão expressos como Média  $\pm$  E.P.M. (n=9). U= $\mu$ mol/minuto. .... 44
- Figura 15) Atividade enzimática da maltose de intestino anterior, intestino médio e de intestino posterior de híbridos de pintado alimentados com dietas contendo diferentes tipos de carboidratos: GLI, MAL, DEX, PRÉ-GEL e AMIDO. Letras diferentes no mesmo grupo de tecido representam medias estatisticamente diferentes para  $p < 0,05$ . Os valores estão expressos como Média  $\pm$  E.P.M. (n=9). U= $\mu$ mol/minuto. .... 45
- Figura 16) Atividade enzimática proteolítica inespecífica de estômago, de intestino anterior, intestino médio e de intestino posterior de híbridos de pintado alimentados com dietas contendo diferentes tipos de carboidratos: GLI, MAL, DEX, PRÉ-GEL e AMIDO. Letras diferentes no mesmo grupo de tecido representam medias estatisticamente diferentes para  $p < 0,05$ . Os valores estão expressos como Média  $\pm$  E.P.M. (n=9). U= $\mu$ mol/minuto. .... 45
- Figura 17) Atividade enzimática da tripsina de intestino anterior e médio de híbrido de pintado alimentados com dietas contendo diferentes tipos de carboidratos: GLI, MAL, DEX, PRÉ-GEL e AMIDO. Letras diferentes no mesmo grupo de tecido representam medias estatisticamente diferentes para  $p < 0,05$ . Os valores estão expressos como Média  $\pm$  E.P.M. (n=9). U= $\mu$ mol/minuto. .... 46
- Figura 18) Atividade enzimática da quimiotripsina de intestino anterior e médio de híbrido de pintado alimentados com dietas contendo diferentes tipos de carboidratos: GLI, MAL, DEX, PRÉ-GEL e AMIDO. Letras diferentes no mesmo grupo de tecido representam medias estatisticamente diferentes para  $p < 0,05$ . Os valores estão expressos como Média  $\pm$  E.P.M. (n=9). U= $\mu$ mol/minuto. .... 46
- Figura 19) Razão das atividades de tripsina e de quimiotripsina de intestino anterior e intestino médio de híbridos de pintado alimentados com dietas contendo diferentes

tipos de carboidratos: GLI, MAL, DEX, PRÉ-GEL e AMIDO. Letras diferentes no mesmo grupo de tecido representam medias estatisticamente diferentes para  $p < 0,05$ . Os valores estão expressos como Média  $\pm$  E.P.M. (n=9). ..... 47

Figura 20) Atividade enzimática lipolítica inespecífica de intestino anterior, de médio e de posterior de híbridos de pintado alimentados com dietas contendo diferentes tipos de carboidratos: GLI, MAL, DEX, PRÉ-GEL e AMIDO. Letras diferentes no mesmo grupo de tecido representam medias estatisticamente diferentes para  $p < 0,05$ . Os valores estão expressos como Média  $\pm$  E.P.M. (n=9). U= $\mu$ mol/minuto..... 47

Figura 21) Atividade enzimática fosfatase alcalina de intestino anterior, de médio e de posterior de híbridos de pintado alimentados com dietas contendo diferentes tipos de carboidratos: GLI, MAL, DEX, PRÉ-GEL e AMIDO. Letras diferentes no mesmo grupo de tecido representam medias estatisticamente diferentes para  $p < 0,05$ . Os valores estão expressos como Média  $\pm$  E.P.M. (n=9). U= $\mu$ mol/minuto..... 48

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Composição bromatológica das dietas experimentais de <i>Brycon amazonicus</i> .....	24
Tabela 2. Composição bromatológica das dietas experimentais de <i>Pseudoplatistoma corruscan</i> X <i>Pseudoplatistoma fasciatum</i> .....	25
Tabela 3. Desempenho produtivo de matrinxã ( <i>Brycon amazonicus</i> ).....	33
Tabela 4. Concentração de metabólitos em fígado, plasma e músculo branco de <i>Brycon amazonicus</i> alimentados com dietas contendo diferentes tipos de carboidratos: .....	41
Tabela 5. Desempenho produtivo de híbridos de <i>Pseudoplatistoma corruscans</i> X <i>Pseudoplatystoma fasciatum</i> alimentados com dietas contendo diferentes tipos de carboidratos .....	42
Tabela 6. Concentração de metabólitos em fígado, plasma e músculo branco de híbridos de <i>Pseudoplatistoma corruscans</i> X <i>Pseudoplatystoma fasciatu</i> alimentados com dietas contendo diferentes tipos de carboidratos.....	50
Tabela 7. Atividades específicas das enzimas digestivas nas porções do trato gastrintestinal de <i>Brycon amazonicus</i> .....	83
Tabela 8. Atividades específicas das enzimas digestivas nas porções do trato gastrintestinal de <i>Pseudoplatystoma corruscans</i> X <i>Pseudoplatystoma fasciatum</i> .....	84

## SUMÁRIO

<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	<b>1</b>
<b>1.1. Considerações gerais</b> .....	<b>1</b>
<b>1.2. Nutrição de peixes</b> .....	<b>2</b>
1.1.1. Nutrientes.....	3
a) Proteína.....	3
b) Carboidratos.....	5
<b>1.3. Hábito alimentar</b> .....	<b>10</b>
<b>1.4. Processo digestivo</b> .....	<b>11</b>
<b>1.5. Absorção</b> .....	<b>15</b>
<b>1.6. Metabolismo</b> .....	<b>17</b>
<b>1.7. As espécies</b> .....	<b>20</b>
<b>2. OBJETIVOS</b> .....	<b>22</b>
<b>3. MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	<b>22</b>
<b>3.1. Dietas experimentais</b> .....	<b>22</b>
<b>3.2. Desenho experimental</b> .....	<b>23</b>
<b>3.3. Condições Ambientais</b> .....	<b>26</b>
<b>3.4. Variáveis de desempenho</b> .....	<b>26</b>
<b>3.5. Determinações enzimáticas</b> .....	<b>26</b>
3.5.1. Preparação dos homogeneizados celulares.....	26
3.5.2. Ensaio enzimáticos.....	26
a) Amilase.....	26
b) Maltase.....	27
c) Protease inespecífica.....	27
e) Quimiotripsina.....	28
f) Lipase inespecífica.....	28
g) Fosfatase alcalina (FALC).....	29
h) Determinação de proteína total.....	29
<b>3.6. Intermediários metabólicos</b> .....	<b>29</b>
3.6.1. Preparação dos extratos ácidos.....	29
3.6.2. Preparação dos extratos neutros.....	30
3.6.3. Determinação dos intermediários metabólicos.....	30
a) Glicogênio.....	30
b) Glicose.....	30
c) Lactato.....	31
d) Piruvato.....	31
e) Proteínas totais.....	31
f) Aminoácidos livres.....	32
g) Amônia.....	32
h) Triglicerídeos.....	32
<b>3.7. Análises estatísticas</b> .....	<b>32</b>
<b>4. RESULTADOS</b> .....	<b>33</b>
<b>4.1. Matrinxã</b> .....	<b>33</b>
4.1.1. Desempenho produtivo.....	33
4.1.2. Enzimas digestivas.....	33
4.1.3. Metabolismo intermediário.....	39

a) Perfil metabólico hepático .....	39
b) Perfil metabólico plasmático .....	39
c) Perfil metabólico da musculatura branca .....	40
<b>4.2. Híbridos de pintado .....</b>	<b>42</b>
4.2.1. <i>Desempenho produtivo</i> .....	42
4.2.2. <i>Enzimas digestivas</i> .....	43
4.2.3. <i>Metabolismo intermediário</i> .....	48
a) Perfil metabólico plasmático.....	48
b) Perfil metabólico da musculatura branca.....	48
c) Perfil metabólico hepático .....	49
<b>5. DISCUSSÃO .....</b>	<b>51</b>
<b>5.1. Desempenho produtivo</b> .....	<b>51</b>
<b>5.2. Enzimas do trato digestório</b> .....	<b>53</b>
5.2.1 <i>Carboidratases</i> .....	53
5.2.2 <i>Proteases</i> .....	56
5.2.3 <i>Lipases</i> .....	58
5.2.4 <i>Fosfatase alcalina</i> .....	59
<b>5.3. Metabolismo intermediário</b> .....	<b>60</b>
<b>6. CONCLUSÕES</b> .....	<b>64</b>
<b>7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	<b>65</b>
<b>8. ANEXOS</b> .....	<b>83</b>

## 1. INTRODUÇÃO

### *1.1. Considerações gerais*

O termo aquicultura diz respeito ao conjunto de atividades relacionadas à criação de organismos que vivem parte ou a totalidade de suas vidas no ambiente aquático, tais como peixes, moluscos, anfíbios, répteis, crustáceos e algas (SILVA, 2005). No entanto, para que o organismo seja considerado de origem aquícola é necessário que durante o seu processo de criação ou cultivo haja algum tipo de intervenção humana, tais como adubação, alimentação artificial, controle populacional, proteção contra predadores, aeração artificial, que visem o aumento da produção (FAO, 1987).

De acordo com tipo de organismo cultivado, a aquicultura pode ser classificada, em piscicultura, maricultura, ranicultura, carcinicultura, algicultura, dentre outras. A criação de peixes e de outros animais aquáticos é uma prática antiga que se acredita datar de pelo menos 4.000 anos porquanto há referências de criatórios na China pré-feudal. No entanto, apesar das suas origens antigas, a aquicultura permaneceu, por muito tempo, como um meio de subsistência e com baixa frequência de exploração em relação às outras atividades agrícolas, até meados do século XX. A partir deste período, iniciou-se a exploração comercial de novas espécies, tais com salmão, truta e tilápia o que ocorreu devido ao desenvolvimento e implantação de técnicas adequadas de manejo (MARTINS;HIPOLIOTO;CATROXO, 2011).

Dentre os ramos da aquicultura, aquele que mais se destaca no cenário internacional atual é a piscicultura, visto que, além desta prática proporcionar a preservação dos estoques naturais, a produção de peixes parece ser melhor controlada por meio do cultivo de peixes sob condições de manejo, obtendo-se dessa forma maiores rendimentos. Assim sendo, atualmente, dado o crescimento da demanda mundial por alimentos de origem aquática devido à preferência por alimentos mais saudáveis e ao aumento da população (DE ALMEIDA, 2010), bem como de pesquisas e a abertura de linhas de crédito, o cultivo de peixes pode ser considerado como um investimento viável e lucrativo.

Segundo relatório produzido pela Food and Agriculture Organization - FAO (2010), a produção mundial da pesca e da piscicultura é atualmente a maior registrada e segue sendo muito importante para a segurança da alimentação mundial, já que proporciona quase 16% do total da proteína animal consumida. Neste mesmo relatório, consta que a criação de peixes em cativeiro apresentou um crescimento três vezes superior à da taxa mundial de produção de carne de aves e bovinos desde meados do século XX. Atualmente, é responsável

pela produção de 46% dos 115 milhões de toneladas de peixes consumidos pelos seres humanos.

Em relação à produção de peixes em cativeiro, a situação brasileira mostra-se de acordo com o cenário mundial. A produção total da aquicultura no Brasil foi de 365.367 t em 2008, e de 415.649 t em 2009, representando um incremento de 13,8% no período. A piscicultura apresentou um crescimento de 19,6% comparando 2008 e 2009, quando passou de 282.008 t para 337.353 t (BRASIL, 2010). No entanto, apesar deste crescimento, da grande variedade de espécies que podem ser cultivadas e das boas condições climáticas, atualmente o Brasil tem a necessidade de importar, principalmente pescado, para suprir a demanda interna crescente visto que o consumo individual anual passou 7,58 kg em 1996 para 9,03 kg/ano em 2009. Isso se deve principalmente à falta de informações sobre as espécies nativas (PRIETO et al., 2006), visto que grande parte das técnicas usadas na piscicultura nacional devem-se a adaptações empíricas de estudos aplicados a outras espécies, em especial o salmão (*Salmo salar*), e a truta (*Onchorinchus mykiss*) (HACHBARTH, 2004). Assim sendo, para que essa atividade possa atingir toda a sua potencialidade, além dos estudos relacionados ao melhoramento das técnicas de reprodução, ao manejo e aos fatores físico-químicos que interferem na sobrevivência dos peixes nativos criados em cativeiro, o conhecimento relativo às necessidades nutricionais e ao comportamento alimentar das espécies tem um papel fundamental no desenvolvimento da piscicultura nacional.

### *1.2. Nutrição de peixes*

O conhecimento relativo às necessidades nutricionais e ao comportamento alimentar das espécies tem um papel fundamental no desenvolvimento da piscicultura, já que as dietas utilizadas na produção dos peixes devem suprir adequadamente as necessidades nutricionais dos animais para que haja um ganho satisfatório de biomassa. A alimentação é um dos componentes mais relevantes nos custos de produção de peixes (KUBITZA, 1997; SCORVO FILHO; MARTIN; AYROZA, 1998), pois pode corresponder de 40 a 80% dos custos da produção (THOMPSON et al., 2008; RAWLES et al., 2010). Além disso, boas práticas de araçãoamento e dietas bem balanceadas contribuem para a manutenção da qualidade da água de cultivo e dos efluentes de piscicultura (AZZAYDI et al., 2000; HENRY-SILVA; CAMARGO; PEZZATO, 2006). Desta forma, para que haja um aumento sustentável na produção piscícola são necessárias pesquisas contínuas na formulação de dietas eficientes e com menores custos de produção.

Apesar das diferenças entre os hábitos alimentares das várias espécies de peixes cultivados dificultarem a elaboração de dietas específicas, que atendam as exigências nutricionais nas diferentes fases de cultivo de cada espécie (ABIMORAD, 2004), o alimento utilizado deve proporcionar aos animais o acesso a todos os nutrientes necessários ao crescimento, engorda e reprodução, já que devido ao confinamento, o alimento natural se torna escasso (ROTTA, 2003). Assim, os alimentos fornecidos aos peixes devem ser de fácil captura e devem ser digeridos até moléculas que possam ser absorvidas pela mucosa intestinal dos animais.

Os peixes, assim como os animais terrestres, necessitam de proteínas, carboidratos, lipídeos, vitaminas e minerais em proporções adequadas para que apresentem boa taxa de crescimento, de reprodução e desempenhem de forma satisfatória outras funções fisiológicas (TACON, 1989; DE ALMEIDA, 2006). Dentre os nutrientes, os carboidratos, os lipídios e as proteínas podem ser usados como fonte de energia pelos peixes. Entretanto, esses compostos são utilizados de maneiras distintas dependendo do hábito alimentar das espécies e não proporcionam as mesmas taxas de crescimento (JOBILING, 1995). Assim, além de ser necessário um balanço adequado entre nutrientes energéticos e construtores (PHILLIPS, 1969), a supressão de qualquer nutriente requerido pelo peixe reduzirá a taxa de crescimento, aumentará a taxa de conversão alimentar e poderá, ainda, causar doenças e mortalidade (HEPHER, 1989).

Todavia, o valor nutricional de uma dieta não está baseado somente em sua composição química e na qualidade de seus componentes, mas também na quantidade dos nutrientes que serão absorvidos. Nos peixes, taxas, excessivamente, altas de energia/nutriente podem ainda acarretar a deposição de grandes quantidades de gordura corporal, causando a redução na qualidade da carne (LOVELL, 1988; N.R.C, 1993). Portanto, o balanço entre proteína e energia é, obviamente, o ponto central para o máximo crescimento (CARTER;HOULIHAN, 2001) e a taxa proteína/energia deve ser determinada separadamente para cada espécie visando o desenvolvimento de uma dieta ótima (CRAIG;HELFRICH, 2002).

### *1.1.1. Nutrientes*

#### *a) Proteína*

Um dos principais objetivos dos estudos contemporâneos em aquicultura é a busca pela otimização da quantidade de proteína utilizada na confecção de uma dieta e a manutenção de uma alta taxa de crescimento (RUNGRUANGSAK-TORRISSEN et al.,

2009), já que ela é o nutriente que mais afeta o crescimento dos peixes e o custo da alimentação (VAN DEN THILLART;VAN RAAIJ, 1995; LEE;CHO;KIM, 2000; LEE;LEE, 2004). Além disso, a quantidade de proteína consumida pelos peixes afeta diretamente seu estado metabólico, já que altos níveis resultam em aumento das concentrações de aminoácidos livres circulantes, da excreção de amônia, da síntese proteica, da atividade das enzimas gliconeogênicas e na redução da atividade das enzimas glicolíticas (DE SILVA;ANDERSON, 1995) e também na taxa de deposição de lipídeos no corpo do animal (MEYER;FRACALOSSI, 2004; OPPEDAL et al., 2006)

Altos níveis de proteína dietética também estão associados a impactos ambientais negativos devido aos resíduos nitrogenados potenciais que podem resultar em eutrofização da água (ENES et al., 2006). Várias pesquisas que podem trazer benefícios econômicos e ambientais estão sendo realizadas com o objetivo de diminuir o uso de proteínas como fonte calórica, por meio da substituição parcial deste nutriente da dieta por carboidratos e/ou lipídios (BONAMUSA et al., 1992; METON et al., 1999; PERES;OLÍVIA-TELES, 1999; VENOUE et al., 2003; FERNÁNDEZ et al., 2007). A capacidade dos peixes de usar esses nutrientes permite poupar proteínas como fonte energética, deslocando-as para o aumento da biomassa (HONORATO et al., 2010).

Outro fator que interfere na utilização da proteína presente no alimento como fonte de aminoácidos para o crescimento é sua qualidade. A qualidade da proteína é baseada na proporção de aminoácidos essenciais e não-essenciais presentes na fonte proteica. Uma proteína que possua uma composição de aminoácidos bastante semelhante às necessidades de aminoácidos da espécie cultivada, é descrita como sendo de alto valor nutritivo (CAMILO, 2007). Devido a este fator, as proteínas presentes na farinha de peixe apresentam valores nutricionais mais elevados que as proteínas presentes nos vegetais (DE ALMEIDA, 2010). Portanto, como a farinha de peixe é utilizada na maior parte das formulações de dietas, há uma grande demanda, o que resulta em custo crescente e oferta decrescente. Estes fatos contribuem para os preços mais altos de alimentos para peixes.

Em geral, independentemente de seu hábito alimentar, os peixes necessitam de grandes quantidades de proteína para crescer (HEPHER, 1989). Seu requerimento protéico estimado varia entre 25% e 50% do peso seco da dieta dependendo da espécie (N.R.C, 1993) e da idade. WILSON (1989) salienta que tais requerimentos podem ser muitas vezes superestimados já que o excesso de aminoácidos pode ser utilizado como fonte de energia. Entretanto, como a fração protéica é geralmente a parte mais cara da dieta, esta seria mais eficiente do ponto de vista econômico se destinada ao crescimento, para o qual é essencial,

enquanto que as fontes não proteicas como carboidratos e lipídios, seriam utilizadas para fins energéticos (HEPHER, 1989). Desta forma, o custo das dietas para peixes poderia ser reduzido utilizando-se ingredientes mais baratos como fonte de energia (MUÑOZ-RAMIREZ;CARNEIRO, 2002). A inclusão de fontes de energia não protéica reduz a utilização desta fração da dieta para fins energéticos e melhora a sua utilização para o crescimento, em um processo conhecido como efeito poupador da proteína ou "protein sparing effect" (CHOU;SU;CHEN, 2001).

#### b) Carboidratos

Os carboidratos perfazem a mais abundante classe de biomoléculas da face da Terra. Sua oxidação é o principal meio de abastecimento energético da maioria das células. Além do suprimento energético, os carboidratos atuam como elementos estruturais da parede celular e como sinalizadores no organismo (FRANCISCO JUNIOR, 2008).

Apesar de alguns carboidratos apresentarem nitrogênio, fósforo ou enxofre em sua composição, a maioria deles são compostos orgânicos constituídos apenas por carbono, hidrogênio e oxigênio que geralmente seguem a fórmula empírica  $C_n (H_2O)_n$ , sendo  $n \geq 3$ . Quimicamente, os carboidratos são definidos como poliidroxialdeídos ou poliidroxicetonas ou substâncias que liberam tais compostos quando hidrolisadas (Figura 1). Estas moléculas podem ser classificadas principalmente em monossacarídeos, dissacarídeos, oligossacarídeos e polissacarídeos de acordo com o número de ligações glicosídicas presentes na molécula.



Figura 1) Representação das estruturas químicas do gliceraldeído e da diidroxiacetona, respectivamente uma aldose (poliidroxialdeído) e uma cetose (poliidroxicetona) (MOTTA, 2006).

Monossacarídeos, ou açúcares simples, são moléculas orgânicas não ramificadas que possuem de três a nove átomos de carbono (STRYER, 1992) e que apresentam apenas uma unidade poliidroxialdeído ou poliidroxicetona (LEHNINGER;NELSON;COX, 2005). Devido à alta polaridade, são sólidos cristalinos em temperatura ambiente, solúveis em água e insolúveis em solventes não polares. O

monossacarídeo mais abundante na natureza é a D-glicose. Esta molécula é um dos principais produtos da fotossíntese e é uma das principais fontes de energia e fornece quatro calorias de energia por grama. É um cristal sólido de sabor adocicado, de fórmula molecular  $C_6H_{12}O_6$ , encontrado na natureza na forma livre ou combinada formando carboidratos maiores, tais como o amido, glicogênio e celulose.

Os oligossacarídeos são carboidratos resultantes da união de duas a 20 moléculas de monossacarídeos ligados por ligações glicosídicas, formada entre o carbono anomérico (carbono carbonílico) de um monossacarídeo e qualquer outro carbono do monossacarídeo seguinte, por meio de suas hidroxilas e com a saída de uma molécula de água (LEHNINGER;NELSON;COX, 2005). Os oligossacarídeos são solúveis em água, mas, como não são carboidratos simples como os monossacarídeos, necessitam ser quebrados na digestão para que sejam aproveitados pelos organismos como fonte de energia. O grupo mais importante dos oligossacarídeos são os dissacarídeos, formados pela união de apenas dois monossacarídeos. A maltose é um dissacarídeo constituído por dois resíduos de D-glicose ligados por uma ligação glicosídica  $\alpha$  1,4) na qual o C1 de uma glicose liga-se ao C4 de outra glicose (Figura 2).

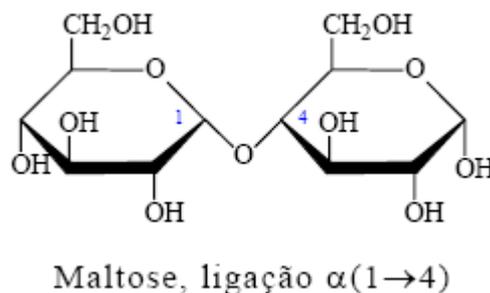


Figura 2) Representação da molécula de maltose (LEHNINGER;NELSON;COX, 2005).

Açúcares contendo mais de 20 unidades são denominados polissacarídeos (LEHNINGER;NELSON;COX, 2005), os quais podem possuir milhares de monossacarídeos e são a forma predominante dos carboidratos na natureza. São insolúveis em água e não tem sabor nem poder redutor. A diferenciação é dada pela unidade monomérica, comprimento e ramificação das cadeias. Amido e glicogênio são dois polissacarídeos formados milhares de moléculas de glicose. Estas duas moléculas são as principais formas de armazenamento energético das células vegetais e o segundo nas células animais, respectivamente (FRANCISCO JUNIOR, 2008). O amido é um homopolissacarídeo depositado nos cloroplastos das células vegetais como grânulos insolúveis. Ele é constituído por uma mistura

de dois tipos de polímeros da glicose: amilose e a amilopectina. Segundo MELO e colaboradores (1998), a amilose é formada por 200 a 20.000 unidades de glicose unidas entre si por ligações glicosídicas do tipo  $\alpha$ -1,4, formando uma cadeia não ramificada (Figura 3). Entretanto, a amilopectina difere da amilose porque é ramificada (Figura 3). Este tipo de estrutura é constituído por cadeias curtas formadas por aproximadamente 30 unidades de glicose unidas à cadeia principal por ligações  $\alpha$ -1,6, aproximadamente a cada 20 ou 30 unidades de glicose, que estão unidas entre si por ligações do tipo  $\alpha$ -1,4. O INTERNATIONAL STARCH INSTITUTE (2012) define a amilose como a responsável pela propriedade geleificante do amido, enquanto que a amilopectina é indicada como a responsável pela sua viscosidade. A maior parte do amido está composto por 20-30% de amilose e 70-80% de amilopectina (GALLANT et al., 1992).

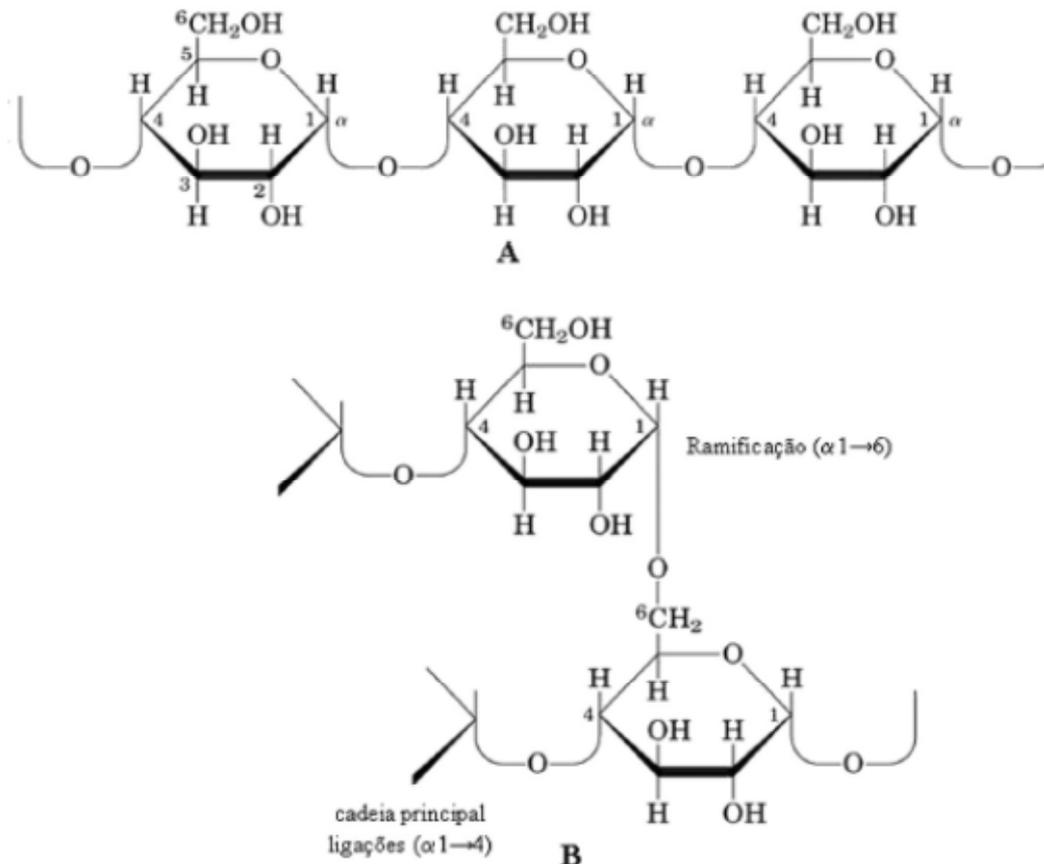


Figura 3) Representação da cadeia de amilose (A) e amilopectina (B) (FRANCISCO JUNIOR, 2008)

As diferenças estruturais que caracterizam os amidos podem estar associadas aos diferentes graus de digestão das fontes de carboidratos encontradas nos mamíferos e algumas espécies de peixes. RAWLES & LOCHMANN (2003). Uma grande variedade de

produtos derivados do amido é utilizada em processos industriais ou para alimentação animal (MUÑOZ RAMIREZ, 2005). O aquecimento do amido em água a uma temperatura mínima de 60°C promove uma alteração Irreversível na estrutura desta molécula. Os grânulos de amido expandem com a entrada da água, a amilose se solubiliza e as cadeias de amilopectina se quebram facilmente (VAN SOEST, 1994), promovendo a ruptura da estrutura granular, hidratação e solubilização do amido. A esse processo dá-se o nome de gelatinização (BILIADERIS, 1991). Um destes é a dextrina que é um amido granular, não ramificado, com moléculas reorganizadas pela conversão termoquímica do amido, o que confere aos grânulos a propriedade de se solubilizar na água fria (INTERNATIONAL-STARCH-INSTITUTE, 2012).

A estrutura do glicogênio assemelha-se à da amilopectina, exceto pelo maior número de ramificações que ocorrem em intervalos de 8–12 resíduos de glicose (na amilopectina os intervalos das ramificações são de 24-30 resíduos de glicose). Essa estrutura altamente ramificada, torna suas unidades de glicose mais facilmente mobilizáveis em períodos de necessidade metabólica. O glicogênio está presente principalmente no músculo esquelético e no fígado, onde ocorre na forma de grânulos citoplasmáticos (MOTTA, 2006).

Muitos trabalhos vêm sendo realizados buscando a otimização do seu uso como fonte de energia em substituição a fontes protéicas, já que estas apresentam custo mais elevado (WILSON, 1994; LEE;LEE, 2004; VIEIRA;INOUE;MORAES, 2005). Ainda que os lipídeos sejam reconhecidos pelo seu alto valor energético, as características físicas atrativas e a disponibilização a baixos custos dos carboidratos poderiam privilegiar a sua inclusão em dietas comerciais (ERFANULLAH;JAFRI, 1998a; CRAIG;HELFRICH, 2002; RUEDA-JASSO et al., 2004; KROGDAHL;HEMRE;MOMMSEN, 2005).

A eficiência relativa da utilização de carboidratos por peixes depende principalmente da quantidade de carboidratos presente na dieta, da complexidade molecular deste carboidrato (BERGOT;BREQUE, 1983; WILSON, 1994; HUTCHINS;RAWLES;GATLIN, 1998), do tipo de processamento ao qual a dieta é submetida, além da temperatura de cultivo, do regime alimentar associado à estação climática (verão ou inverno), dos níveis dos outros nutrientes da dieta (KAUSHIK, 1989; VENOUE et al., 2003), de o hábito alimentar da espécie, entre outros fatores.

Os carboidratos utilizados na produção de rações para peixes vão desde açúcares simples de fácil digestão e absorção até açúcares complexos que não são digeridos, como a celulose (SMITH, 1980b; KROGDAHL;HEMRE;MOMMSEN, 2005). Alguns carboidratos, como o amido, podem ser utilizados como agentes aglutinantes na preparação

das dietas (CRAIG;HELFRICH, 2002; KROGDAHL;HEMRE;MOMMSEN, 2005). Sabe-se que o amido cru é considerado uma fonte pobre de energia, principalmente devido à sua baixa digestibilidade. Por isso, há estudos que visam melhorar o aproveitamento da fonte de carboidrato por meio do processamento desta fonte, tais como extrusão, micronização, cozimento, entre outros, objetivando a “desorganização” da estrutura do grânulo de amido, para facilitar a ação da enzima amilase no processo de digestão (KAUSHIK;OLIVA-TELES, 1985).

O processamento do amido, que inclui a gelatinização por extrusão ou pelo cozimento (ARNESEN;KROGDAHL, 1993; PERES;OLIVA-TELES, 2002; VENO *et al.*, 2003; FERNÁNDEZ *et al.*, 2007), proporciona um aumento da digestibilidade do amido e, como consequência a maior sua disponibilidade para os animais (WILSON, 1994; HEMRE;MOMMSEN;KROGDAHL, 2002; STONE;ALLAN;ANDERSON, 2003a). O processo de extrusão melhora as características nutricionais do trigo e do milho na alimentação de dourada (*Sparus aurata*). Alguns autores relatam que o melhor aproveitamento de carboidratos pelos peixes ocorre quando as dietas contêm ingredientes extrusados, devido ao aumento da taxa de amido gelatinizado nas rações. A utilização de dietas contendo ingredientes extrusados na alimentação de truta (*O. mykiss*) e carpa (*Cyprinus carpio*) provocou melhor crescimento e melhores taxas de eficiência alimentar e de eficiência protéica (TAKEUCHI;JEONG;WATANABE, 1990).

A complexidade molecular dos carboidratos na dieta é outro fator que pode influenciar sua utilização pelos peixes (WILSON, 1994; HEMRE;MOMMSEN;KROGDAHL, 2002; STONE;ALLAN;ANDERSON, 2003a; ENES *et al.*, 2009). Não há um padrão exato na capacidade de diferentes espécies em utilizar carboidratos simples ou complexo. Estudos sobre algumas espécies como o salmão “chinook” (*Onchorhynchus tshawytscha*), truta arco-íris (*O. mykiss*), carpa capim (*Ctenopharyngodon idella*) e dourada (*S. aurata*) mostram que elas utilizam a glicose ou a maltose de maneira mais eficiente do que dextrina ou amido (BUHLER;HALVER, 1961; BERGOT, 1979; HUNG;STOREBAKKEN, 1994; TIAN;LIU;HUNG, 2004; ENES *et al.*, 2008). Outros estudos mostram que linguado japonês (*Paralichthys olivaceus*), linguado estrelado Solha (*Platichthys stellatus*) e *Rachycentron canadum* utilizam de forma mais eficiente dextrina e amido como fontes não-proteicas de energia que a glicose (LEE;LEE, 2004; CUI *et al.*, 2010).

Apesar dos carboidratos serem necessários aos organismos por desempenharem importantes funções biológicas, tais como fornecer energia para o cérebro e tecido nervoso na forma de glicose, e como precursor metabólico de ácidos nucléicos e mucopolissacarídeos

(COWEY;ADRON;BROWN, 1975; PERAGON et al., 1999b), eles possuem, somente, um papel secundário em relação aos lipídios e às proteínas na composição da dieta (HEMRE;MOMMSEN;KROGDAHL, 2002), uma vez que os peixes tendem a oxidar aminoácidos mais eficientemente e preferencialmente à glicose (LOVELL, 1988; HEMRE;MOMMSEN;KROGDAHL, 2002). Além disso, é importante ressaltar, também, que devido às poucas informações existentes a respeito das funções biológicas e da metabolização deste nutriente em peixes (PERAGON et al., 1999b) e ao fato dos carboidratos, geralmente, não serem tão bem aproveitados por algumas espécies (DE SILVA;ANDERSON, 1995), o consumo excessivo deste nutriente pode resultar em uma condição patológica (LALL, 1991; KUMAR et al., 2005), afetar o crescimento, a conversão alimentar, a retenção de nutrientes e a composição corporal.

### *1.3. Hábito alimentar*

Uma abordagem consistente na avaliação das proporções dos nutrientes que devem estar presentes em uma dieta para uma dada espécie de peixe é primeiramente conhecer o hábito alimentar desta espécie. A importância do conhecimento do hábito alimentar da espécie e suas interrelações com a capacidade de digestão e de absorção de nutrientes não é consenso entre os nutricionistas que estudam os peixes. No entanto, a maioria concorda que o estudo do hábito alimentar pode contribuir para definir a estratégia de alimentação da espécie.

O espectro alimentar pode ser influenciado tanto pelas condições ambientais como pela biologia de cada espécie (ABELHA;AGOSTINHO;GOULART, 2001). A ocorrência de dieta flexível é uma característica marcante da ictiofauna fluvial tropical, na qual a maioria das espécies pode mudar de um alimento para outro tão logo ocorram oscilações na abundância relativa do recurso alimentar em uso motivadas por alterações ambientais espaço-temporais de ofertas de alimentos (ESTEVES;ARANHA, 1999; ABELHA;AGOSTINHO;GOULART, 2001; BRANDÃO-GONÇALVES;LIMA-JUNIOR;SUAREZ, 2009). A maioria das investigações sobre o espectro alimentar de peixes ocorre por meio de estudos de seus conteúdos estomacais.

As diversas estratégias e táticas de forrageamento desenvolvidas pelos peixes possibilitam que eles façam uso dos mais diferentes recursos alimentares disponíveis nos ambientes aquáticos e em seu entorno. Dentre os vários tipos de classificação, quanto aos hábitos alimentares, as espécies podem ser agrupadas em três grupos tróficos: herbívoros, onívoros e carnívoros (KAPOOR;H. SMITH;I. A. VERIGHINA, 1975).

Os peixes herbívoros alimentam-se de vegetais vivos, como plantas aquáticas, algas macroscópicas e de plantas terrestres, quando estas caem na água ou nas inundações cíclicas. O alimento geralmente é triturado por dentes faríngeos e pelo estômago, que neste caso possui paredes muito espessas, ou ainda pode ser fermentado por microrganismos, ou então ser destruído pela acidez do estômago até romper a parede de celulose e permitir a digestão. Os peixes herbívoros podem ser criados em sistemas com uso de ração, mas sua principal finalidade hoje em dia tem sido o controle de plantas aquáticas e invasoras em tanques de cultivo de grandes dimensões. Tais espécies também são utilizadas no controle destas plantas em ambientes naturais, para permitir a navegação.

As espécies de peixes que se alimentam de vegetais e de animais vivos são consideradas onívoras, sendo que algumas possuem maior tendência aos hábitos herbívoros e outras aos carnívoros. De maneira geral, os onívoros não consomem outras espécies de peixes e sua fonte de proteína animal é composta por invertebrados. Os peixes onívoros estão adaptados a digerir diversos tipos de alimentos de origem vegetal e animal, e por isso aproveitam bem as rações comerciais, mesmo aquelas pobres em proteína animal. Alguns peixes desta categoria se alimentam de animais e vegetais, aleatoriamente. Outros possuem ciclos anuais relacionados com padrões climáticos, como o tambaqui. Peixes onívoros, assim como os herbívoros, realizam muitas refeições diárias, porém, consomem pouco alimento por refeição e, por isso, geralmente apresentam estômago de menor volume.

As espécies de peixes carnívoras são aquelas que apresentam uma dieta a base de animais vivos. A maioria das espécies marinhas é carnívora, assim como um grande número de espécies dulcícolas. Estas espécies possuem dentes pontiagudos ou placas dentígradas, para captura das presas, sendo que nestes, os dentes podem estar ausentes. Geralmente estas espécies não apresentam cecos pilóricos e o intestino é relativamente curto. Diversas espécies de carnívoros se alimentam de animais de grupos diferentes. Consomem insetos, larvas de peixes, crustáceos, e são pouco seletivas, mas apresentam boa adaptação ao cultivo com rações. Estas são espécies que necessitam de treinamento alimentar, no qual é oferecida, inicialmente, uma ração composta de peixe fresco. Gradualmente, vão sendo introduzidas rações cada vez mais semelhantes à comercial com alto teor de proteína de origem animal.

#### ***1.4. Processo digestivo***

O hábito alimentar, como mencionado anteriormente, pode nos nortear a respeito da capacidade de digestão dos peixes. Animais que se alimentam de vegetais

possivelmente possuem grande atividade de enzimas para digestão de carboidratos. Embora bastante útil e difundido no estudo da alimentação de peixes, a frequência de ocorrência de determinados itens alimentares no trato digestório nem sempre representam a dieta da espécie de peixe em questão (BRAGA, 1999). Somente com a utilização dos dados do conteúdo presente no trato digestório não é possível saber efetivamente quais nutrientes estão sendo utilizados pelos animais.

Assim, para que o peixe possa se nutrir, as macromoléculas presentes no alimento ingerido deverão ser reduzidas em suas respectivas subunidades, que são os nutrientes. A este processo denominamos digestão.

O processo de digestão é necessário para que os nutrientes possam atravessar a parede do tubo digestório e chegar às células dos diferentes tecidos do peixe, onde efetivamente serão utilizados. Desta forma, o valor nutricional de um alimento não está baseado somente em sua composição química, mas também na quantidade dos nutrientes que serão absorvidos. Portanto, para a otimização dos níveis de nutrientes da dieta é preciso saber se está havendo seu aproveitamento adequado, ou seja, se a digestão e a absorção estão ocorrendo adequadamente.

A eficiência da absorção dos nutrientes e da conversão alimentar dependem da disponibilidade de enzimas digestivas e da capacidade de transporte trans-epitelial do trato digestório (SMITH, 1980a; JOBLING, 1995). Estes parâmetros estão diretamente relacionados à atividade das enzimas digestivas presentes na luz e nas células da mucosa intestinal (HARPAZ;UNI, 1999). A determinação da atividade dessas enzimas tem mostrado sua importância na piscicultura (HOFER;KÖCK, 1989; LUNDSTEDT;MELO;MORAES, 2004; MELO, 2004; DE ALMEIDA;LUNDSTED;MORAES, 2006), visto que a sua disponibilidade e o seu efeito na capacidade digestiva podem estabelecer um limite fisiológico na taxa de crescimento e na eficiência da conversão alimentar (PEREZ-CASANOVA et al., 2006). LEMIEUX e colaboradores (1999) reportaram que a atividade da tripsina de salmão do Atlântico (*Gadus morhua*) está relacionada à eficiência da conversão alimentar e possui um papel importante na regulação do crescimento.

Na maioria das espécies de peixes, o alimento é ingerido sem ser triturado e, em muitos casos, o alimento é ingerido vivo. Poucas espécies trituram o alimento, em geral as que o fazem são espécies herbívoras ou onívoras. Esta forma de ingestão, associada ao fato de que os peixes não possuem glândulas salivares, faz com que a digestão mecânica e química comecem no estômago. O quimo segue para o intestino onde se completa a digestão iniciada

no estômago e ocorre a maior parte da absorção dos nutrientes, íons e água oriundos da dieta (ROTTA, 2003).

Apesar da mucosa do estômago apresentar um papel importante na secreção de enzimas e na digestão do alimento, principalmente proteínas, em peixes, assim como em outros vertebrados, a maior parte da digestão é realizada no intestino, devido à presença de enzimas digestivas produzidas pelo próprio tecido intestinal (enteroquinase, maltase, glucosidade, galactosidase e lipase) ou pelo tecido pancreático exócrino (tripsina, quimotripsina, amilase e lipase).

Além disso, pode-se encontrar nesta região do trato digestório uma ampla variedade de estruturas especializadas em diferentes espécies de peixes, tais como os cecos pilóricos. Esta estrutura é formada por um conjunto de evaginações digitiformes que se encontra na primeira porção intestinal. Suas características histológicas e composição química são semelhantes às do intestino anterior (ROTTA, 2003). Além de servir para aumentar a superfície intestinal sem aumentar o comprimento ou espessura do intestino, os cecos pilóricos também participam ativamente no processo digestivo secretando enzimas, tais como tripsina, quimiotripsina, amilase, lipases e quitinase, já que podem estar associados ao tecido pancreático exócrino (CHESLEY, 1934; KAPOOR;H. SMITH;I. A. VERIGHINA, 1975; DE SILVA;ANDERSON, 1995). Geralmente, a distribuição e a atividade dessas enzimas variam em função do hábito alimentar e da morfologia do trato digestório (FAGBENRO et al., 2000) da espécie.

Apesar de existirem vários estudos a respeito das enzimas digestivas em várias espécies de peixes (KOHILA et al., 1992; MORAES;BIDINOTTO, 2000; DEGUARA;JAUNCEY;AGIUS, 2003; LUNDSTEDT;MELO;MORAES, 2004; VIEIRA;INOUE;MORAES, 2005; DE ALMEIDA;LUNDSTED;MORAES, 2006; MELO et al., 2006; CAMILO, 2007; CORRÊA et al., 2007; HONORATO, 2008; MORO et al., 2010), os quais mostram que as enzimas digestivas estudadas são qualitativamente similares às observadas em outros vertebrados (HIDALGO;UREA;SANZ, 1999), os processos digestivos em peixes são menos conhecidos que em mamíferos. O processo de secreção destas enzimas em peixes parece ser similar à que ocorre nos vertebrados superiores. Gastrina, colecistoquinina e outros hormônios atuam na secreção de zimogênios e bile seguindo um padrão pós-prandial.

Os peixes também apresentam uma grande capacidade de adaptação do processo digestivo, tais como ajustes da secreção enzimática, da absorção e do transporte de nutrientes. Essa capacidade lhes permite adequarem-se às mudanças da dieta e aperfeiçoarem

suas estratégias alimentares, (KAPOOR;H. SMITH;I. A. VERIGHINA, 1975; HOFER, 1979).

REIMER (1982), estudando a adaptação das atividades das enzimas digestivas de matrinxã, concluiu que as atividades da amilase, tripsina e lipase podem ser aumentadas com dietas ricas em carboidratos, proteínas e gorduras, respectivamente; sendo que a pepsina não mostrou mudanças da atividade com a dieta. Em tambaqui (*Colossoma macropomum*), observa-se também alterações na atividade enzimática devido à alteração das proporções dos nutrientes presentes na dieta (CORREA;BIDINOTTO;MORAES, 1998; DE ALMEIDA;LUNDSTED;MORAES, 2006).

O padrão enzimático digestivo reflete, além de o hábito alimentar (herbivoria, onivoria ou carnivoria), a capacidade digestiva dos peixes (DE ALMEIDA, 2010). Os conhecimentos de enzimas digestivas em peixes são ainda mais complexos do que em outros animais domésticos, visto que estes apresentam inúmeras espécies, com diferentes composições anatômicas digestivas e hábitos alimentares diversos (SEIXAS FILHO, 2003). SABAPATHY e TEO (1993) estudando a distribuição de enzimas digestivas e suas atividades no tubo digestório de *Sigamus canaliculatus*, de hábito alimentar onívoro, e *Lates calcarifer*, carnívoro, relataram a presença de tripsina ao longo do tubo digestório no onívoro, sendo a presença desta enzima restrita ao intestino e cecos pilóricos, no carnívoro. Ademais, estes autores também relataram que as atividades de amilase foram menores para o carnívoro.

Sabe-se que a habilidade de utilizar carboidratos difere entre as espécies de peixes e depende da complexidade da fonte (WILSON, 1994). Sua utilização parece estar relacionada com o sistema metabólico, o sistema digestório, os diferentes ambientes aquáticos e os diferentes níveis e tipos de carboidratos utilizados na preparação da dieta (WALTON;COWEY, 1989; THIBAUT;BLIER;GUDERLEY, 1997; HUTCHINS;RAWLES;GATLIN, 1998; MEDALE et al., 1999). Os peixes carnívoros apresentam pouca habilidade para digerir e metabolizar carboidratos. Por outro lado, os peixes herbívoros e onívoros podem digerir e metabolizar nutriente relativamente bem quando comparados com espécies carnívoras, como os salmonídeos (FURUICHI;YONE, 1981; WEATHERLEY;GILL, 1987; MOON, 2001; LEE;LEE, 2004).

TAN e colaboradores (2006), estudando o peixe onívoro “gibel carp, (*Carassius auratus gibelio*) e o peixe carnívoro “chinese longsnout catfish” (*Leiocassis longirostris*) alimentados com diferentes fontes de carboidratos, concluem que peixes onívoros e carnívoros apresentam diferentes habilidades para utilizar carboidratos complexos. Neste estudo eles mostraram que a espécie onívora utiliza melhor o amido solúvel como fonte

de energia enquanto que a espécie carnívora utiliza sacarose e dextrina. Isto pode ser devido ao fato de que peixes herbívoros e onívoros, geralmente, apresentarem mais amilase do que peixes carnívoros (CHESLEY, 1934). Segundo SABAPATHY e TEO (1993), a amilase do peixe onívoro mácuca de pinta branca (*S. canaliculatus*) é mais ativa do que a do peixe carnívoro perca-gigante (*L. calcarifer*). SHIMENO e colaboradores (1977) também verificaram que atividade amilohidrolítica no trato digestório do *Seriola quinqueradiata*, (5,6  $\mu$ mols de glicose liberados /min/g de tecido) é muito menor do que a de *C. carpio* (350  $\mu$ mols de glicose liberados /min/g de tecido). Além disso, a presença de amido ou dos produtos de sua hidrólise pode estar diretamente ligada à síntese e secreção de enzimas digestivas proteolíticas.

Os conhecimentos atuais sobre enzimas digestivas indicam que a atividade enzimática em peixes apresenta uma grande correlação com a dieta: os herbívoros processam níveis mais altos carboidratos que os carnívoros e estes apresentam maior atividade proteolítica (SABAPATHY;TEO, 1993; KUZ'MINA;GOLOVANNOVA;IZVEKOVA, 1996; FERNÁNDEZ et al., 2007). No entanto, a correlação com a dieta baseia-se, principalmente, em comparações independentes (HOFER, 1979; SABAPATHY;TEO, 1993; CHAKRABARTI et al., 1995; DIVAKARAN;KIM;OSTROWSKI, 1999), já que a diferenças nos métodos utilizados pelos distintos investigadores podem limitar ainda mais as comparações entre as espécies (JONAS et al., 1983; BITTERLICH, 1985; HIDALGO;UREA;SANZ, 1999). Sendo assim, a determinação do perfil das enzimas digestivas, sua especificidade, a otimização de suas atividades e suas limitações adaptativas, permitem predizer, com maior exatidão, o aproveitamento de alimentos usuais e até mesmo de novas fontes de alimento (GLASS et al., 1989).

### ***1.5. Absorção***

Um importante passo no processo digestivo é a absorção dos nutrientes através da borda em escova das células epiteliais do intestino. Sabe-se que em peixes adultos, mudanças nos ingredientes da dieta, na manipulação da alimentação e no horário da alimentação atuam sobre a atividade das enzimas da borda em escova intestinal (KROGDAHL;SUNDBY, 1999; KROGDAHL;BAKKE-MCKELLEP;BAEVERFJORD, 2003; HARPAZ et al., 2005; HAKIM et al., 2006).

O mecanismo de absorção em peixes ainda é pouco conhecido principalmente devido à escassez de estudos. Ademais, a maioria destes estudos foi realizada com espécies herbívoras e onívoras (FERRARIS;AHEARN, 1984; COLLIE;FERRARIS, 1995). MOSS

(1992) sugere que a desfosforilação dos nutrientes pela fosfatase alcalina intestinal deva ser necessária para torná-los permeáveis à membrana plasmática. PENTTINEN e HOLOPAINE (1992) observaram a ocorrência de um aumento total da atividade total da fosfatase alcalina intestinal durante o período de máxima alimentação de carpas. Estudos mostram que esta enzima está envolvida na absorção de nutrientes tais como lipídios, glicose, cálcio e fosfato inorgânico (FRAISSE et al., 1981; TENGJAROENKUL et al., 2000).

Nos peixes, as proteínas são absorvidas principalmente como aminoácidos. A absorção dos aminoácidos livres é realizada por meio de transportadores específicos dependentes de  $\text{Na}^+$ , de transportadores não-dependentes de  $\text{Na}^+$  e por difusão facilitada. Do interior do enterócito, o aminoácido passa por difusão facilitada para os capilares sanguíneos existentes nas vilosidades intestinais. Este processo ocorre nas primeiras porções do trato digestório, em especial nos cecos pilóricos, quando presentes (BAKKE-MCKELLEP et al., 2000) e o tempo de absorção também depende do tipo de aminoácido, variando de 2 à 24 horas após a ingestão do alimento (MANNERSTRÖM;SOIVIO;SALAMA, 2001). As proteínas também podem ser absorvidas inteiras, por meio da pinocitose na porção posterior do intestino médio, independentemente do tipo de dieta e da idade do animal, sendo posteriormente hidrolisadas a aminoácidos no citosol dos enterócitos antes de entrarem na corrente sangüínea (BAKKE-MCKELLEP et al., 2000; ROTTA, 2003).

Da mesma forma que os aminoácidos, a absorção de glicose pode ocorrer por um transportador específico dependente do gradiente de  $\text{Na}^+$  (FERRARIS;AHEARN, 1984; VIEIRA;BALDISSEROTTO, 2001). A máxima absorção de monossacarídeos por unidade de peso intestinal ocorre principalmente na segunda metade do intestino (KROGDAHL;HEMRE;MOMMSEN, 2005), sendo que o pico de glicemia ocorre entre 4 e 12 horas após a ingestão do alimento (FURUICHI;YONE, 1981; DENG;REFSTIE;HUNG, 2001).

Dos componentes da alimentação, os lipídios são os únicos que não são solúveis em meio aquoso e, dificulta a ação das enzimas sobre eles. A solubilização destas moléculas é realizada pelos sais biliares (bile) produzidos pelo fígado. Estes agem proporcionando a fragmentação de grandes glóbulos de gordura em pequenas micelas. Essa emulsificação dos lipídeos permite que eles sejam distribuídos pelo intestino e digeridos pela lipase intestinal e pancreática em ácidos graxos e glicerol. Os ácidos graxos de cadeia curta são absorvidos diretamente por difusão pelos enterócitos, sendo lançados posteriormente nos capilares sanguíneos. Já os de cadeia longa, por serem totalmente insolúveis em água, reagem com glicerol para formar os triglicerídeos no retículo endoplasmático. Esses são, então,

incorporados a lipoproteínas, juntamente com colesterol, fosfolipídios e vitaminas lipossolúveis, formando os chamados quilomícrons, que se difundem para o sangue ou linfa e são responsáveis pelo transporte das gorduras no organismo.

Sabendo-se que o processo de absorção é de vital importância para a utilização e aproveitamento dos nutrientes, o entendimento da capacidade digestiva enzimática da borda em escova de diferentes espécies de peixes pode ajudar no ajuste das dietas (HARPAZ;UNI, 1999; GAWLICKA et al., 2000). No entanto, essa capacidade enzimática da borda em escova de espécies peixes utilizadas na aquicultura não tem sido investigada cuidadosamente (HARPAZ;UNI, 1999).

### ***1.6. Metabolismo***

Os produtos da digestão que circulam no organismo são utilizados por uma variedade de tecidos e órgãos, nos quais estão sujeitos a diferentes reações químicas. Essas reações, que constituem o metabolismo intermediário, podem ter como destino a total degradação de moléculas visando a liberação de energia para a realização de trabalho ou para a produção de constituintes teciduais, sejam eles estruturais ou de reserva.

Metabolismo pode ser descrito como o conjunto de processos químicos catalisados por enzimas que proporcionam a manutenção da vida. O metabolismo usa produtos denominados metabólitos, os quais incluem a matéria orgânica de alimentos e elementos inorgânicos, tais como oxigênio. O metabolismo está ligado a todos os outros processos do organismo, fornecendo energia, ou por construir e manter as estruturas necessárias para que funcionem. Nestas reações, há um equilíbrio dinâmico entre os processos que proporcionam a total degradação de moléculas para a liberação de energia e os processos de síntese de moléculas complexas que constituem os tecidos. No entanto, este equilíbrio depende diretamente do estado nutricional do animal, uma vez que mudanças realizadas nas dietas proporcionam ajustes bioquímicos do metabolismo com mudança na velocidade de reações químicas para a manutenção da homeostasia. Sendo assim, o perfil metabólico pode servir como excelente índice do estado fisiológico e nutricional do peixe (CAMILO, 2007).

Os requerimentos energéticos nutricionais de peixes representam apenas dez por cento do que é necessário para aves e mamíferos (SMITH, 1989), já que eles não apresentam a capacidade de manter a temperatura corpórea. Em alguns aspectos, no entanto, o metabolismo dos peixes é semelhante ao dos animais homeotérmicos.

Assim como nos mamíferos, o fígado dos peixes desempenha papel fundamental no metabolismo, uma vez que ele é o principal local de ocorrência de várias

reações químicas importantes, além de ser um centro de distribuição de nutrientes provenientes do alimento (DE SILVA;ANDERSON, 1995; LUNDSTEDT;MELO;MORAES, 2004). O fígado também é responsável pela manutenção do montante de aminoácidos corpóreo (LOVELL, 1988), desempenhando um papel fundamental no metabolismo e na regulação do transporte destes aminoácidos para os tecidos (CARTER et al., 2001) e na manutenção da glicemia, via hidrólise do glicogênio hepático ou a partir de precursores gliconeogênicos (NEWGARD et al., 1983), tais como os aminoácidos e o lactato. Assim sendo, os aminoácidos oriundos da dieta podem, além de serem utilizados na construção de novas proteínas, indesejavelmente ser utilizados como fonte de energia em várias vias catabólicas, como a gliconeogênese, lipogênese ou pelo ciclo de Krebs. O aumento do catabolismo de aminoácidos tem, como consequência direta, aumento nos teores de amônia hepática ou plasmática, que em condições normais é excretada pelas brânquias. No entanto, como a fração protéica da dieta é a grande responsável pelo encarecimento da ração, seria mais conveniente financeiramente evitar que os peixes oxidassem aminoácidos para a produção de energia por meio da sua substituição por uma fonte de menor custo. Sabe-se que ingredientes ricos em carboidratos são excelentes recursos poupadores de proteína, especialmente em espécies onívoras (SATPATHY;MUKHERJEE;RAY, 2003).

A glicose oriunda da dieta pode ser armazenada como glicogênio no fígado e nos músculos através de uma série de reações enzimáticas; ou utilizada na síntese de componentes como triglicerídeos e aminoácidos não essenciais (CHAMPE;HARVEY, 1994). A glicose também pode ser utilizada como substrato para obtenção de energia (DABROWSKI;GUEDERLEY, 2002), além de inibir a gliconeogênese, estimular a síntese protéica e inibir a degradação de proteínas. Porém, apesar de ser uma molécula central no metabolismo da maioria dos vertebrados, especialmente em mamíferos, a glicose não parece ter o mesmo papel no metabolismo dos peixes (HEMRE;MOMMSEN;KROGDAHL, 2002), já que ela não é a fonte preferencial de energia, mesmo na presença da maioria das enzimas envolvidas no metabolismo de carboidratos.

Apesar da existência de várias enzimas do metabolismo da glicose ter sido detectada em peixes, a regulação do metabolismo de carboidratos difere, em alguns aspectos, entre as espécies de peixes (COWEY;WALTON, 1989). O metabolismo de carboidratos em peixes carnívoros parece ser menos eficiente do que em peixes herbívoros e onívoros. Espécies carnívoras, como a truta arco-iris (*Oncorhynchus mykiss*) alimentadas com altas concentrações de carboidratos, apresentam baixa utilização da glicose associada a uma prolongada hiperglicemia (MOON, 2001). Em contraste, a carpa comum (*C. carpio*) usa com

habilidade altas concentrações de carboidrato da dieta enquanto que a dourada (*S. aurata*) tem um fenótipo intermediário (WILSON, 1994).

O mecanismo que pode explicar a distinta capacidade das espécies em metabolizar glicose ainda não está totalmente entendido (CAPILLA et al., 2004). Em peixes carnívoros, a prolongada hiperglicemia, observada em testes de tolerância a glicose, é associada à possível inabilidade do fígado em utilizar glicose. Essa é provavelmente a mesma razão da intolerância aos altos níveis de carboidratos na dieta. Este quadro tem sido atribuído, em parte, à baixa capacidade do fígado de converter a glicose intracelular em glicose-6-fosfato mesmo em altas concentrações de glicose (PANSERAT et al., 2000). Isso pode ser devido ou à baixa atividade da glicoquinase (GK) ou à sua baixa expressão no fígado dos peixes em geral (CASERAS et al., 2000).

O músculo branco desempenha papel de destaque no metabolismo de proteínas, pois apresenta a maior quantidade relativa de aminoácidos essenciais do organismo e representa o maior volume de massa corpórea (CARTER;HOULIHAN, 2001). Diferentemente do que ocorre no fígado, em muitas espécies de peixes o glicogênio muscular não é mobilizado, exceto em condições extremas. Assim sendo, as células deste tecido são mantidas às custas da glicose sanguínea, que por sua vez, é mantida pela glicose absorvida do alimento ou pelos processos hepáticos de gliconeogênese e glicogenólise. O músculo, assim como o mesentério adiposo e o fígado, também apresenta um importante papel na estocagem de lipídeos (VAN DEN THILLART;VAN RAAIJ, 1995).

Os lipídeos representam a maior reserva energética do organismo, fornecendo um maior rendimento energético por grama de lipídeo metabolizado em comparação com os carboidratos. Estas moléculas são adquiridas a partir da dieta e endogenamente, sendo distribuídos por todo o organismo através das lipoproteínas. Os triacilgliceróis são os lipídios mais abundantes. Sua mobilização, quando necessária, ocorre pela ação da lipase, com liberação de glicerol e ácidos graxos. O glicerol, no fígado e tecidos, se transformará em um intermediário da glicólise ou da gliconeogênese. Os ácidos graxos serão utilizados como fonte de energia nos tecidos, a partir do processo de  $\beta$ -oxidação nas mitocôndrias, tendo como produto acetil-CoA. Os lipídeos corpóreos refletem os lipídeos da dieta, em termos de qualidade e composição de ácidos graxos, embora possam ser sintetizados a partir de carboidratos e aminoácidos (CARTER et al., 2001).

Segundo VIEIRA e colaboradores (2005), mudanças na concentração dos metabólitos plasmáticos refletem ajustes bioquímicos do metabolismo às mudanças nas

dietas. O perfil metabólico plasmático reflete o papel do sangue de transportador dos diversos intermediários metabólicos e integrador entre os diferentes tecidos.

### 1.7. *As espécies*

Estudos da nutrição de peixes são relevantes particularmente quando focam espécies comercialmente significativas (LUNDSTEDT;MELO;MORAES, 2004). Ademais, a comparação entre diferentes espécies com diferentes hábitos alimentares pode ampliar o entendimento acerca de alguns aspectos da sua nutrição (LIN et al., 1997) e fornecer pistas sobre a evolução de seus hábitos alimentares (TAN et al., 2006). Tal abordagem pode ainda esclarecer alguns mecanismos que possibilitem a interferência direta no aproveitamento de nutrientes normalmente pouco utilizados, tais como os carboidratos. Existem poucos estudos comparativos relatando a utilização de carboidratos na nutrição de peixes (LIN et al., 1997; RAWLES;GATLIN, 1998).

Atualmente é inegável a necessidade de estudos sobre peixes neotropicais, uma vez que a procura por estas espécies vem crescendo de forma acelerada. Os peixes do gênero *Brycon*, que apresenta aproximadamente 67 espécies (DREWE et al., 2004), têm sido incorporados com maior intensidade tanto nas criações experimentais como nas comerciais.

Neste trabalho, a espécie estudada foi o *Brycon amazonicus*, popularmente conhecido como matrinxã. Em ambiente natural, essa espécie apresenta hábito reofílico com período de reprodução entre dezembro e fevereiro. Apresenta desova total, porém a reprodução em cativeiro pode ser induzida por hormônios. O *B. amazonicus* é originário da Bacia Amazônica e do Araguaia-Tocantins, e vem sendo cultivada com sucesso na Região Sudeste do Brasil, atendendo ao crescente mercado (GOMIERO et al., 2003). Este teleosteo de água doce apresenta um grande potencial econômico para a piscicultura, pois, além de aceitar facilmente ração artificial (CASTAGNOLLI, 1992) e subprodutos agroindustriais (IZEL et al., 2004), possui carne saborosa (GOMIERO et al., 2003).

Em ambiente natural, o *B. amazonicus*, uma espécie reofílica, possui amplo espectro alimentar (GOULDING, 1979) sendo considerada uma espécie onívora, já que sua alimentação natural consiste de frutos, sementes, flores, plantas herbáceas, insetos, restos de peixe, etc. (VAL;HONCZARYK, 1995; PIZANGO-PAIMA, 1997). Esta espécie acumula grandes reservas lipoprotéicas para fins reprodutivos e de sobrevivência na época seca (LEITE, 2004). Além disso, é sabido que esta espécie responde às mudanças nutricionais

(REIMER, 1982), possibilitando a otimização da composição das suas dietas através de inferências a partir do conhecimento dos mecanismos regulatórios envolvidos.

Esse peixe apresenta um grande potencial de crescimento e ao final de um ano de idade pode alcançar 0,8 kg a 1 kg de peso, com rendimento de 50% de filé com pele, o que lhe confere um rendimento de parte comestível muito maior que de outros peixes (MENDONÇA, 1996). Em média, o matrinxã adulto pode atingir até 4 kg e alcançar sua maturidade sexual com três anos de idade. Por apresentar rápido crescimento em cativeiro e alcançar bons preços no mercado, o matrinxã é a segunda espécie mais criada na Região Amazônica (BRANDÃO et al., 2005).

O gênero *Pseudoplatystoma* compreende os maiores peixes da família Pimelodidae e podem ser encontrados nas principais bacias hidrográficas sul-americanas. É constituído pelas espécies: *P. coruscans* (pintado), *P. fasciatum* (cachara) e *P. tigrinus* (camapari, pirambucu), regionalmente conhecidos como “surubins”. Na Bacia Amazônica podem ser encontradas as espécies *P. coruscans* e *P. tigrinus*, na Bacia do Prata, *P. fasciatum* e *P. coruscans* e na Bacia do São Francisco, apenas *P. coruscans* (WELCOME, 1985; PETRERE, 1995).

O pintado e o cachara, peixes de hábito alimentar carnívoro, principalmente piscívoro, são bastante apreciados por apresentar em sua carne poucas espinhas, podendo alcançar de 100 a 120kg. A linhagem usualmente comercializada hoje é o híbrido entre *P. coruscans* e *P. fasciatum*. Tal escolha se deu a partir da premissa de que os híbridos teriam um maior desenvolvimento e menor agressividade, quando comparados aos peixes de linhagem pura. Dados obtidos por CREPALDI e colaboradores (2003) em um ensaio de 84 dias comparando as linhagens pura e híbrida confirmaram que os primeiros cresceram mais, dentro da classe de peso analisada, porém mais estudos são necessários a fim de avaliá-los esses peixes em outras fases de cultivo.

Embora muito apreciado e provido de melhores índices zootécnicos, a produção de híbrido de pintado ainda é limitada pelo alto custo. A dieta destes animais pode representar a maior fração do custo da produção. O alto preço das rações é atribuído a dois fatores: a elevada demanda de proteína e energia e a capacidade desta espécie em aproveitar nutrientes de baixo custo, como os carboidratos.

Conforme destacado por DEL CARRATORE (2001), no que se refere às espécies carnívoras de clima tropical, notadamente as nativas, informações acerca da nutrição e metabolismo são escassas, sendo que as rações para espécies, como o pintado, ainda são elaboradas baseadas nas informações adquiridas pela literatura com espécies exóticas,

principalmente de clima temperado e muitas vezes marinhas. Desta forma, o estudo dos mecanismos metabólicos adaptativos de híbrido de pintado, seja para fins econômicos como para fins de aquicultura, é de extrema importância.

Devido à importância comercial crescente que essas espécies apresentam e a possibilidade do estudo da secreção de enzimas digestivas em peixes pode tornar mais claros alguns aspectos da fisiologia nutritiva e também auxiliar a resolver alguns problemas nutricionais (HIDALGO;UREA;SANZ, 1999), o conhecimento das respostas metabólicas em diferentes condições alimentares pode possibilitar o ajuste do uso de nutrientes para otimização do crescimento e para o preparo de dietas mais econômicas.

## 2. OBJETIVOS

Por considerar a relevância dos carboidratos face às possíveis vantagens oriundas da sua utilização em substituição racional às proteínas, particularmente em peixes Neotropicais de água doce este trabalho teve como objetivo central estudar comparativamente o desempenho produtivo, a indução de enzimas digestivas e o metabolismo intermediário de matrinxã (*B. amazonicus*) e de híbridos de pintados (*P. coruscans* X *P. fasciatum*) alimentados com cinco dietas com tipos de carboidratos diferentes (glicose, maltose, dextrina, amido pré-gelatinizado e amido cru). Para atingir este objetivo, alguns parâmetros foram avaliados nos peixes alimentados com as diferentes dietas experimentais, como:

- Desempenho produtivo, por meio de parâmetros de crescimento;
- Eficiência digestiva, por meio do perfil das atividades enzimáticas digestivas: proteases, amilase, lipase e fosfatase alcalina;
- Perfil metabólico, através da quantificação e interação dos intermediários metabólicos.

## 3. MATERIAL E MÉTODOS

### 3.1. Dietas experimentais

Foram formuladas cinco dietas semi-purificadas para cada espécie contendo como fonte de carboidrato: glicose livre, maltose, dextrina, amidos pré-gelatinizados ou amido de milho cru. Para os exemplares de matrinxã foram formuladas dietas isoenergéticas, isoproteicas com 30% de proteína bruta e isoglicídicas com 40% de carboidratos (Tabela 1) (IZEL et al., 2004). Para os híbridos de pintado as dietas formuladas possuíam 40% de

proteína e 30% de carboidratos (Tabela 2) (LUNDSTEDT, 2003). A composição centesimal das dietas foi realizada segundo as especificações da “Association of Official Analytical Chemists” (A.O.A.C., 1990).

### ***3.2. Desenho experimental***

Depois de um período de sete dias sob aclimatação nas condições de experimentação, 135 peixes foram separados em 15 grupos de nove animais por espécie, e distribuídos em caixas iguais de 250L. A qualidade da água foi mantida por meio de sistema de recirculação termostatizado, com aeração artificial e bio-filtro em linha. Os peixes foram distribuídos aleatoriamente nas caixas preservando-se a semelhança de peso e tamanho. As quinze caixas foram agrupadas aleatoriamente três a três para compor as cinco condições distintas de arraçoamento (triplicata). Essas cinco condições corresponderam aos grupos que receberam dietas com glicose livre (GLI), maltose (MAL), dextrina (DEX), amidos pré-gelatinizados (PRÉ-GEL) ou amido de milho cru (AMIDO) como fonte de carboidratos. Os experimentos foram realizados em momentos diferentes para cada espécie.

Antes do período experimental os peixes foram submetidos a jejum de 24 horas sendo a partir de então arraçados duas vezes ao dia, pela manhã e à tarde, até saciedade aparente. Os períodos experimentais para matrinxã e para híbridos de pintado foram 27 e 24 dias, respectivamente. Decorrido o período experimental de arraçoamento os peixes permaneceram por 24 horas em jejum, em seguida, foram anestesiados com 1,0 ppm de eugenol (INOUE; SANTOS NETO; MORAES, 2003) e três peixes de cada caixa, que somaram nove peixes por tratamento, foram amostrados para coleta de tecidos e sangue. Primeiramente, os peixes foram puncionados na veia caudal e imediatamente após a coleta de sangue, foram eutanasiados por secção medular. Após a eutanásia foram pesados e medidos, e amostras do fígado, músculo branco e trato digestório foram coletadas. O trato digestório foi dissecado sobre placa de Petri contendo solução salina gelada, o conteúdo digestivo foi descartado e o trato de matrinxã foi subdividido em estômago, cecos pilóricos, intestino anterior e intestino posterior. Nos híbridos de pintado o trato digestório foi dividido em estômago, intestino anterior, intestino médio e intestino posterior. Os tecidos foram imediatamente congelados em nitrogênio líquido e transferidos para  $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$  até as análises bioquímicas.

Tabela 1. Composição bromatológica das dietas experimentais de *Brycon amazonicus*.

	<i>Dietas experimentais.</i>				
	GLI	MAL	DEX	PRÉ-GEL	AMIDO
<b><i>Ingredientes (%)</i></b>					
Farinha de peixe	38,50	38,50	38,50	38,50	38,50
Caseína <sup>1</sup>	9,50	9,50	9,50	9,50	9,50
Carboximetil celulose <sup>2</sup>	7,00	7,00	7,00	7,00	7,00
Óleo de soja	4,00	4,00	4,00	4,00	4,00
Glicose <sup>3</sup>	40,00	-	-	-	-
Maltose <sup>3</sup>	-	40,00	-	-	-
Dextrina <sup>3</sup>	-	-	40,00	-	-
Amido pré-gelatinizado <sup>3</sup>	-	-	-	40,00	-
Amido cru <sup>3</sup>	-	-	-	-	40,00
Premix vitamínico-mineral <sup>4</sup>	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
<b><i>Composição química analisada (%)</i></b>					
Matéria seca	93,28	95,76	94,82	95,07	94,54
Proteína bruta	31,063	32,022	30,092	30,082	30,097
Energia bruta (kcal g <sup>-1</sup> )	4261,10	4571,82	4519,73	4567,26	4495,04
Fibra bruta	3,098	6,053	5,044	4,024	3,057
Cinzas	7,095	8,011	7,082	8,010	7,086
Extrato etéreo	10,009	9,081	7,095	7,076	10,010
Extrato não nitrogenado (ENN) <sup>5*</sup>	39,063	39,009	42,069	44,015	42,004

<sup>1</sup> SYNTH® (Diadema. SP. Brazil)

<sup>2</sup> Celulose microfina – RHOSTER Indústria e Comércio Ltda (Araçoiaba da Serra - SP/ Brasil)

<sup>3</sup> CORN PRODUCTS BRASIL (Mogi Guaçu. SP. Brazil): Dextrose monohid. (Glicose) CERELOSE® 020020 – **GLI**; Maltose MOR SWEET® 1557 – **MAL**; Dextrina ARGO® 182 DT 7482 - **DEX**; Amido pré-gelatinizado ARGO® GCS 2201 – **PRÉ-GEL**; Amido de milho regular ARGO® CS 3400 – **AMIDO**.

<sup>4</sup> Composição do suplemento vitamínico-mineral para peixe (Premix). 1000 g: vitamina A. 600000 IU; vitamina D3 600000 IU; vitamina E 12000 IU; vitamina K 1200 mg; vitamina B1 1200 mg; vitamina B2 1536 mg; vitamina B6 1287 mg; vitamina B12 4000 mg; folato 198 mg; Pantotenato de cálcio 3800 mg; vitamina C 48000 mg; Biotina 20 mg; Colina. 30000 mg; Niacina 19800 mg; Ferro 25 714 mg; Cobre 1960 mg; Manganésio 13334 mg; Zinco 6000 mg; Iodo 948 mg; Cobalto 2 mg; Selenio. 30,10 mg.

<sup>5</sup> ENN (extrato não nitrogenado)= [MS-(PB+MF+MM+EE)], no qual MS, PB, MF, MM e EE são matéria seca, proteína bruta, matéria fibrosa, matéria mineral e extrato etéreo, respectivamente.

Tabela 2. Composição bromatológica das dietas experimentais de *Pseudoplatistoma corruscan* X *Pseudoplatistoma fasciatum*

	<i>Dietas experimentais.</i>				
	GLI	MAL	DEX	PRÉ-GEI	AMIDO
<b><i>Ingredientes (%)</i></b>					
Farinha de peixe	48,00	48,00	48,00	48,00	48,00
Caseína <sup>1</sup>	12,00	12,00	12,00	12,00	12,00
Carboximetil celulose <sup>2</sup>	2,00	2,00	2,00	2,00	2,00
Óleo de soja	2,00	2,00	2,00	2,00	2,00
Glicose <sup>3</sup>	35,00	-	-	-	-
Maltose <sup>3</sup>	-	35,00	-	-	-
Dextrina <sup>3</sup>	-	-	35,00	-	-
Amido pré-gelatinizado <sup>3</sup>	-	-	-	35,00	-
Amido cru <sup>3</sup>	-	-	-	-	35,00
Premix vitaminico-mineral <sup>4</sup>	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
<b><i>Composição química analisada (%)</i></b>					
Matéria seca	91,17	92,25	94,62	95,61	96,36
Proteína bruta	40,09	39,47	40,17	39,59	40,47
Energia bruta (kcal g <sup>-1</sup> )	4666,82	4570,62	4625,88	4657,90	4658,33
Fibra bruta	3,04	3,87	4,07	3,77	4,96
Cinzas	9,04	9,64	7,082	9,60	11,06
Extrato etéreo	9,01	9,71	7,98	9,67	10,010
Extrato não nitrogenado (ENN) <sup>5*</sup>	30,08	29,57	32,79	32,98	30,07

<sup>1</sup> SYNTH® (Diadema. SP. Brazil)

<sup>2</sup> Celulose microfina – RHOSTER Indústria e Comércio Ltda (Araçoiaba da Serra - SP/ Brasil)

<sup>3</sup> CORN PRODUCTS BRASIL (Mogi Guaçu. SP. Brazil): Dextrose monohid. (Glicose) CERELOSE® 020020 – **GLI**; Maltose MOR SWEET® 1557 – **MAL**; Dextrina ARGO® 182 DT 7482 - **DEX**; Amido pré-gelatinizado ARGO® GCS 2201 – **PRÉ-GEL**; Amido de milho regular ARGO® CS 3400 – **AMIDO**.

<sup>4</sup> Comoposição do suplemento vitaminico-mineral para peixe (Premix). 1000 g: vitamina A. 600000 IU; vitamina D3 600000 IU; vitamina E 12000 IU; vitamina K 1200 mg; vitamina B1 1200 mg; vitamina B2 1536 mg; vitamina B6 1287 mg; vitamina B12 4000 mg; folato 198 mg; Pantotenato de cálcio 3800 mg; vitamina C 48000 mg; Biotina 20 mg; Colina. 30000 mg; Niacina 19800 mg; Ferro 25 714 mg; Cobre 1960 mg; Manganésio 13334 mg; Zinco 6000 mg; Iodo 948 mg; Cobalto 2 mg; Selenio. 30,10 mg.

<sup>5</sup> ENN (extrato não nitrogenado)= [MS-(PB+MF+MM+EE)], no qual MS, PB, MF, MM e EE são matéria seca, proteína bruta, materia fibrosa, materia mineral e extrato etéreo, repectivamente.

### 3.3. Condições Ambientais

A qualidade de água do sistema de cultivo foi mantida em  $29,3 \pm 1,0^\circ\text{C}$ ; pH  $6,5 \pm 0,2$ ; oxigênio dissolvido  $4,7 \pm 0,3\text{mg/L}$  e  $\text{NH}_4^+$   $0,05 \pm 0,01\mu\text{g/L}$ . Esses parâmetros físico-químicos da água estão dentro da faixa de conforto prevista para a criação de peixes tropicais (VINATEA ARANA, 1997).

### 3.4. Variáveis de desempenho

Os valores de desempenho foram calculados para cada condição experimental, de acordo com as fórmulas a seguir:

- Ganho em peso (GP) = (peso final - peso inicial)
- Consumo = consumo médio de alimento / tempo experimental
- Taxa conversão alimentar (TCA) = consumo de alimento / ganho em peso

total

### 3.5. Determinações enzimáticas

#### 3.5.1. Preparação dos homogeneizados celulares

Dos tecidos coletados foram retiradas amostras de aproximadamente 100mg, homogeneizadas em tampão de homogeneização (tampão fosfato de sódio 20mM e Tris 10mM - pH 7,0 em glicerol 50% v/v) à 1.000 rpm por aproximadamente dois minutos sob banho de gelo em homogeneizador rotativo tipo Potter-Elvehjem provido de haste de Teflon. Os homogeneizados celulares de estômago eram centrifugado a  $13.400 \times g$  por 3 minutos; os de cecos pilóricos, de intestino anterior e de posterior eram centrifugados a  $13.400 \times g$  por 10 minutos. Os sobrenadantes foram utilizados como fonte de enzima.

#### 3.5.2. Ensaio enzimáticos

##### a) Amilase

O ensaio da atividade amilohidrolítica dos segmentos intestinais das duas espécies foram realizados segundo o “kit” clínico Amilase CNPG Liquiform (LABTEST, Lagoa Santa, MG, Brazil). O princípio do método baseia-se na conversão de  $\alpha$ -(2-cloro-4-nitrofenil)- $\beta$ -1,4-galactopiranosilmaltosideo (Gal-G2- $\alpha$ -CNP) em 1,4-galactopiranosilmaltose e 2-cloro-4-nitrofenol, o qual era mensurado em 405nm. A atividade

específica está expressa em  $\mu\text{mole}$  de glicose hidrolisado por minuto por miligrama de proteína tecidual solubilizada.

#### b) Maltase

As atividades da maltase foram ensaiadas separadamente em cecos pilóricos, intestino anterior e posterior de matrinxã e no intestino anterior, médio e posterior de híbridos de pintado. A atividade de maltase foi determinada em um meio de reação contendo: 0,5 ml de tampão citrato fosfato 0,2M pH 7,0; volume adequado de homogeneizado celular e 0,5ml de maltose 5%. As amostras foram ensaiadas em duplicata com dois brancos, um sem extrato enzimático (BE) e outro sem substrato (BS). Após a incubação por 60 minutos à temperatura de 25°C, a reação era interrompida com 0,1ml de ácido perclórico (PCA) 0,6N e em seguida 0,1ml de  $\text{KHCO}_3$  0,6N para neutralização. No sobrenadante, resultante da centrifugação a 14.400 x g por 5 min, era determinada a concentração de glicose livre pelo método da glicose oxidase. Dez microlitros de cada sobrenadante eram colocados em duplicata nos poços de uma micro-placa e adicionados de 200 $\mu\text{l}$  do reagente utilizado no método enzimático da glicose oxidase (glicose GOD\_ANA da Labtest). As placas eram lidas em 405nm utilizando um leitor de micro-placas (Termomax®, Molecular devices). Uma unidade de atividade enzimática foi definida como a quantidade de enzima capaz de hidrolisar 1  $\mu\text{mol}$  de maltose por minuto por miligrama de proteína.

#### c) Protease inespecífica

A atividade proteolítica total foi quantificada através da hidrólise de caseína, adaptado de HIDALGO e colaboradores (1999). Resumidamente, a mistura de reação era composta por tampão adequado segundo o pH ótimo de reação previamente estabelecido (500 $\mu\text{l}$ ), caseína 1% como substrato (500 $\mu\text{l}$ ) e uma alíquota do sobrenadante do homogeneizado tissular como fonte de enzima. Para o estômago, utilizava-se tampão glicina-HCl 0,2M (pH 2,0) e uma alíquota de 20 $\mu\text{l}$  de homogeneizado. Para cecos pilóricos, intestino anterior e posterior, utilizava-se tampão Tris-HCl 0,1M (pH 9,0) e alíquotas de 50 $\mu\text{l}$ . Decorrido o tempo de incubação, de 30 minutos para o estomago e de 60 minutos para os demais tecidos, a reação, ocorrida a 25°C, era interrompida com adição de 500  $\mu\text{l}$  de ácido tricloroacético (TCA) 15% e posteriormente centrifugada 13.400 x g por 3 minutos para a leitura da absorbância do sobrenadante em 280nm. Tirosina foi utilizada como padrão, e uma unidade de atividade enzimática foi definida como a quantidade de enzima necessária para formar 1 $\mu\text{g}$  de tirosina por minuto (U). A atividade específica está expressa em unidades por miligrama de proteína (U/mg de proteína).

#### d) Tripsina

A atividade proteolítica da tripsina foi determinada nos cecos pilóricos de matrinxã e no intestino anterior e no médio de híbridos de pintado conforme o método de HUMMEL (1959). Para a quantificação da atividade triptica eram misturados 10µl do sobrenadante do homogeneizado tissular e o substrato TAME (*p*-toluenesulfonil-L-arginina etilester) 1,04mM diluído no tampão Tris-HCl 0,2 M e CaCl<sub>2</sub> 0,01 M com pH ajustado para 8,1. A temperatura de incubação era de 25°C e a reação acompanhada por dois minutos. Uma unidade de tripsina foi definida como a quantidade de enzima capaz de produzir 1µmol de arginina por minuto por miligrama de proteína. A leitura da absorbância das amostras era realizada em 247nm.

#### e) Quimiotripsina

A atividade proteolítica de quimiotripsina foi determinada conforme HUMMEL (1959) nos homogeneizados celulares de cecos pilóricos de matrinxã e no intestino anterior e no médio de híbridos de pintado. Foi utilizada a mistura de reação contendo tampão TRIS 0,2M e CaCl<sub>2</sub> 0,01M pH 7,8 e 0,001mM de BTEE (benzotil-L-tirosina etilester) como substrato de reação. A reação era incubada a 25°C por um minuto. Uma unidade de quimiotripsina foi estabelecida como a variação de absorbância do substrato em 256nm após sua hidrólise completa e expressa como 1µmol de tirosina por minuto por miligrama de proteína.

#### f) Lipase inespecífica

As atividades lipolíticas não-específicas dos cecos pilóricos, do intestino anterior e do posterior de matrinxã e de intestino anterior, médio e posterior de híbridos de pintado foram determinadas segundo ALBRO e colaboradores (1985). Para a quantificação da atividade lipolítica não-específica, eram incubados, a 25 °C por 30 minutos, uma mistura que continha 30µl de sobrenadante do homogeneizado tissular e 500µl do substrato *p*-nitrofenil meristato 0,4mM diluído em tampão bicarbonato de amônio 24mM (pH 7.8) e Triton-X 100 0,5% (usado como emulsificante). Decorrido o tempo de incubação, as reações eram interrompidas pela adição de NaOH 25mM e a variação de densidade óptica era registrada em 405nm. Para os cálculos de atividade enzimática, 1 unidade foi definida como a quantidade

de enzima necessária para formar 1µmol de produto por minuto (U). A atividade específica está expressa em unidades por mg de proteína (U/ mg proteína).

g) Fosfatase alcalina (FALC)

A atividade de fosfatase alcalina foi determinada nos homogeneizados celulares de cecos pilóricos, intestino anterior e intestino posterior de matrinxã e de intestino anterior, médio e posterior de híbridos de pintado pelo método modificado de BRETAUDIÈRE e SPILMAN segundo BERGMEYER e BEACH (1983). A uma alíquota de homogeneizado celular era adicionada 100µL de *p*-nitrofenilfosfato (0,12M) em uma mistura contendo 2,7mL de tampão glicina pH 8,5 (0,05M) e MgCl<sub>2</sub> (0,01M). Após incubação a 30°C por tempo previamente padronizado, a reação era interrompida pela adição de 400µL de NaOH (2,0N) e os tubos eram centrifugados a 5000 x g por três minutos. O sobrenadante era lido em 405nm contra um branco de reação e o produto de reação foi quantificado pelo coeficiente de extinção molar do *p*-nitrofenol ( $\xi_{405} = 18,200 \text{ M}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ ) previamente determinado. A atividade enzimática foi expressa em nmols de *p*-nitrofenolato/min/mg de proteína (U/mg proteína).

h) Determinação de proteína total

As concentrações de proteína total dos tecidos do trato digestório foram determinadas pelo método de BRADFORD (1976). Este método consiste na mistura de 10µl do sobrenadante dos homogeneizados tissulares, previamente diluídos em tampão de homogeneização para ajuste da concentração, com o reativo de Bradford. Após incubação da mistura à 25°C por 5 minutos, a leitura das amostras era feita em “Microplate Reader” (Molecular Devices) a 620nm. A concentração de proteína era estimada contra uma solução padrão de caseína 1mg/ml. O reagente de Bradford é composto de 100mg de Comassie blue G250 em 50ml de etanol 95%. A essa solução são adicionados 100ml de ácido fosfórico 85% e o volume completado para um litro com água destilada. Os sobrenadantes dos homogeneizados tissulares eram diluídos três vezes para a determinação de proteína no estômago e cecos pilóricos e diluídos quatro vezes para intestino anterior e posterior.

### **3.6. Intermediários metabólicos**

#### *3.6.1. Preparação dos extratos ácidos*

Alíquotas de plasma, fígado e músculo branco foram diluídas em ácido tricloroacético (TCA) 20% na proporção de 1/10 para a quantificação de piruvato, lactato e amônia. Fígado e o músculo branco eram homogeneizados em homogeneizador mecânico tipo Potter Elvehjem com dois "strokes" de 30 segundos a 1.000 rpm, sob banho de gelo. Após a homogeneização, os extratos foram centrifugados a  $13.400 \times g$  por três minutos e os sobrenadantes foram utilizados como extratos celulares.

### *3.6.2. Preparação dos extratos neutros*

Alíquotas de fígado e de músculo branco eram diluídas em água destilada na proporção de 1/10 para a quantificação de aminoácidos livres, glicose, triglicerídeos e proteína. Esse processo foi realizado como descrito na preparação de extratos ácidos, substituindo-se o TCA por água destilada.

### *3.6.3. Determinação dos intermediários metabólicos*

#### a) Glicogênio

A extração do glicogênio tecidual foi realizada segundo BIDINOTTO e colaboradores (1997). Esse método consiste na precipitação alcoólica do glicogênio seguida pela determinação direta de açúcares redutores totais após hidrólise ácida (DUBOIS et al., 1956). Foram utilizados para as análises 50mg de fígado e 100mg de músculo branco. No processo de precipitação alcoólica (BIDINOTTO;SOUZA;MORAES, 1997) utilizou-se como reagentes; hidróxido de potássio (KOH 6N), álcool etílico e sulfato de potássio 10% ( $K_2SO_4$ ), enquanto que na determinação de açúcares redutores totais utilizou-se fenol a 4,1% e de ácido sulfúrico concentrado. A leitura óptica foi realizada em espectrofotômetro "Hach DR/2010" em um comprimento de onda de 480nm, contra um padrão de glicose que continha 100nmols. O conteúdo de glicogênio foi expresso em  $\mu$ mols de glicosil-glicose/g de tecido.

#### b) Glicose

A quantificação de glicose foi feita com o Kit Labtest de Glicose Oxidase (TRINDER, 1969), cujo princípio é a oxidação enzimática da glicose e a determinação de produto resultante colorido em quantidades equimolares. Este método consiste na mistura de 10 $\mu$ l de plasma ou de extrato neutro hepático ou muscular diluídos previamente em água (plasma 1:200, fígado 1:20 e músculo branco 1:1), com o reativo do Kit Labtest para glicose. Após essa mistura ter sido incubada à 37°C por 10 minutos, a leitura das amostras era feita na

“Microplate Reader” (Molecular Devices) com filtro de 525nm contra uma curva padrão de glicose.

c) Lactato

A determinação da concentração de lactato total foi feita de acordo o método de Harrower e Brown (1972). Em um volume adequado de extrato ácido, eram adicionados 20µl de sulfato de cobre 4% e 3,5ml de ácido sulfúrico. Posteriormente, os tubos de reação eram agitados e colocados a 100°C por cinco minutos. Após serem resfriados em gelo, eram adicionados 80µl e de p-fenilfenol (1,5g de p-fenilfenol em 100ml de solução aquosa de NaOH 2%). Os tubos eram então agitados periodicamente em vortex por uma hora. Passado este período, as amostras eram novamente fervidas por 90 segundos. Após o resfriamento em gelo, a leitura óptica das amostras era efetuada em espectrofotômetro “Hach DR/2010”, em 570nm contra uma solução padrão de lactato de 20nmols.

d) Piruvato

As concentrações de piruvato foram determinadas segundo LU (1939), baseando-se na reação da dinitrofenilhidrazina. Em síntese, o homogeneizado ácido era diluído em 500µl de água destilada, 250µl de dinitrofenilhidrazina eram adicionados à mistura de reação a qual permanecia em banho-maria a 37°C por 30 minutos. Em seguida, 3ml de NaOH (1,3N) eram adicionados à reação. A leitura óptica era realizada em espectrofotômetro “Hach DR/2010” em um comprimento de onda de 440nm. A concentração de piruvato foi estimada utilizando-se um padrão de piruvato contendo 100 nmols.

e) Proteínas totais

As concentrações plasmáticas, hepáticas e musculares de proteína total foram determinadas pelo método de BRADFORD (1976). Este método consiste na mistura de 10µl de plasma ou de extrato neutro hepático ou muscular diluídos previamente em água (plasma 1:200, fígado 1:20 e músculo branco 1:10), com o reativo de Bradford. Após essa mistura ter sido incubada à 25°C por 5 minutos, a leitura das amostras era feita em “Microplate Reader” (Molecular Devices) em 620nm e a concentração de proteína era estimada contra uma solução padrão de caseína 1mg/ml. O reagente de Bradford é composto de 100mg de Comassie blue G250 em 50ml de etanol 95%. A essa solução são adicionados 100ml de ácido fosfórico 85% e o volume completado para 1 litro com água destilada.

f) Aminoácidos livres

O teor de aminoácidos livres foi determinado nos tecidos segundo Copley (1941). Uma alíquota de plasma total, bem como dos extratos neutros, era adicionada a 2,0ml de solução de ninhidrina 0,1% em propanol. Os tubos de reação eram vedados e então colocados em banho-maria a 40°C, por 40 minutos. Após este período, a leitura óptica era realizada em um espectrofotômetro “Hach DR/2010” em um comprimento de onda de 570nm, contra um padrão de ácido  $\alpha$ -aminoacético 1mM.

g) Amônia

A amônia plasmática, hepática e muscular foi quantificada por Nesslerização (GENTZKOW;MAZEN, 1942), utilizando-se um volume adequado de extrato ácido, completado com água até atingir 2,0mL de solução, na qual era adicionado 0,5mL de reativo de Nessler. A leitura óptica era realizada em espectrofotômetro “Hach DR/2010” em 420nm. A concentração era estimada contra padrões de amônia contendo 100nmols de  $\text{NH}_4\text{Cl}$ .

h) Triglicerídeos

A análise de triglicerídeos foi realizada utilizando o Kit Labtest para triglicerídeos Liquiform, que se baseia em método colorimétrico-enzimático (TRINDER, 1969). Este método consiste na mistura de 10 $\mu$ l de plasma ou de extrato neutro hepático ou muscular, diluídos previamente em água (plasma 1:200, fígado 1:20 e músculo branco 1:10), com o reativo do Kit Labtest para triglicerídeos. Após essa mistura ter sido incubada à 37°C por 10 minutos, a leitura das amostras era feita em “Microplate Reader” (Molecular Devices) com filtro de 525nm contra uma curva padrão com alíquotas conhecidas de concentração de triglicerídeos (0, 25, 50, 100 e 200mg/dl).

### **3.7. Análises estatísticas**

Para análise estatística dos dados foi utilizado o software Graphpad Instat. O teste estatístico ANOVA General Linear Model foi aplicado seguido de pós-teste de Tukey para comparação dos grupos. O nível de significância admitido foi de  $p < 0,05$ . Os gráficos foram construídos com auxílio do software Origin 6.0, baseado nas médias e erro padrão da média (E.P.M).

## 4. RESULTADOS

### 4.1. Matrinxã

#### 4.1.1. Desempenho produtivo

O tipo de carboidrato nas dietas de matrinxã levou a uma mudança significativa no seu crescimento (Tabela 3) após o período experimental de 27 dias. O melhor ganho em peso foi observado nos peixes alimentados com dieta contendo amido seguido pelos animais que receberam dietas contendo amido pré-gelatinizado e dextrina. O menor ganho em peso foi observado em peixes alimentados com dieta contendo glicose. Os valores de consumo diário de ração aumentaram com a complexidade molecular do carboidrato presente na dieta (dietas GLI para dietas AMIDO), enquanto a taxa de conversão alimentar aparente diminuiu (Tabela 3).

Tabela 3. Desempenho produtivo de matrinxã (*Brycon amazonicus*)

	<i>Dietas experimentais</i>				
	GLI	MAL	DEX	PRÉ-GEL	AMIDO
Peso inicial médio <sup>1</sup>	107,18±11,67	101,05±14,55	110,48±14,25	111,55±12,42	107,48±14,0
Peso final médio <sup>1</sup>	108,94±4,60 <sup>c</sup>	126,88±14,95 <sup>b</sup>	156,87±24,62 <sup>a</sup>	164,65±19,92 <sup>a</sup>	167,18±24,1 <sup>a</sup>
GPM <sup>1</sup>	1,762±0,15 <sup>d</sup>	25,83±2,19 <sup>c</sup>	46,33±6,49 <sup>b</sup>	53,16±4,30 <sup>ab</sup>	59,70±5,63 <sup>a</sup>
TCA	47,04±6,00 <sup>a</sup>	2,38±0,11 <sup>b</sup>	1,70±0,14 <sup>c</sup>	1,61±0,24 <sup>c</sup>	1,63±0,23 <sup>c</sup>
Consumo <sup>2</sup>	8,37±0,32 <sup>d</sup>	12,32±0,31 <sup>c</sup>	13,86±0,35 <sup>b</sup>	13,39±0,32 <sup>b</sup>	17,57±0,49 <sup>a</sup>

Os peixes foram alimentados com dietas contendo diferentes tipos de carboidratos: GLI=glicose livre, MAL=maltose, DEX=dextrina, PRÉ-GEL=amido pré-gelatinizado e AMIDO=amido cru; Letras diferentes na mesma linha indicam diferenças estatísticas entre as médias ( $p < 0,05$ ) (média  $\pm$  E.P.M.) (n=9). <sup>1</sup> gramas; <sup>2</sup> gramas /dia; GPM – Ganho em peso médio; TCA – Taxa de conversão alimentar aparente.

#### 4.1.2. Enzimas digestivas

As atividades amilohidrolíticas das porções do trato digestório foram maiores nos cecos pilóricos, seguidas pelo intestino anterior (Figura 4). Foram observadas alterações significativas nas atividades enzimáticas das diferentes porções do trato digestório em função do tipo de carboidrato presente na dieta. A média das atividades amilohidrolíticas do grupo que recebeu dieta com glicose como fonte de carboidrato foi significativamente menor que a dos outros grupos, em todas as porções do trato digestório (Figura 5). Resultado oposto foi obtido com o grupo cuja dieta continha amido cru, também em todas as secções do intestino.

Os valores médios da maltase apresentaram redução em todas as porções do intestino somente no grupo GLI (Figura 6).

Não foram observadas alterações de atividade proteolítica em matrinxã em função da dieta, exceto naqueles alimentados com glicose, nos quais protease inespecífica (Figura 7) e tripsina (Figura 8) apresentaram redução. As atividades de quimiotripsina estão expressas na Figura 9. A razão tripsina/quimiotripsina apresentou o mesmo perfil das proteases, ou seja, a única alteração foi observada no grupo alimentado com glicose (Figura 10).

Não foram observadas alterações na atividade lipolítica de matrinxã em função da dieta, exceto naqueles exemplares alimentados com dieta contendo glicose, nos quais a média das atividades observadas foi menor (Figura 11).

O perfil de atividade das fosfatases alcalinas apresentou alterações ao longo do intestino, incluindo os cecos pilóricos (Figura 12). Nos cecos pilóricos e no intestino anterior observou-se redução da atividade de fosfatase nos peixes alimentados com glicose.

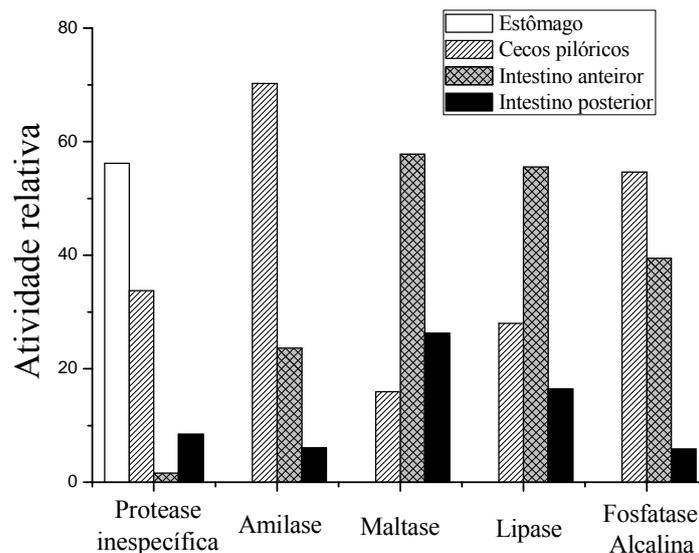


Figura 4) Atividades enzimáticas relativas de protease inespecífica, amilase, maltase, lipase e fosfatase alcalina de matrinxã nas diferentes porções do trato digestório expressas em porcentagem. As atividades relativas foram calculadas utilizando-se:  $AR = \left( \frac{\bar{z}}{\sum \bar{z}} \right) \times 100$ , na qual  $\bar{z}$  é a soma das médias de todos os tratamentos em uma secção do trato digestório e  $\sum \bar{z}$  é a soma das médias de todos os tratamentos de todas as secções do trato digestório.

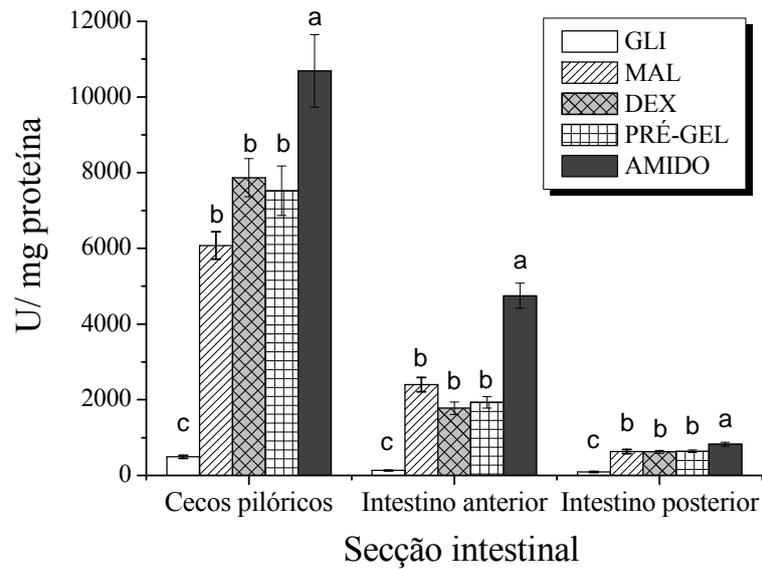


Figura 5) Atividade enzimática amilohidrolítica de cecos pilóricos, de intestino anterior e de intestino posterior de matrinxã alimentados com dietas contendo diferentes tipos de carboidratos: GLI, MAL, DEX, PRÉ-GEL e AMIDO. Letras diferentes no mesmo grupo de tecido representam médias estatisticamente diferentes para  $p < 0,05$ . Os valores estão expressos como Média  $\pm$  E.P.M. ( $n=9$ ). U= $\mu$ mol/minuto.

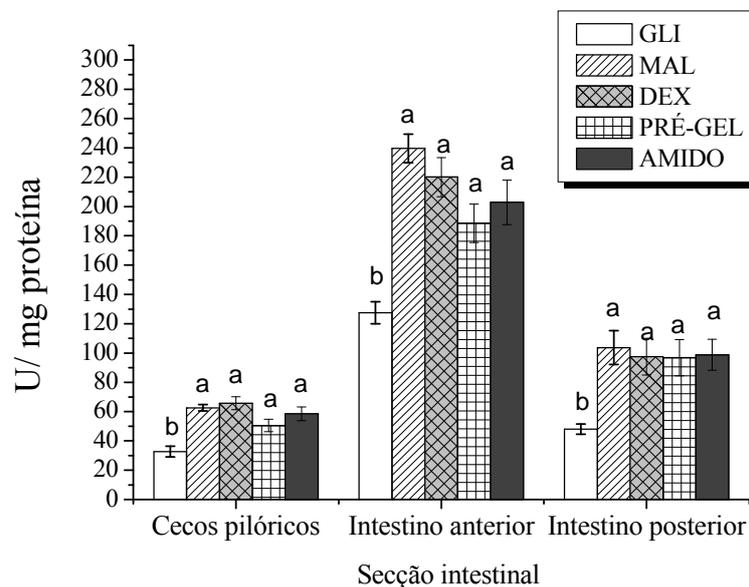


Figura 6) Atividade enzimática da maltase de cecos pilóricos, de intestino anterior e de intestino posterior de matrinxã alimentados com dietas contendo diferentes tipos de carboidratos: GLI, MAL, DEX, PRÉ-GEL e AMIDO. Letras diferentes no mesmo grupo de tecido representam médias estatisticamente diferentes para  $p < 0,05$ . Os valores estão expressos como Média  $\pm$  E.P.M. ( $n=9$ ). U= $\mu$ mol/minuto.

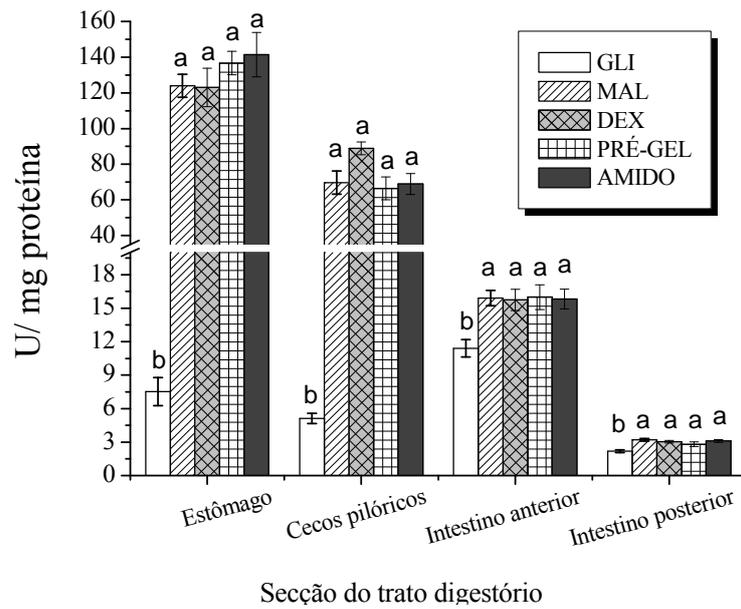


Figura 7) Atividade enzimática proteolítica inespecífica de estômago, de cecos pilóricos, de intestino anterior e de intestino posterior de matrinxã alimentados com dietas contendo diferentes tipos de carboidratos: GLI, MAL, DEX, PRÉ-GEL e AMIDO. Letras diferentes no mesmo grupo de tecido representam médias estatisticamente diferentes para  $p < 0,05$ . Os valores estão expressos como Média  $\pm$  E.P.M. (n=9). U= $\mu$ mol/minuto.

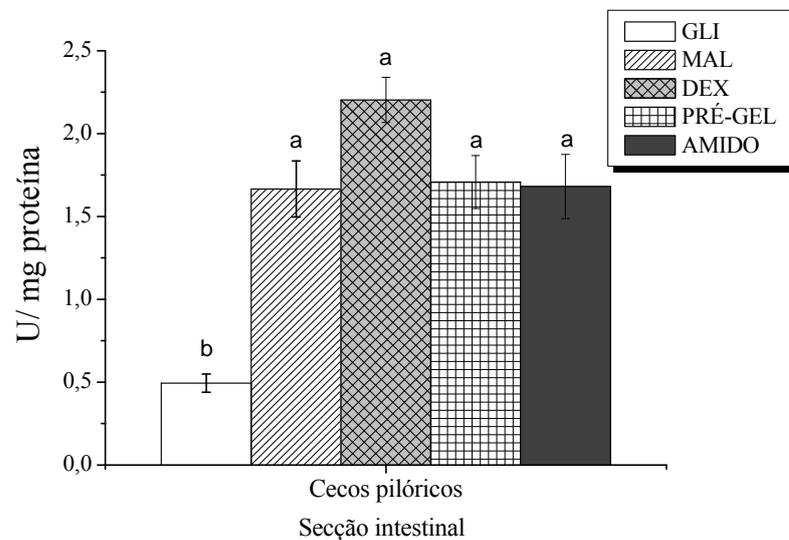


Figura 8) Atividade enzimática da tripsina de cecos pilóricos matrinxã alimentados com dietas contendo diferentes tipos de carboidratos: GLI, MAL, DEX, PRÉ-GEL e AMIDO. Letras diferentes no mesmo grupo de tecido representam médias estatisticamente diferentes para  $p < 0,05$ . Os valores estão expressos como Média  $\pm$  E.P.M. (n=9). U= $\mu$ mol/minuto.

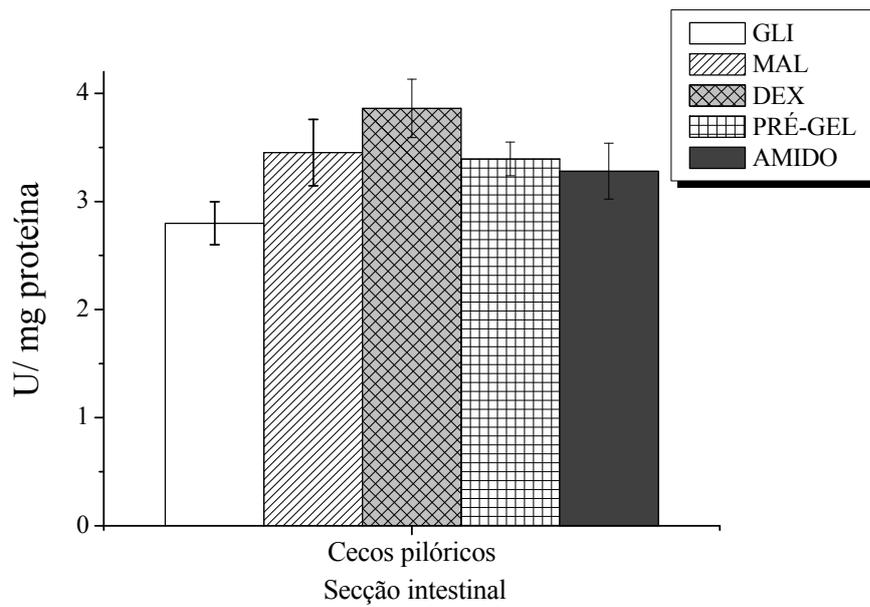


Figura 9) Atividade enzimática da quimiotripsina de cecos pilóricos matrinxã alimentados com dietas contendo diferentes tipos de carboidratos: GLI, MAL, DEX, PRÉ-GEL e AMIDO. Letras diferentes no mesmo grupo de tecido representam médias estatisticamente diferentes para  $p < 0,05$ . Os valores estão expressos como Média  $\pm$  E.P.M. (n=9). U= $\mu$ mol/minuto.

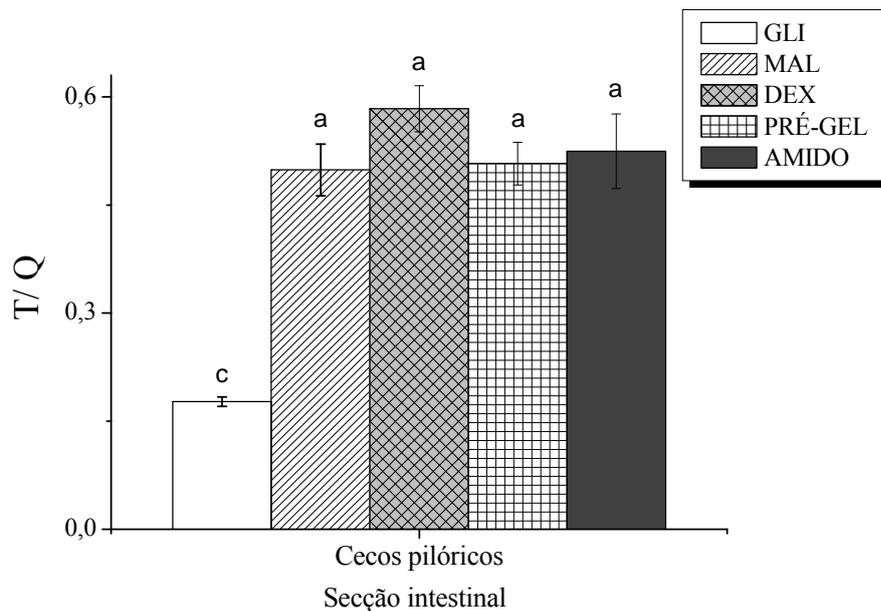


Figura 10) Razão das atividades de tripsina e de quimiotripsina de cecos pilóricos matrinxã alimentados com dietas contendo diferentes tipos de carboidratos: GLI, MAL, DEX, PRÉ-GEL e AMIDO. Letras diferentes no mesmo grupo de tecido representam médias estatisticamente diferentes para  $p < 0,05$ . Os valores estão expressos como Média  $\pm$  E.P.M. (n=9).

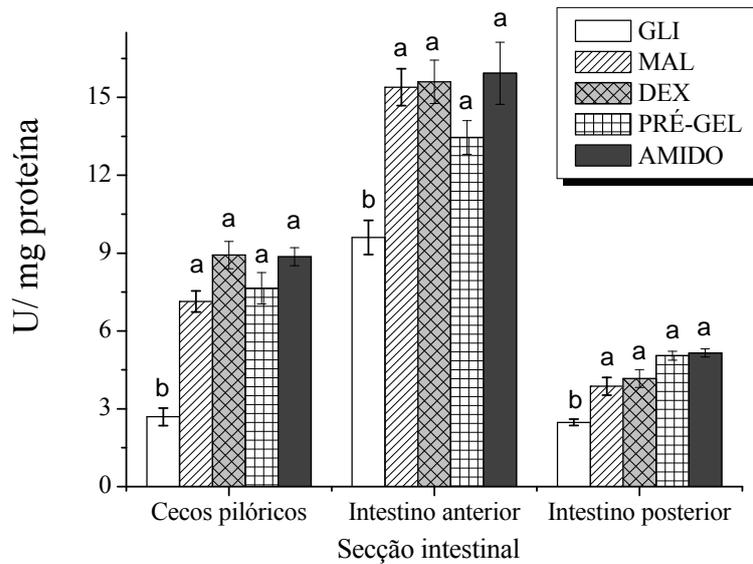


Figura 11) Atividade enzimática lipolítica inespecífica de cecos pilóricos, de intestino anterior e posterior de matrinxã alimentados com dietas contendo diferentes tipos de carboidratos: GLI, MAL, DEX, PRÉ-GEL e AMIDO. Letras diferentes no mesmo grupo de tecido representam médias estatisticamente diferentes para  $p < 0,05$ . Os valores estão expressos como Média  $\pm$  E.P.M. (n=9). U= $\mu$ mol/minuto.

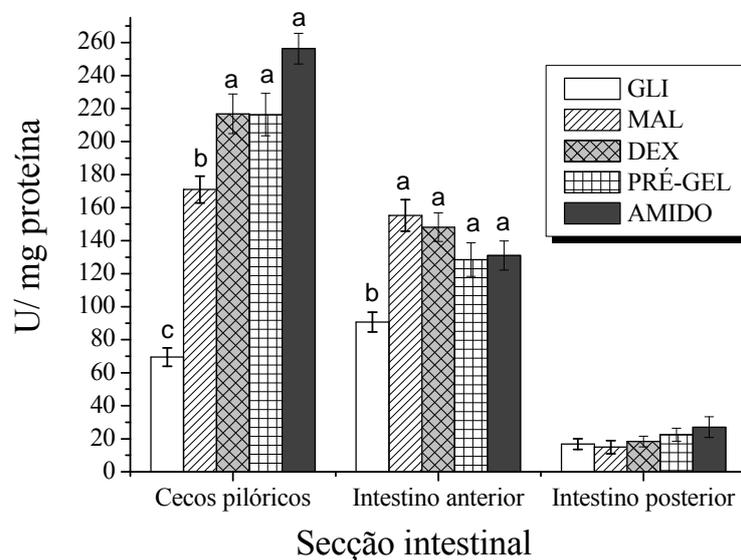


Figura 12) Atividade enzimática fosfatase alcalina de cecos pilóricos, de intestino anterior e posterior de matrinxã em alimentados com dietas contendo diferentes tipos de carboidratos: GLI, MAL, DEX, PRÉ-GEL e AMIDO. Letras diferentes no mesmo grupo de tecido representam médias estatisticamente diferentes para  $p < 0,05$ . Os valores estão expressos como Média  $\pm$  E.P.M. (n=9). U= $\mu$ mol/minuto.

### ***4.1.3. Metabolismo intermediário***

#### **a) Perfil metabólico hepático**

Os valores médios das concentrações de metabólitos no fígado de matrinxãs alimentados com diferentes tipos de carboidrato estão expressos na Tabela 4. Com exceção de lactato, todos os metabólitos apresentaram alteração em função do tipo de carboidrato da dieta. Os maiores teores de glicogênio foram observados nos peixes alimentados com amido cru e amido gelatinizado, seguidos dos alimentados com maltose; nos peixes alimentados com glicose e dextrina foram observados os menores teores. A maior concentração de glicose foi observada nos peixes alimentados com amido cru.

A concentração de piruvato foi superior nos peixes alimentados com glicose; não houve diferenças entre os outros grupos (Tabela 4). A maior concentração de triglicerídeos foi dos peixes alimentados com amido cru como fonte de carboidrato; a menor foi observada nos peixes alimentados com glicose.

As maiores concentrações de proteína foram observadas nos peixes alimentados com glicose e dextrina, seguidas pelos alimentados com maltose; as menores concentrações foram observadas nos peixes alimentados com dietas com amido cru ou com pré-gelatinizado (Tabela 4). Nos peixes alimentados com glicose foi observado o menor teor de aminoácidos livres, enquanto a amônia foi maior nos peixes alimentados com amido cru e a menor no grupo alimentado com glicose.

#### **b) Perfil metabólico plasmático**

Os valores médios das concentrações de metabólitos plasmáticos de matrinxãs alimentados com diferentes tipos de carboidratos estão expressos na Tabela 4. As médias das concentrações de glicose, piruvato, proteína e amônia não apresentaram alterações significativas em função da dieta. Porém, foram observadas alterações significativas nas médias das concentrações de lactato, triglicerídeos e aminoácidos. As concentrações plasmáticas de triglicerídeos e de aminoácidos dos peixes alimentados com a dieta contendo glicose foram menores que as demais. A concentração média de lactato deste grupo foi maior que as dos outros.

c) Perfil metabólico da musculatura branca

Os valores médios das concentrações de metabólitos do músculo branco de matrinxãs alimentados com diferentes tipos de carboidrato estão expressos na Tabela 4. Não foram observadas mudanças nas concentrações de glicose, piruvato, aminoácidos e glicogênio em função do carboidrato da dieta. Porém os teores de lactato e de triglicerídeos foram maiores nos grupos alimentados com glicose e com amido cru, respectivamente. Os teores de proteína nos peixes alimentados com amido gelatinizado e amido cru foram superiores aos outros; a concentração de amônia foi mais alta apenas nos peixes alimentados com amido cru.

Tabela 4. Concentração de metabólitos em fígado, plasma e músculo branco de *Brycon amazonicus* alimentados com dietas contendo diferentes tipos de carboidratos:.

	<i>Dietas experimentais</i>				
	GLI	MAL	DEX	PRÉ-GEL	AMIDO
<b><i>Fígado</i></b>					
Glicogênio <sup>1</sup>	513,11±17,65 <sup>c</sup>	626,68±19,90 <sup>b</sup>	540,11±24,17 <sup>c</sup>	684,02±13,57 <sup>a</sup>	694,23±23,04 <sup>a</sup>
Glicose <sup>2</sup>	19,05±1,09 <sup>b</sup>	23,09±0,62 <sup>b</sup>	22,40±1,44 <sup>b</sup>	23,56±0,75 <sup>b</sup>	32,05±2,31 <sup>a</sup>
Lactato <sup>1</sup>	13,14±0,62	13,78±0,51	15,82±0,34	16,09±0,83	16,60±1,40
Piruvato <sup>1</sup>	9,40±0,32 <sup>a</sup>	8,18±0,22 <sup>b</sup>	8,01±0,25 <sup>b</sup>	8,05±0,33 <sup>b</sup>	7,14±0,21 <sup>b</sup>
Proteína <sup>2</sup>	50,70±1,75 <sup>a</sup>	43,78±1,58 <sup>b</sup>	56,78±1,70 <sup>a</sup>	36,92±1,29 <sup>c</sup>	35,91±0,81 <sup>c</sup>
Aminoácidos <sup>1</sup>	27,01±0,95 <sup>b</sup>	31,08±0,95 <sup>a</sup>	33,28±0,86 <sup>a</sup>	32,91±0,80 <sup>a</sup>	32,11±0,96 <sup>a</sup>
Amônia <sup>1</sup>	52,42±1,92 <sup>c</sup>	63,98±2,12 <sup>b</sup>	67,74±2,05 <sup>b</sup>	69,23±1,80 <sup>b</sup>	79,22±2,30 <sup>a</sup>
Triglicerídeos <sup>2</sup>	6,84±0,22 <sup>c</sup>	8,02±0,31 <sup>b</sup>	8,11±0,29 <sup>b</sup>	8,22±0,24 <sup>b</sup>	10,06±0,27 <sup>a</sup>
<b><i>Plasma</i></b>					
Glicose <sup>3</sup>	0,39±0,01	0,39±0,02	0,43±0,03	0,37±0,01	0,36±0,01
Lactato <sup>4</sup>	0,37±0,03 <sup>a</sup>	0,10±0,01 <sup>c</sup>	0,10±0,01 <sup>c</sup>	0,12±0,01 <sup>c</sup>	0,17±0,01 <sup>b</sup>
Piruvato	0,12±0,01	0,13±0,01	0,11±0,00	0,12±0,00	0,12±0,00
Proteína <sup>3</sup>	5,38±0,30	4,95±0,32	5,58±0,17	4,35±0,27	4,46±0,31
Aminoácidos <sup>4</sup>	2,79±0,11 <sup>c</sup>	3,18±0,12 <sup>bc</sup>	3,55±0,12 <sup>b</sup>	4,23±0,16 <sup>a</sup>	4,20±0,16 <sup>a</sup>
Amônia <sup>4</sup>	0,54±0,02	0,55±0,02	0,51±0,02	0,51±0,01	0,50±0,01
Triglicerídeos <sup>3</sup>	0,69±0,06 <sup>b</sup>	1,09±0,06 <sup>a</sup>	1,06±0,09 <sup>a</sup>	1,11±0,08 <sup>a</sup>	1,20±0,05 <sup>a</sup>
<b><i>Músculo branco</i></b>					
Glicogênio <sup>1</sup>	38,64±1,20	36,78±1,68	34,67±1,56	40,23±1,35	36,40±1,586
Glicose <sup>2</sup>	1,16±0,04	1,20±0,06	1,03±0,04	1,13±0,04	1,01±0,04
Lactato <sup>1</sup>	53,31±1,33 <sup>a</sup>	39,16±1,60 <sup>b</sup>	36,86±1,94 <sup>b</sup>	40,17±0,88 <sup>b</sup>	41,04±1,02 <sup>b</sup>
Piruvato <sup>1</sup>	2,61±0,14	2,77±0,11	2,48±0,19	2,89±0,19	2,60±0,20
Proteína <sup>2</sup>	12,77±0,58 <sup>b</sup>	12,93±0,63 <sup>b</sup>	13,86±0,62 <sup>b</sup>	17,35±0,47 <sup>a</sup>	15,82±0,53 <sup>a</sup>
Aminoácidos <sup>1</sup>	28,47±1,90	35,26±2,15	28,87±1,75	28,84±1,79	29,84±1,97
Amônia <sup>1</sup>	26,22±0,64 <sup>b</sup>	26,29±0,95 <sup>b</sup>	25,74±0,63 <sup>b</sup>	27,49±0,69 <sup>b</sup>	31,03±0,83 <sup>a</sup>
Triglicerídeos <sup>2</sup>	1,53±0,04 <sup>b</sup>	1,45±0,05 <sup>b</sup>	1,65±0,05 <sup>b</sup>	1,66±0,05 <sup>b</sup>	1,97±0,06 <sup>a</sup>

GLI=glicose livre, MAL=maltose, DEX=dextrina, PRÉ-GEL=amido pré-gelatinizado e AMIDO=amido cru; Letras diferentes na mesma linha significa diferenças estatísticas ( $p < 0,05$ ) (média ± E.P.M.) (n=9). As atividades enzimáticas estão expressas em U/mg de proteína. Não foram detectadas atividades da tripsina e da quimitripsina no intestino posterior.

## 4.2. Híbridos de pintado

### 4.2.1. Desempenho produtivo

O tipo de carboidrato presente na dieta dos híbridos de pintado influenciou seu crescimento (Tabela 5). O maior ganho foi observado nos peixes alimentados com maltose, dextrose ou amido gelatinizado, seguido daqueles que receberam amido cru. O desempenho em peso foi observado em peixes alimentados com glicose.

O menor consumo e a maior taxa de conversão alimentar foram observados nos peixes alimentados com glicose; nos peixes alimentados com amido gelatinizado e amido cru foi observado o segundo menor consumo médio, porém a melhor taxa de conversão alimentar aparente foi obtida com os peixes alimentados com amido gelatinizado. As segundas maiores taxas de conversão alimentar aparente foram observadas nos peixes alimentados com maltose e amido seguidos dos peixes alimentados com dextrina. Os maiores consumos foram observados nos animais alimentados com maltose e dextrina (Tabela 5).

Tabela 5. Desempenho produtivo de híbridos de *Pseudoplatistoma corruscans* X *Pseudoplatystoma fasciatum* alimentados com dietas contendo diferentes tipos de carboidratos

	<i>Dietas experimentais</i>				
	GLI	MAL	DEX	PRÉ-GEL	AMIDO
Peso inicial médio <sup>1</sup>	167,22±7,26	176,25±2,02	177,31±5,77	179,06±6,02	175,27±6,10
Peso final médio <sup>1</sup>	196,33±28,75	219,66±25,15	222,41±32,75	223,37±46,37	212,95±26,30
GPM <sup>1</sup>	29,10±1,29 <sup>d</sup>	43,41±0,96 <sup>b</sup>	46,33±0,59 <sup>a</sup>	44,31±3,18 <sup>a</sup>	37,68±1,02 <sup>c</sup>
TCA	2,44±0,06 <sup>d</sup>	2,34±0,05 <sup>cd</sup>	2,11±0,02 <sup>b</sup>	1,90±0,03 <sup>a</sup>	2,26±0,02 <sup>c</sup>
Consumo <sup>2</sup>	9,00±0,11 <sup>c</sup>	20,11±0,53 <sup>a</sup>	19,29±0,79 <sup>a</sup>	16,67±1,46 <sup>b</sup>	14,84±0,25 <sup>b</sup>

Os peixes foram alimentados com dietas contendo diferentes tipos de carboidratos: GLI=glicose livre, MAL=maltose, DEX=dextrina, PRÉ-GEL=amido pré-gelatinizado e AMIDO=amido cru; Letras diferentes na mesma linha indicam diferenças estatísticas entre as médias ( $p < 0,05$ ) (média  $\pm$  E.P.M.) (n=9). <sup>1</sup> gramas; <sup>2</sup> gramas /dia; GPM – Ganho em peso médio; TCA – Taxa de conversão alimentar aparente.

#### 4.2.2. *Enzimas digestivas*

Foram observadas alterações significativas nas atividades das carboidratases. Os maiores valores de atividade amilohidrolítica foram observados no intestino anterior, seguido do intestino médio (Figura 13). Nas três secções do trato digestório foram observados os mesmos perfis de atividade; os peixes alimentados com amido cru apresentaram atividade amilohidrolítica significativamente maior que as dos demais grupos (Figura 14). Os valores mais baixos foram observados nos peixes alimentados com glicose e maltose (Figura 14).

A atividade da maltase apresentou maior atividade no intestino médio (Figura 15). A menor atividade foi obtida entre os peixes alimentados com glicose. Os outros grupos apresentaram valores semelhantes.

As maiores atividades proteolíticas foram observadas no estômago e intestino anterior (Figura 13). Porém, a atividade proteolítica inespecífica (Figura 16), de tripsina (Figura 17), e de quimiotripsina (Figura 18) além da razão tripsina/quimiotripsina (Figura 19) não foram diferentes entre as secções do trato digestório em função do tipo de carboidrato presente no alimento.

A atividade lipolítica apresentou valores maiores no intestino médio (Figura 13). Nos três segmentos intestinais avaliados não foram observadas diferenças entre os peixes alimentados com dietas com diferentes tipos de carboidratos (Figura 20).

Os valores médios das atividades de fosfatases alcalinas estão expressos na Figura 21. A única mudança observada foi a redução desta atividade nos peixes alimentados com glicose livre (Figura 21). Os demais grupos apresentaram médias semelhantes entre si.

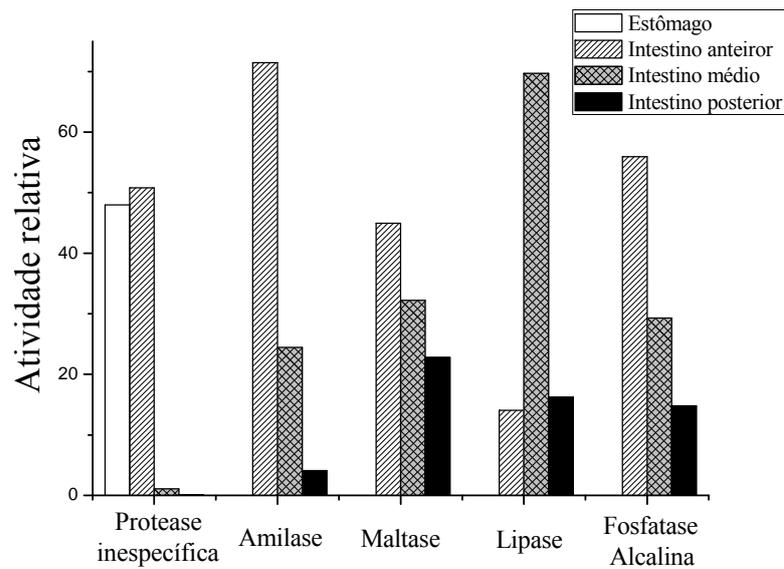


Figura 13) Atividades enzimáticas relativas de protease inespecífica, amilase, maltase, lipase e fosfatase alcalina de híbridos de pintado nas diferentes porções do trato digestório expressas em porcentagem. As atividades relativas foram calculadas utilizando-se:  $AR = \left( \frac{\bar{z}}{\sum \bar{z}} \right) \times 100$ , na qual  $\bar{z}$  é a soma das médias de todos os tratamentos em uma secção do trato digestório e  $\sum \bar{z}$  é a soma das médias de todos os tratamentos de todas as secções do trato digestório.

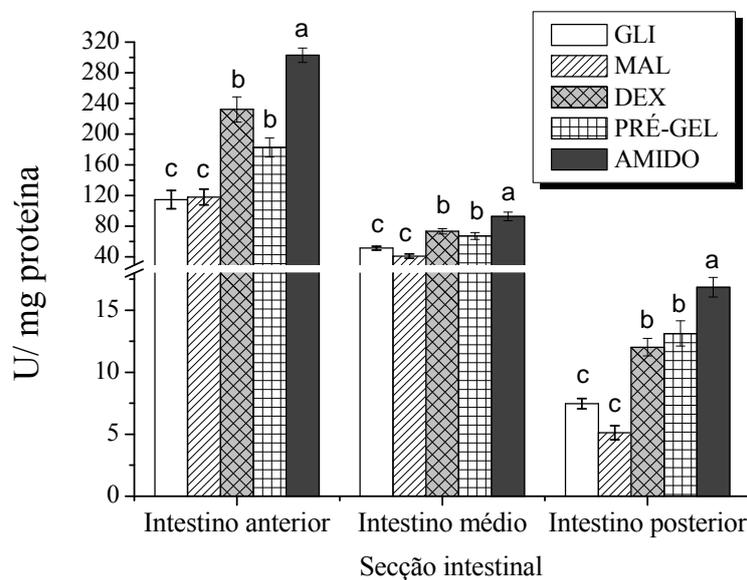


Figura 14) Atividade enzimática amilohidrolítica de intestino anterior, intestino médio e de intestino posterior de híbridos de pintado alimentados com dietas contendo diferentes tipos de carboidratos: GLI, MAL, DEX, PRÉ-GEL e AMIDO. Letras diferentes no mesmo grupo de tecido representam médias estatisticamente diferentes para  $p < 0,05$ . Os valores estão expressos como Média  $\pm$  E.P.M. (n=9). U= $\mu$ mol/minuto.

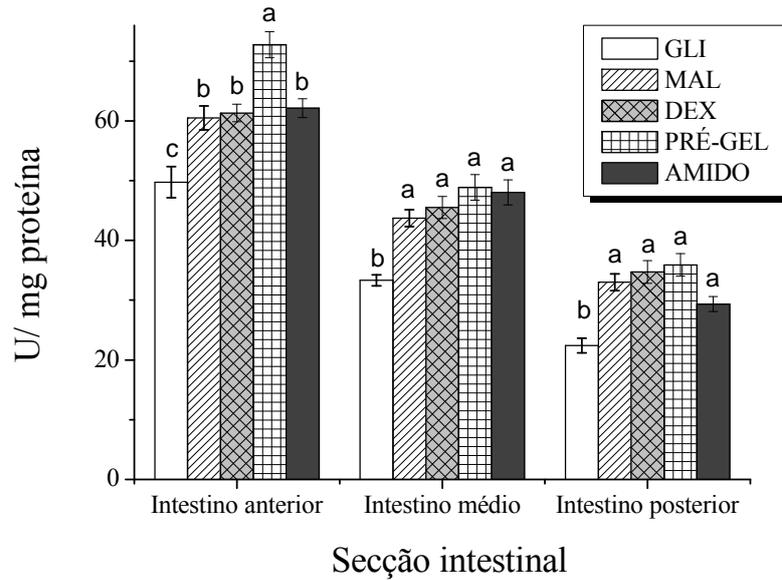


Figura 15) Atividade enzimática da maltase de intestino anterior, intestino médio e de intestino posterior de híbridos de pintado alimentados com dietas contendo diferentes tipos de carboidratos: GLI, MAL, DEX, PRÉ-GEL e AMIDO. Letras diferentes no mesmo grupo de tecido representam médias estatisticamente diferentes para  $p < 0,05$ . Os valores estão expressos como Média  $\pm$  E.P.M. ( $n=9$ ).  $U = \mu\text{mol}/\text{minuto}$ .

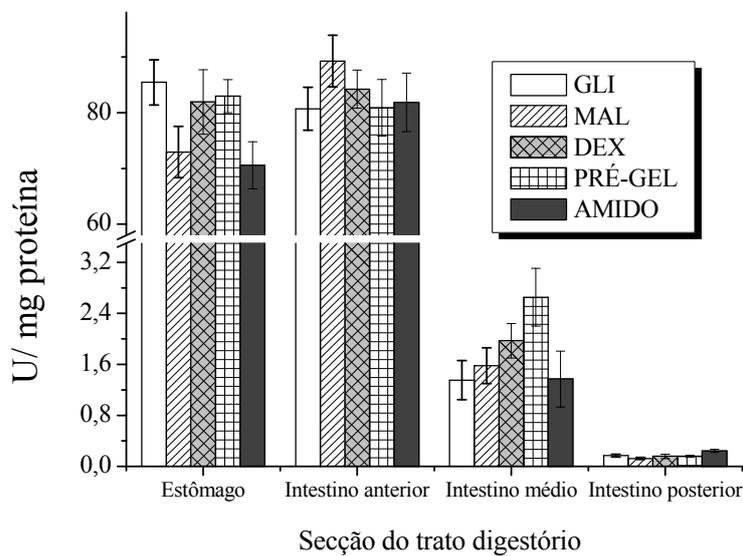


Figura 16) Atividade enzimática proteolítica inespecífica de estômago, de intestino anterior, intestino médio e de intestino posterior de híbridos de pintado alimentados com dietas contendo diferentes tipos de carboidratos: GLI, MAL, DEX, PRÉ-GEL e AMIDO. Letras diferentes no mesmo grupo de tecido representam médias estatisticamente diferentes para  $p < 0,05$ . Os valores estão expressos como Média  $\pm$  E.P.M. ( $n=9$ ).  $U = \mu\text{mol}/\text{minuto}$ .

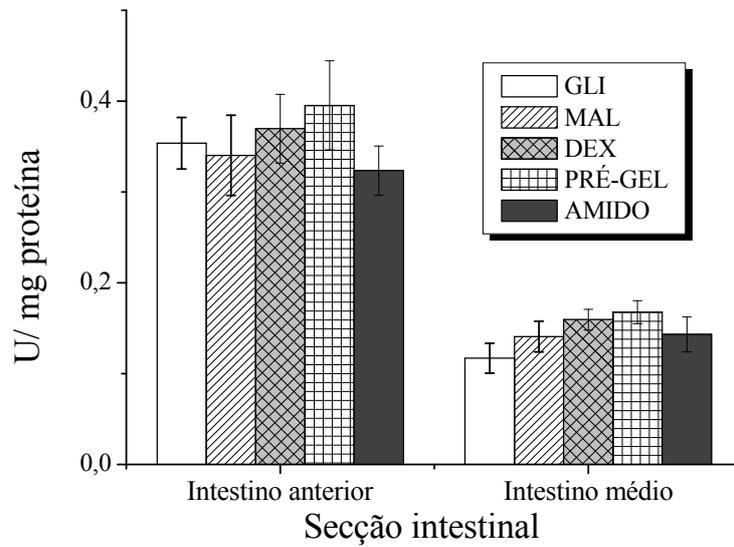


Figura 17) Atividade enzimática da tripsina de intestino anterior e médio de híbrido de pintado alimentados com dietas contendo diferentes tipos de carboidratos: GLI, MAL, DEX, PRÉ-GEL e AMIDO. Letras diferentes no mesmo grupo de tecido representam médias estatisticamente diferentes para  $p < 0,05$ . Os valores estão expressos como Média  $\pm$  E.P.M. ( $n=9$ ). U= $\mu$ mol/minuto.

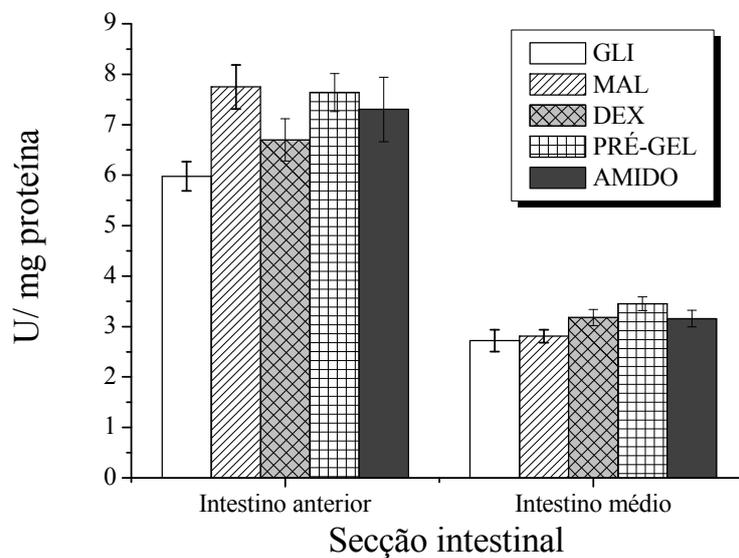


Figura 18) Atividade enzimática da quimiotripsina de intestino anterior e médio de híbrido de pintado alimentados com dietas contendo diferentes tipos de carboidratos: GLI, MAL, DEX, PRÉ-GEL e AMIDO. Letras diferentes no mesmo grupo de tecido representam médias estatisticamente diferentes para  $p < 0,05$ . Os valores estão expressos como Média  $\pm$  E.P.M. ( $n=9$ ). U= $\mu$ mol/minuto.

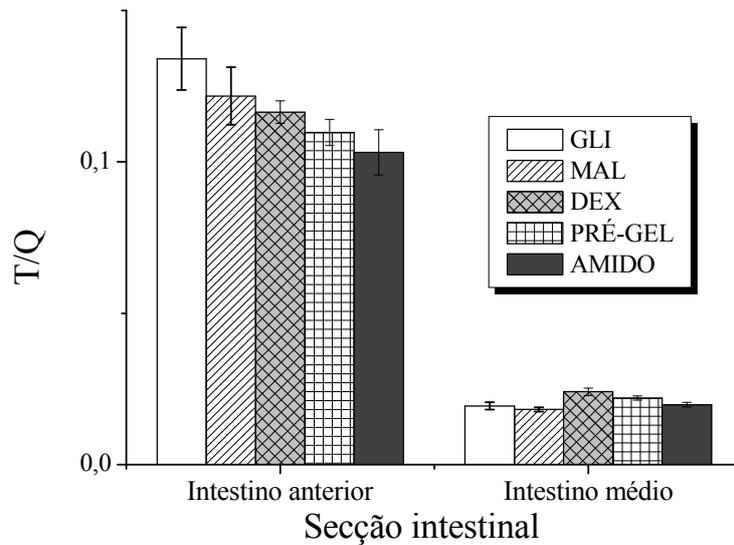


Figura 19) Razão das atividades de tripsina e de quimiotripsina de intestino anterior e intestino médio de híbridos de pintado alimentados com dietas contendo diferentes tipos de carboidratos: GLI, MAL, DEX, PRÉ-GEL e AMIDO. Letras diferentes no mesmo grupo de tecido representam médias estatisticamente diferentes para  $p < 0,05$ . Os valores estão expressos como Média  $\pm$  E.P.M. (n=9).

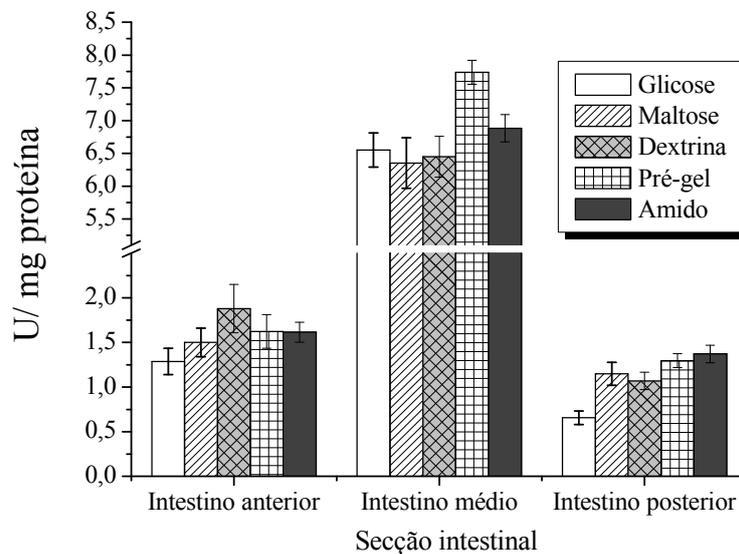


Figura 20) Atividade enzimática lipolítica inespecífica de intestino anterior, de médio e de posterior de híbridos de pintado alimentados com dietas contendo diferentes tipos de carboidratos: GLI, MAL, DEX, PRÉ-GEL e AMIDO. Letras diferentes no mesmo grupo de tecido representam médias estatisticamente diferentes para  $p < 0,05$ . Os valores estão expressos como Média  $\pm$  E.P.M. (n=9). U= $\mu$ mol/minuto.

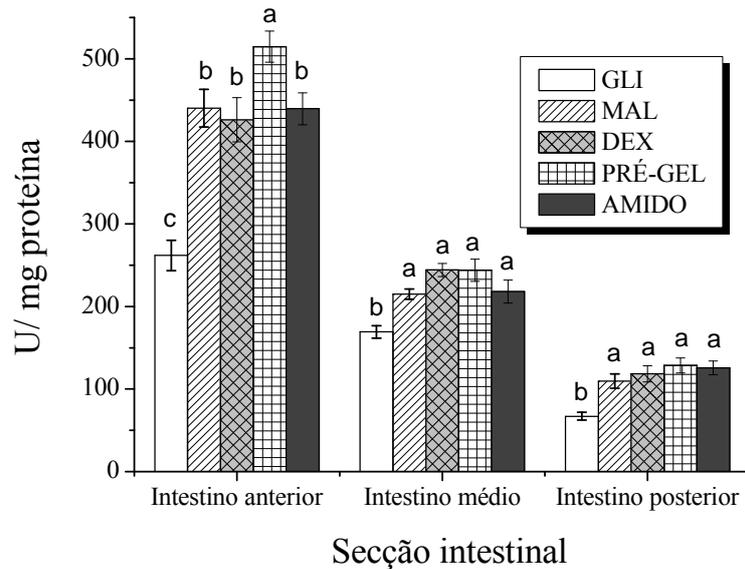


Figura 21) Atividade enzimática fosfatase alcalina de intestino anterior, de médio e de posterior de híbridos de pintado alimentados com dietas contendo diferentes tipos de carboidratos: GLI, MAL, DEX, PRÉ-GEL e AMIDO. Letras diferentes no mesmo grupo de tecido representam médias estatisticamente diferentes para  $p < 0,05$ . Os valores estão expressos como Média  $\pm$  E.P.M. ( $n=9$ ). U= $\mu$ mol/minuto.

#### 4.2.3. Metabolismo intermediário

##### a) Perfil metabólico plasmático

As médias das concentrações dos metabólitos plasmáticos de híbridos de pintados estão expressas na Tabela 6. A única alteração observada ocorreu nas concentrações de glicose. A concentração média de glicose do grupo alimentado com amido pré-gelatinizado foi maior que a dos outros grupos.

##### b) Perfil metabólico da musculatura branca

As médias das concentrações dos metabólitos nos diferentes grupos estão expressas na Tabela 6. Alterações significativas ocorreram nas concentrações médias de glicogênio, proteína e lactato. Glicose, piruvato, amônia, aminoácidos e triglicerídeos não apresentaram alterações significativas. O teor de glicogênio foi superior nos peixes alimentados com glicose. Os outros grupos não apresentaram diferenças significativas entre si. As maiores concentrações de proteína foram observadas nos indivíduos alimentados com

amido gelatinizado. Os outros grupos não foram significativamente distintos. As maiores concentrações de lactato ocorreram nos peixes alimentados com glicose e maltose.

c) Perfil metabólico hepático

Os resultados obtidos no fígado estão expressos na Tabela 6. Neste órgão, a alteração do tipo de carboidrato do alimento não provocou alterações significativas nas concentrações de glicogênio, piruvato, lactato, proteína e triglicerídeos.

A concentração média de glicose hepática foi maior nos peixes alimentados com amido cru, seguidos pelos alimentados com amido gelatinizado. Os demais grupos foram semelhantes entre si. Os maiores teores de amônia foram observados nos peixes alimentados com glicose e amido cru, seguidos dos alimentados com dextrina e amido gelatinizado, cujas médias foram iguais. Os peixes alimentados maltose apresentaram o menor teor de amônia. Os valores médios de aminoácidos dos peixes alimentados com glicose e maltose foram maiores que dos outros grupos com médias que não foram significativamente distintas entre si.

Tabela 6. Concentração de metabólitos em fígado, plasma e músculo branco de híbridos de *Pseudoplatistoma corruscans* X *Pseudoplatystoma fasciatu* alimentados com dietas contendo diferentes tipos de carboidratos..

	Dietas				
	GLI	MAL	DEX	PRÉ-GEL	AMIDO
<b>Fígado</b>					
Glicogênio <sup>1</sup>	663,86±31,17	756,02±39,43	788,69±34,51	753,60±39,15	654,94±32,08
Glicose <sup>2</sup>	47,26±1,16 <sup>c</sup>	49,16±1,25 <sup>c</sup>	39,19±1,01 <sup>c</sup>	36,66±1,64 <sup>b</sup>	37,97±0,97 <sup>a</sup>
Lactato <sup>1</sup>	13,86±0,84	9,94±0,37	10,67±1,17	10,63±1,10	9,82±1,12
Piruvato <sup>1</sup>	3,91±0,28	4,92±0,38	5,32±0,23	5,41±0,25	4,33±0,49
Proteína <sup>2</sup>	88,89±3,02	96,41±6,17	90,89±3,94	71,89±6,38	82,05±6,38
Aminoácidos <sup>1</sup>	47,26±1,33 <sup>a</sup>	49,16±2,18 <sup>a</sup>	39,19±1,42 <sup>b</sup>	36,66±2,38 <sup>b</sup>	37,97±1,44 <sup>b</sup>
Amônia <sup>1</sup>	149,31±4,44 <sup>a</sup>	106,00±4,25 <sup>c</sup>	121,42±5,54 <sup>b</sup>	130,38±2,44 <sup>b</sup>	160,25±3,41 <sup>a</sup>
Triglicerídeos <sup>2</sup>	71,98±4,77	57,49±2,70	58,26±5,66	63,63±4,21	59,59±4,38
<b>Plasma</b>					
Glicose <sup>3</sup>	1,37±0,09 <sup>b</sup>	2,11±0,18 <sup>b</sup>	2,12±0,22 <sup>b</sup>	3,45±0,16 <sup>a</sup>	1,69±0,21 <sup>b</sup>
Lactato <sup>4</sup>	0,27±0,02	0,19±0,02	0,21±0,03	0,17±0,03	0,17±0,02
Piruvato	0,05±0,00	0,04±0,00	0,05±0,00	0,04±0,00	0,05±0,00
Proteína <sup>3</sup>	15,46±0,95	14,22±0,56	15,70±0,93	14,58±0,75	14,46±1,04
Aminoácidos <sup>4</sup>	6,74±0,28	5,56±0,13	6,33±0,26	6,15±0,28	6,85±0,43
Amônia <sup>4</sup>	0,52±0,02	0,65±0,03	0,71±0,04	0,86±0,03	0,62±0,05
Triglicerídeos <sup>3</sup>	7,75±0,49	5,43±0,22	5,62±0,40	6,51±0,40	6,69±0,77
<b>Músculo branco</b>					
Glicogênio <sup>1</sup>	46,84±2,89 <sup>a</sup>	30,50±1,55 <sup>b</sup>	32,98±1,33 <sup>b</sup>	29,59±0,77 <sup>b</sup>	32,60±1,43 <sup>b</sup>
Glicose <sup>2</sup>	1,33±0,11	0,95±0,04	1,04±0,05	0,95±0,10	1,05±0,12
Lactato <sup>1</sup>	21,74±0,91	22,38±1,54 <sup>a</sup>	16,04±0,84 <sup>b</sup>	12,70±0,92 <sup>b</sup>	16,82±0,85 <sup>b</sup>
Piruvato <sup>1</sup>	0,65±0,02	0,56±0,03	0,62±0,02	0,55±0,03	0,69±0,02
Proteína <sup>2</sup>	41,21±1,17 <sup>b</sup>	44,49±1,11 <sup>b</sup>	45,15±0,85 <sup>b</sup>	50,56±0,46 <sup>a</sup>	45,06±1,20 <sup>b</sup>
Aminoácidos <sup>1</sup>	25,69±1,47	25,79±1,79	27,42±3,03	25,57±1,09	27,87±1,97
Amônia <sup>1</sup>	76,94±2,60	62,04±3,56	72,63±4,85	72,25±5,81	72,97±5,06
Triglicerídeos <sup>2</sup>	3,08±0,17	2,56±0,14	2,57±0,20	2,91±0,15	2,44±0,13

Os peixes foram alimentados com dietas contendo diferentes tipos de carboidratos: GLI=glicose livre, MAL=maltose, DEX=dextrina, PRÉ-GEL=amido pré-gelatinizado e AMIDO=amido cru; Letras diferentes nas linhas representam diferenças significativas (P<0,05). <sup>1</sup> Expressos em µmol/g tecido; <sup>2</sup>Expressos em mg/g tecido; <sup>3</sup>Expressos em mg/ml de plasma; <sup>4</sup>Expressos em µmol/ml de plasma

## 5. DISCUSSÃO

### 5.1. Desempenho produtivo

As exigências de carboidratos nas dietas para peixes tropicais de água doce ainda não estão completamente estabelecidas. No entanto, sua utilização em níveis apropriados tem melhorado o crescimento em algumas espécies tais como formas juvenis de *G. morhua* (HEMRE;LIE;SUNDBY, 1993), salmão do Atlântico (HEMRE et al., 1995) e truta arco-íris (PERAGON et al., 1999a). Apesar de ter sido observado que algumas espécies de peixes, principalmente carnívoros marinhos de águas frias, utilizam melhor carboidratos mais simples, tais como mono e dissacarídeos, como fonte de energia (HUNG;STOREBAKKEN, 1994; TIAN;LIU;HUNG, 2004; ENES et al., 2008) ou que a complexidade dos carboidratos da dieta pode não afetar a taxa de crescimento, grande número de espécies apresenta maior habilidade na utilização de polissacarídeos (LEE;KIM;LALL, 2003; LEE;LEE, 2004; FU, 2005; TAN et al., 2006).

Os dados obtidos no presente trabalho indicam que tanto matrinxã quanto os híbridos de pintado utilizam melhor os carboidratos complexos como fonte energética, do que os mono e dissacarídeos. Essas conclusões baseiam-se nas observações da redução de ganho de peso e conversão alimentar aparente nos peixes alimentados com glicose ou maltose como fonte de carboidrato. Exemplares de pacu (*P. mesopotamicus*), alimentados com glicose, como fonte de carboidrato, apresentam redução no consumo de alimento, menor ganho de peso e maior conversão alimentar aparente que aqueles alimentados com carboidratos complexos (MUÑOZ RAMIREZ, 2005). A garoupa do Malabar (*Epinephelus malabaricus*), quando alimentada com dietas contendo amido apresenta maior crescimento, melhor eficiência alimentar e maior taxa de retenção de proteínas que se alimentada com dietas contendo glicose livre (SHIAU;LIN, 2002).

A reduzida utilização da glicose livre das dietas deve-se, entre outros fatores, à sua rápida absorção quando comparada à glicose oriunda da digestão de polissacarídeos (PIEPER;PFEFFER, 1980). Em várias espécies de peixe, a administração de glicose induz hiperglicemia pós-prandial prolongada, algumas vezes atribuída à sua incapacidade de lidar rapidamente com glicose proveniente da dieta (WILSON, 1994; PERES;GONCALVES;OLIVA-TELES, 1999; MOON, 2001; PANSERAT et al., 2001). Esse fato deve ser o responsável pela lenta elevação da atividade de enzimas do metabolismo dos carboidratos (SHIAU;LIN, 2002).

Como o controle da ingestão de alimentos está relacionado à presença de produtos da digestão presentes no sangue, a variação na concentração plasmática de glicose pode sinalizar

para a fome ou saciedade. Em *C. carpio* a taxa de crescimento e a eficiência alimentar diminuem com o aumento da taxa de absorção da glicose (FURUICHI;YONE, 1981). As carpas alimentadas com dietas contendo glicose livre apresentam absorção mais rápida dessa glicose e menor ganho de peso do que os peixes alimentados com dietas contendo dextrina ou amido. Assim, a hiperglicemia pós-prandial, e a provável hiperinsulinemia, ocorrida no grupo GLI de ambas as espécies, e o no grupo MAL de matrinxãs pode ter sido a razão da redução da ingestão de nutrientes e da taxa de crescimento.

O melhor desempenho produtivo observado nos peixes alimentados com carboidratos complexos foi devido provavelmente à absorção mais lenta da glicose oriunda da sua hidrólise. Carboidratos digeridos lentamente em geral resultam em glicemia mais estável e melhor crescimento dos indivíduos (WILSON, 1994). Entretanto, a digestibilidade dos nutrientes deve ser considerada como um fator de aproveitamento e de redução na eliminação de resíduos.

Os matrinxãs apresentaram melhor ganho de peso e conversão alimentar quando alimentados com amido cru, pré-gelatinizado ou com dextrina; todavia somente os pintados alimentados com amido pré-gelatinizado ou dextrina apresentaram melhor desempenho. Esta diferença deve-se possivelmente ao hábito alimentar e as particularidades do trato gastrointestinal dessa espécie.

VENOU e colaboradores (2003) trabalhando com a espécie carnívora dourada (*S. aurata*) alimentada com fontes de amido gelatinizado por extrusão apresenta melhor crescimento e eficiência alimentar do que exemplares que recebem dieta não extrusada. A truta arco-íris também apresenta maior tolerância para carboidratos (presentes como amido) se estes forem cozidos previamente (CHOW;HALVER, 1980). Peixes carnívoros não possuem cecos pilóricos definidos, apresentam intestino relativamente curto (ROTTA, 2003), menor tempo de trânsito gastrointestinal associado à atividade da  $\alpha$ -amilase menor que a de peixes onívoros. A capacidade de hidrólise intestinal de carboidratos mais complexos é restrita, causando limitada digestão e absorção e utilização deste nutriente (Herold et al. 1995). No entanto, a gelatinização do amido causada pelo pré-cozimento ou extrusão dos grãos e cereais promove um aumento na área superficial deste nutriente possibilitando maior ataque enzimático e conseqüente melhora na sua digestibilidade; principalmente em espécies com baixa atividade amilohidrolítica, como os carnívoros (HEMRE;MOMMSEN;KROGDAHL, 2002; ROTTA, 2003)

Em mamíferos as concentrações de glicose e de insulina no sangue desempenham papel fundamental na ingestão de alimentos. Em peixes esses componentes metabólicos

parecem participar diferenciadamente no desempenho produtivo, e sua importância permanece em estudos. Novos esforços devem ser empreendidos para compreender a influência dos carboidratos da dieta sobre o consumo de ração e a taxa de crescimento em peixes.

## **5.2. Enzimas do trato digestório**

### **5.2.1 Carboidratases**

As análises de crescimento e eficiência de deposição de nutrientes na carcaça são ferramentas úteis no estudo da eficácia alimentar e exigências nutricionais em peixes (BELAL, 2005), porém elas não permitem avaliar extensivamente a capacidade do organismo utilizar os ingredientes presentes na dieta. Esta capacidade depende, entre outros fatores, da presença, distribuição e atividade de enzimas digestivas no trato digestório. Nos peixes, admite-se que um dos fatores limitantes na utilização calórica de carboidratos da dieta seja a digestão insuficiente do amido decorrente da baixa atividade  $\alpha$ -amilase intestinal (SPANNHOF;PLANTIKOW, 1983; KROGDAHL;SUNDBY, 1999; HEMRE;MOMMSEN;KROGDAHL, 2002).

A atividade de  $\alpha$ -amilase e maltase ao longo do trato gastrointestinal de matrinxã e de híbridos de pintado indica que estas espécies são capazes de digerir amido e seus subprodutos. Esta atividade está descrita em várias espécies de peixes, carnívoros ou onívoros, principalmente de água doce (HIDALGO;UREA;SANZ, 1999; LUNDSTEDT;MELO;MORAES, 2004; DE ALMEIDA;LUNDSTED;MORAES, 2006; MORO et al., 2010). A média das atividades amilohidrolíticas de ambas as espécies em estudo permite afirmar que a digestão de amido é mais efetiva nos cecos pilóricos de matrinxã (onívoro) e no intestino anterior de pintado (carnívoro), seguida pelo intestino anterior e posterior, respectivamente. Resultados semelhantes são observados em pacu (HONORATO, 2008) e em tambaqui (DE ALMEIDA;LUNDSTED;MORAES, 2006; CORRÊA et al., 2007) Isto deve ocorrer devido ao fato destas regiões intestinais receberem as secreções pancreáticas e biliares responsáveis por grande parte da digestão dos lipídios, das proteínas e dos carboidratos (CORRÊA, 2002; ROTTA, 2003).

Apesar de se observar atividades de amilase e maltase em matrinxã e híbridos de pintado, os resultados deste trabalho indicam que as atividades das carboidratases de matrinxã apresentam valores maiores do que as dos híbridos; fato este relatado em diversos trabalhos (WILSON, 1994; HARPAZ;UNI, 1999; KROGDAHL;SUNDBY, 1999; RUSSELL et al., 2001; HEMRE;MOMMSEN;KROGDAHL, 2002; LEE;LEE, 2004; GEURDEN et al.,

2007; BORGHESI, 2008; CUI et al., 2010; ENES et al., 2010). A amilase do peixe onívoro mácuca de pinta branca, *Siganus canaliculatus*, é mais ativa do que a do peixe carnívoro perca-gigante (*L. calcarifer*) (SABAPATHY;TEO, 1993). Da mesma forma, a atividade amilohidrolítica de *Seriola quinqueradiata* é comparativamente menor que a da carpa comum (SHIMENO et al., 1977). Estudo comparativo entre seis espécies de peixes (mostram que as atividades amilohidrolíticas das espécies carnívoras *S. aurata* L., *O. mykiss* W. e *A. anguilla* L. são menores que as nas onívoras *C. carpio* L., *Carassius auratus* L. e *Tinca tinca* L (HIDALGO;UREA;SANZ, 1999). Possivelmente, os peixes carnívoros também apresentam menor atividade de dissacaridases devido ao fato de suas dietas naturais conterem menos carboidratos solúveis que a de peixes onívoros e herbívoros (HARPAZ;UNI, 1999).

A atividade amilásica observada em matrinxã e pintado difere da reportada para piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), piau (*Leporinus friderici*) e mesmo para o pintado,(SEIXAS FILHO et al., 1999). A atividade relatada para amilase de pintado é semelhante à de piau e superior a de piracanjuba. Esta diferença deve-se provavelmente às porções do trato utilizadas (intestino médio e reto) e aos teores de proteína na dieta utilizada (28% mais 34% de extrato não nitrogenado para os onívoros e fragmentos de peixes mais juvenis vivos de tilápia para o carnívoro). As alterações observadas na atividade amilásica tanto de matrinxã quanto de híbridos de pintado refletem o tipo de carboidrato da dieta. Estas respostas já foram descritas nessas espécies, porém frente a modificações da composição nutricional das dietas (LUNDSTEDT;MELO;MORAES, 2004; VIEIRA;INOUE;MORAES, 2005), principalmente quanto ao teor de proteínas, carboidratos e/ou lipídios (REIMER, 1982; DE ALMEIDA;LUNDSTED;MORAES, 2006; HONORATO et al., 2010).

Atualmente, há um consenso sobre a relação entre síntese e liberação da amilase *versus* nível de carboidrato da dieta (LHOSTE et al., 1994; PÉRES;ZAMBONINO INFANTE;CAHU, 1998) ou de produtos de sua hidrólise no lúmen do trato gastrointestinal. Estudos anteriores estabelecem que a glicose duodenal é responsável por estimular a liberação de CCK e insulina que estimulam a produção e a liberação de amilase pelo pâncreas exócrino (OSBORN et al., 1987; HASEGAWA et al., 1996; LIDDLE, 1997; BUCHAN, 1999; LITTLE et al., 2006). Possivelmente, a manutenção da atividade amilohidrolítica, mesmo na ausência de substrato quando os peixes são alimentados com maltose ou dextrina, deve-se à presença de glicose oriunda da digestão destes sacarídeos. Apesar do papel essencial dos hormônios na estimulação da síntese e liberação de enzimas digestivas pelo pâncreas, o efeito da quantidade de alimentos ingeridos sobre a atividade de enzimas digestivas mostrou-se igualmente importante. Assim, as menores atividades enzimáticas foram observadas nos

animais alimentados com a dieta GLI. Resposta semelhante foi observada em pacu alimentado com diferentes tipos de carboidratos. Peixes alimentados com dieta contendo glicose livre apresentaram menor atividade amilohidrolítica devido ao menor consumo de alimento (MUÑOZ RAMIREZ, 2005). Resposta semelhante é observada em truta (STEFFENS, 1987) na qual a diminuição do consumo de alimento diminui a atividade de amilase.

A atividade amilohidrolítica, além de depender da quantidade de alimento ingerido (CAMILO, 2007), depende provavelmente da taxa de absorção de glicose. Quanto mais lenta for a absorção maior será o estímulo positivo sobre a atividade da amilase. Dietas contendo glicose livre causam diminuição na expressão da amilase em peixe mosquito (*Gambusia affinis holbrooki*), enquanto o amido provoca aumento (YARDLEY; WILD, 1991). A lenta liberação de glicose oriunda da digestão do amido, e a consequente redução na sua taxa de absorção, aumentariam a expressão da amilase. Este padrão de resposta justificaria a atividade amilohidrolítica aumentada no trato digestório tanto de matrinxã quanto de pintado alimentados amido cru como fonte de carboidrato. Em adição a isso, deve-se ressaltar que dentre os carboidratos utilizados nestes experimentos o amido cru apresenta a menor digestibilidade (PHILLIPS, 1969).

É reportada a diminuição da atividade de amilase em função da gelatinização do amido em pacu (STONE; ALLAN; ANDERSON, 2003b; VENOUE et al., 2003; KUMAR et al., 2006; HONORATO, 2008), corroborando o perfil observado tanto em matrinxã quanto em pintado. Todavia, repostas inversas são também conhecidas (STONE; ALLAN; ANDERSON, 2003b; VENOUE et al., 2003; KUMAR et al., 2006). Isto talvez se deva ao fato de o processamento do amido resultar em absorção mais rápida da glicose em função do aumento de sua digestibilidade. Em matrinxã e pintado, o controle da síntese e secreção de enzimas digestivas deve ter sido otimizado para evitar o desperdício de energia durante os períodos cíclicos de restrição alimentar, uma vez que estas espécies podem atravessar longos períodos nesta situação durante a migração para reprodução.

Também nos teleósteos, os carboidratos são absorvidos na forma de monossacarídeos (TENGGJAROENKUL et al., 2000). A maltose oriunda da digestão do amido e da dextrina da dieta deve, portanto, ser hidrolisada em moléculas de glicose por ação da maltase, presente nas células epiteliais do intestino para então ser utilizada como fonte de energia. Tanto nos matrinxãs quanto nos híbridos de pintado a variação observada na atividade desta enzima, ao longo do trato digestório, assemelha-se àquela já reportada em outras espécies, tais como, pacu (HONORATO, 2008), tambaqui (CORRÊA et al., 2007), tilápia (HARPAZ; UNI, 1999; TENGGJAROENKUL et al., 2000), peixe gato elétrico

(FAGBENRO;ADEDIRE;ML, 2001), e o híbrido de "striped bass" (*Morone saxatilis* × *Morone chrysops*) (HARPAZ;UNI, 1999). Porém, diferentemente do que acontece com a amilase, as maiores atividades de maltase tanto em matrinxã quanto em híbridos de pintado, observadas no intestino anterior e médio respectivamente (porções intermediárias do trato digestório), indicam que a maior parte de glicose oriunda da digestão ocorre nesta região intestinal. Além disso, as menores atividades da maltase estão de acordo com o tipo de alimentação natural das espécies estudadas. Assim como a amilase, a maltase também apresenta uma redução da atividade com a diminuição na ingestão de alimento; fenômeno observado também em salmão do Atlântico e truta arco-íris alimentados com diferentes quantidades de amido (KROGDAHL;SUNDBY;OLLI, 2004).

Apesar de alguns trabalhos relatarem uma correlação positiva entre atividade amilohidrolítica e maltohidrolítica (KUZ'MINA;GOLOVANOVA;IZVEKOVA, 1996; TENGJAROENKUL et al., 2000; CORRÊA et al., 2007), neste trabalho, não foi observada a alteração da atividade da maltase devido ao aumento da amilase em matrinxã ou em híbridos de pintado. Possivelmente isto se deve a diferenças de digestibilidade dos carboidratos utilizados nas dietas. Como o amido cru apresenta menor digestibilidade, a liberação de maltose durante a digestão deve ter sido semelhante à dos outros grupos, mesmo havendo aumento da amilase dos peixes alimentado com dietas com amido cru.

Apesar de ambas as espécies apresentarem diminuição significativa das atividades das carboidratases dos indivíduos alimentados com dietas contendo glicose como fonte de carboidrato, ficou evidente que este fenômeno é mais expressivo em matrinxã. Possivelmente, isso se deve ao seu hábito alimentar onívoro tornando-a mais sensível às variações de nutrientes da dieta e capaz de alterar mais rapidamente as taxas de síntese dessas enzimas. O conhecimento a respeito da capacidade dos peixes hidrolisarem carboidratos pode tornar mais fácil a seleção de matérias primas de custo mais baixo para a confecção de dietas que possam apresentar melhor desempenho produtivo.

### 5.2.2 *Proteases*

A expressão diferenciada das proteases de matrinxã e de híbridos de pintado em todas as regiões do trato digestório evidencia o papel hidrolítico de suas primeiras secções. Estas observações são semelhantes àquelas reportadas para outras espécies, tais como *Symphysodon aequifasciata* (CHONG et al., 2002), *Engraulis encrasicolus* (MARTINEZ;SERRA, 1989) e *Scleropages formosus* (NATALIA et al., 2004). Parece que a quantidade e o tipo de carboidrato presente na dieta dos peixes podem influenciar a atividade

proteolítica do seu trato digestório. Exemplares de *Labeo rohita* alimentado com dietas contendo amido gelatinizado apresentam atividade proteolítica intestinal maior que os alimentados com amido não gelatinizado (KUMAR et al., 2008). O teleósteo *P. mesopotamicus* alimentado com dietas contendo 50% de carboidrato apresenta atividade proteolítica inespecífica no estômago superior a de peixes alimentados com 40% (HONORATO, 2008). A não variação das atividades proteolíticas em pintado sugere que os carboidratos oferecidos na dieta tenham sido suficientes em qualidade e quantidade para suprimento da demanda energética sem que tenha havido necessidade de aumentar a eficiência de digestão protéica. Em matrinxã, esta conclusão não é pertinente apenas para animais alimentados com glicose. Além da consideração sobre as necessidades energéticas serem satisfeitas pelos carboidratos das dietas, as respostas adaptativas das proteases em matrinxã alimentado com glicose como fonte de carboidrato pode estar ligada ao hábito alimentar. Os matrinxãs, devido à sazonalidade ambiental, apresentam hábito mais generalista, estando sujeitos à maior diversificação das fontes alimentares tais como frutos, insetos, e pequenos peixes (PADOVANI;FORSBERG;PIMENTEL, 1996). Por isso, esta espécie deve controlar a síntese de enzimas digestivas de forma mais precisa para que a energia obtida dos alimentos não seja desperdiçada.

Como as proteínas são fundamentais na reprodução, no desenvolvimento e no crescimento de todos os animais (MELO, 2004; CORRÊA et al., 2007; KUMAR et al., 2007; USHAKOVA;KUZ'MINA, 2011), sua digestão é essencial a todos os peixes, carnívoros ou onívoros (CHAKRABARTI;SHARMA, 2005; SUPANNAPONG et al., 2008; RUNGRUANGSAK-TORRISSEN et al., 2009). Tem sido proposto que as atividades relativas das principais proteases digestivas, tripsina e quimiotripsina, sejam indicadoras da condição nutricional dos peixes (USCANGA;MOYANO;ALVAREZ, 2010). Além disso, admite-se que a atividade de tripsina e a razão tripsina/quimiotripsina (T/Q) podem aumentar quando o crescimento é estimulado (SUNDE;TARANGER;RUNGRUANGSAK-TORRISSEN, 2001; SUNDE et al., 2004; RUNGRUANGSAK-TORRISSEN et al., 2006).

O crescimento é afetado pela taxa de digestão de proteínas da dieta refletindo a quantidade e as taxas de absorção e transporte de aminoácidos (TORRISSEN;LIED;ESPE, 1994). Apesar de alguns estudos, principalmente com peixes carnívoros, mostrarem que existe uma relação positiva entre a razão T/Q, que tanto os matrinxãs quanto os pintados que cresceram mais não apresentaram aumento da razão T/Q. Possivelmente isso se deva à utilização de fontes não protéicas (carboidratos) no metabolismo energético, como sugerido anteriormente. Esse fato reduziria a necessidade de síntese de tripsina para aumento da

eficiência de aminoácidos. Esta concepção é corroborada pelos resultados observados com matrinxã do grupo GLI, que apresentaram redução da razão T/Q, devido à redução da atividade trípica, e consequentemente menor crescimento.

De acordo com RUNGRUANGSAK-TORRISSEN e STENSHOLT (2001), os organismos durante o crescimento estão em um de dois estados fisiológicos distintos: o de crescimento contínuo dentro de condições estáveis ou aquele no qual o crescimento é interrompido devido a mudanças no ambiente e/ou nas condições fisiológicas, incluindo jejum. Neste sentido, a atividade trípica está correlacionada com taxa de crescimento dentro de condições estáveis, enquanto quimiotripsina apresenta um papel importante quando a oportunidade de crescimento é limitada, tal como em períodos de jejum ou adaptação ao novo alimento (SUNDE et al., 2004). Desta forma, como o matrinxã deve apresentar adaptações para enfrentar a sazonalidade devido ao seu hábito alimentar onívoro, a diminuição da atividade da tripsina e a manutenção da quimiotripsina ocorreriam como estratégia para manter um crescimento mínimo durante o período de estresse alimentar. DE ALMEIDA (2010) também relaciona a produção constante de quimiotripsina em tambaquis com o hábito alimentar onívoro desta espécie.

### 5.2.3 Lipases

Também as lipases em pintado não apresentaram alterações de atividade em função do tipo de fonte de carboidrato presente na dieta. Esta ausência de resposta pode estar ligada diretamente à pequena diversificação das fontes alimentares devida ao hábito alimentar carnívoro (especialista) desta espécie (PADOVANI; FORSBERG; PIMENTEL, 1996). Além disso, o lípidio ingerido no alimento deve ter sido suficiente para manter a atividade lipolítica digestiva.

Em matrinxã, a alteração da atividade lipolítica em todo o trato digestório nos peixes do grupo GLI pode ter sido devida ao processamento das dietas. Apesar de o processamento das dietas, ou dos nutrientes utilizados em sua confecção, poder alterar sua digestibilidade (WILSON, 1994; STONE; ALLAN; ANDERSON, 2003b), as alterações de atividade das lipases apresentam-se muito divergentes na literatura. Em *C. carpio* submetido a níveis crescentes de lípidio na dieta não se observa alteração na atividade de lipase (MANJAPPA; KESHAVANATH; GANGADHARA, 2002). Em pintado, observa-se que o aumento de lípidios na dieta diminui a atividade da lipase nas porções anterior e média do trato digestório, e o aumento de proteína aumenta esta atividade no intestino anterior (LUNDSTEDT, 2003). Em matrinxã a atividade lipolítica é regulada pela quantidade de

lipídeo na dieta (REIMER, 1982) e pela presença de amido e aminoácidos livres (CAMILO, 2007). Esta diversidade de respostas deve estar relacionada aos diversos tipos de lipase, genericamente denominadas lipase digestiva, que vêm sendo reconhecidos no trato digestório de peixes juvenis e adultos (IZQUIERDO et al., 2000). Essas lipases, possivelmente distintas em cada uma das porções do trato digestório de matrinxã, assim como observado em outras espécies, podem estar sendo expressas e reguladas pelo tipo de carboidrato presente na dieta e/ou pela quantidade de alimento ingerida.

As porções intermediárias do intestino das duas espécies, o intestino anterior de matrinxã e o médio de híbrido de pintado, possivelmente são as mais importantes na digestão de lipídios destas duas espécies; as atividades lipolíticas mais altas foram observadas nesses segmentos. Em tambaqui esta característica também foi mostrada tal qual observada em matrinxã (DE ALMEIDA;LUNDSTED;MORAES, 2006). O local primário de ação lipolítica na maioria das espécies parece ser a porção anterior do intestino e os cecos pilóricos, quando presentes (BORLOGAN, 1990). Entretanto, sabe-se que a digestão de lipídios continua nas demais porções do intestino (SMITH, 1989). A presença de atividade lipolítica no final do trato digestório observada em matrinxã e híbridos de pintado sugere que a digestão lipídica ocorre também nesta região. Atualmente, os padrões de distribuição da atividade lipolítica ao longo dos diversos segmentos do trato gastrointestinal de peixes, juvenis e adultos, vêm sendo estudados e parecem divergir entre as espécies (CHAKRABARTI et al., 1995). Para conclusões mais seguras sobre o papel e a regulação das atividades lipolíticas na digestão a digestibilidade dos lipídios deve ser conhecida, pois correlações positivas entre atividade de lipase e digestibilidade de lipídios já foram descritas em *Tor khudree* (BAZAZ;KESHAVANATH, 1993), “rohu”, *Labeo rohita*, (GANGADHAR et al., 1997) e robalos, *Dicentrarchus labrax*, (PERES;OLÍVIA-TELES, 1999). Estudos adicionais deverão estabelecer tal correlação em matrinxã.

#### 5.2.4 Fosfatase alcalina

Além do valor nutricional do alimento depender de sua composição básica, da capacidade digestiva do animal e de fatores ambientais, a capacidade de absorção dos nutrientes após a hidrólise também é muito importante. As respostas enzimáticas observadas neste trabalho sugerem que os nutrientes foram absorvidos ao longo do trato digestório nas duas espécies estudadas, sendo que o primeiro segmento do intestino, devido às maiores atividades da fosfatase alcalina registrados, deve ser de grande relevância nesta função. Assim como proposto para matrinxã e híbridos de pintado, a absorção dos produtos da digestão em

carpa capim admite-se que ocorra na primeira porção do intestino (STROBAND;MEER;TIMMERMANS, 1979). Em outras espécies como híbridos de “striped bass” (*Morone saxatilis* X *Morone chrysops*) e tilápias (*Oreochromis niloticus* X *Oreochromis aureus*) as mesmas considerações são feitas (HARPAZ;UNI, 1999). Além disso, a atividade de fosfatase alcalina de “striped bass” (carnívora) foi superior à de tilápia (onívora) tal como observado neste trabalho. Este fato pode estar relacionado também ao maior consumo de proteínas (HARPAZ;UNI, 1999) e ao fato do trato digestório dos peixes carnívoros ser mais curto que nos onívoros; ou seja, como o trânsito do alimento é mais rápido nos carnívoros, a atividade das enzimas responsáveis pela absorção de nutrientes é maior.

A indução da atividade de fosfatase alcalina observada no intestino anterior de híbridos de pintado alimentados com amido pré-gelatinizado como fonte de carboidrato pode ser atribuída a um aumento da disponibilidade de glicoses oriundas da atividade aumentada de maltase. Sabe-se que a fosfatase alcalina intestinal está envolvida na absorção de lipídeos, glicose, cálcio e fosfato inorgânico (ROUBATY;PORTMANN, 1988; DUPUIS et al., 1991). Resultados semelhantes são relatados em *C. macropomum* alimentados com dietas contendo razões distintas carboidratos/lipídeos (DE ALMEIDA, 2010). Neste caso, os peixes que apresentavam maior atividade de amilase também exibiam as maiores atividades de fosfatase alcalina. Como no presente trabalho, as menores taxas de crescimento observadas em “sea bass” europeu são nos peixes que também apresentam menor atividade da fosfatase alcalina (TIBALD et al., 2006). Também em larvas de *Miichthys miiuy* a falta de alimento afeta negativamente a atividade de fosfatase alcalina (SHAN et al., 2009). Assim sendo, pode-se supor que esta enzima seja afetada diretamente pelos produtos da digestão. Corroborando esta proposição, os matrinxãs dos grupos GLI e MAL e os pintados dos grupos GLI e AMIDO apresentaram as menores atividades de fosfatase alcalina paralelamente ao ganho de peso menor.

### **5.3. Metabolismo intermediário**

Após a digestão dos ingredientes da dieta os nutrientes são absorvidos, juntamente com eletrólitos, através do epitélio intestinal e encaminhados aos tecidos e órgãos para atender às necessidades do organismo (HAKIM; HARPAZ; UNI, 2009) estando sujeitos à miríade de reações químicas do metabolismo celular. Apesar de o perfil de intermediários metabólicos ser apresentado como uma importante ferramenta de avaliação das relações metabólicas entre os tecidos, de sua correspondência com nutrientes da dieta

(MORAES;BIDINOTTO, 2000; CORRÊA, 2002; VIEIRA, 2002; LUNDSTEDT, 2003; MELO, 2004) e de servir como excelente índice do estado fisiológico e nutricional dos peixes, ele ainda é pouco explorado nos estudos de nutrição de peixes (CAMILO, 2007). A determinação das concentrações dos intermediários metabólicos celulares permite avaliar a dinâmica do perfil metabólico.

Em matrinxã e híbridos de pintado, as variações do tipo de carboidrato das dietas levaram a alterações do metabolismo intermediário em adaptação às diferentes situações alimentares. Os rearranjos marcantes do metabolismo foram observados nos grupos GLI e AMIDO tanto em matrinxã quanto em híbridos de pintado, porém com algumas peculiaridades em cada espécie. As alterações de perfil metabólico de sangue correlacionam-se com as observadas nos diferentes tecidos visto que este veículo intercomunica todos os compartimentos do organismo. As alterações do conjunto de compartimentos tissulares são dinâmicas e refletem alteração na dieta.

O consumo das reservas energéticas nos peixes depende da privação alimentar, da espécie (VAN DEN THILLART;VAN RAAIJ, 1995) e do tipo de alimentação. O comportamento bioquímico de matrinxã e pintado denota que as duas espécies respondem de maneira diferente à redução e ao tipo de alimento ofertado. A redução na concentração de glicogênio e glicose no fígado de matrinxãs do grupo GLI em relação aos outros grupos sugere glicogenólise para manutenção da glicemia. Além da glicogenólise, a neoglicogênese hepática a partir de aminoácidos, possivelmente contribuiu também para esta homeostase. Esta inferência baseia-se na diminuição significativa das concentrações hepáticas de aminoácidos e concomitante aumento de piruvato hepático. A gliconeogênese hepática em matrinxã em jejum ou alimentado com dietas sem a adição de fontes de carboidrato é descrita (CAMILO, 2007). A gliconeogênese a partir de aminoácidos para a manutenção glicêmica é uma característica central da privação de alimentos em enguias e salmonídeos para a manutenção da glicemia (LOVE, 1980). O aumento observado de lactato muscular e plasmático é sugestivo de que o fígado esteja recebendo um “input” deste esqueleto de carbono perfazendo o ciclo de Cori (SUÁREZ;MONNSEN, 1987).

A manutenção da glicemia nos híbridos de pintados dos grupos GLI e MAL deve ter ocorrido às expensas apenas de gliconeogênese a partir de aminoácidos da alimentação, já que não se observa alteração do glicogênio hepático ocorre aumento das concentrações de aminoácidos e amônia. Uma possível razão para esta diferença metabólica é a diminuição mais acentuada da ingestão de alimento em matrinxãs.

A respeito da utilização do glicogênio hepático devido à privação alimentar VAN DEN THILLART e VAN RAAIJ (1995) dividem os peixes em dois grupos. O primeiro é aquele em que as espécies utilizam as reservas de glicogênio no primeiro estágio da privação de alimento, como a carpa comum (*C. carpi*) e a truta arco-íris. E o segundo grupo é aquele que utiliza o glicogênio após as outras reservas terem se esgotado. A degradação das reservas de glicogênio permite um suprimento constante de glicose a todos os tecidos, principalmente o nervoso. Desta forma, o matrinxã pode ser incluído na primeira categoria, visto que se observou redução das reservas de glicogênio hepático nos animais do grupo GLI. Os híbridos de pintado incluem-se, todavia no segundo grupo, desde que não se observou redução da concentração de glicogênio nos animais que apresentaram redução da ingestão de alimento.

A manutenção da glicemia sanguínea é fundamental a muitos tecidos, tais como o nervoso, por utilizarem preferencialmente glicose como fonte energética (DE SILVA;ANDERSON, 1995). Em peixes, o tecido hepático é o responsável pela manutenção glicêmica a partir da glicogenólise ou da gliconeogênese. Já os estoques de glicogênio de músculo branco não são utilizados para manutenção da glicemia (MOON;FOSTER, 1995; VAN DEN THILLART;VAN RAAIJ, 1995; HEMRE;MOMMSEN;KROGDAHL, 2002). Este estoque é direcionado às necessidades calóricas da célula muscular em demandas como, por exemplo, o exercício explosivo (VAN DEN THILLART;VAN RAAIJ, 1995). O glicogênio muscular é utilizado também após o esgotamento do glicogênio hepático em longos períodos jejum (JOBILING, 1994). A manutenção dos estoques de glicogênio em músculo branco de matrinxã e o aumento em pintado, alimentados com dietas GLI, são sugestivos de que nessa condição a glicemiação foi feita pelo fígado em ambas as espécies e em pintado houve um excesso de carboidrato, suficiente para síntese de glicogênio.

Outra importante forma de reserva energética são os lipídeos. Estes, geralmente, são a fonte de energia mais importante durante os períodos de privação de alimento (AVILA, 1987; COLLINS;ANDERSON, 1997). A diminuição significativa de triglicerídeos em todos os tecidos de matrinxãs do grupo GLI indicam lipólise para a obtenção de energia nesta condição, já que houve redução significativa no consumo alimentar. Consumo das reservas de triglicérides também é observado em salmão do Atlântico, porém devido à privação de alimento (KROGDAHL et al., 1999). A necessidade de energia seguida de redução de glicose circulante leva à estimulação da lipase hormônio-sensível, que assim promove a hidrólise dos triglicerídeos em glicerol e ácidos graxos livres. Os ácidos graxos são transportados aos tecidos, principalmente muscular (VAN DEN THILLART;VAN RAAIJ,

1995), onde são oxidados (WEBER;ZWINGELSTEIN, 1995). As mitocôndrias de músculo branco de peixes, assim como de mamíferos, oxidam piruvato, ou outro combustível elementar, como o lactato, em preferência a ácidos graxos (MOYES et al., 1992). Entretanto, a oxidação dos ácidos graxos (excesso de acetil-CoA) inibe a descarboxilação de piruvato levando ao acúmulo de lactato que será enviado ao fígado como substrato da gliconeogênese. Essa observação em matrinxã provavelmente não ocorreu em pintado alimentado com a dieta GLI. Esse efeito causado por esta dieta sobre a ingestão de alimento foi menor do que em matrinxãs, como discutido anteriormente.

No fígado de matrinxã alimentado com dietas contendo amido cru, o aumento de glicose parece ter sido o principal responsável pelo aumento da glicogênese e da lipogênese neste órgão. Em “gilthead sea bream”, “sea bass” Europeu e truta arco-íris alimentados com dietas ricas em glicose observa-se aumento da glicemia contribuindo para o aumento da lipogênese (HUNG;STOREBAKKEN, 1994; ENES et al., 2006; 2008). Em salmonídeos, a insulina é capaz de estimular o aumento das taxas de lipogênese (COWLEY;SHERIDAN, 1993). No entanto, em teleósteos de água doce ainda são escassos os estudos de regulação metabólica envolvendo lipogênese e ingestão de carboidratos.

O papel e a contribuição dos carboidratos para as demandas de energia em diferentes espécies de peixes é um assunto que permanece em estudo, tendo grande parte das atenções dos pesquisadores da área de nutrição de peixes voltada para esse tema em particular e para todas as suas implicações (WILSON;POE, 1985; ERFANULLAH;JAFRI, 1998b; VANGEN;HEMRE, 2003; WANG et al., 2005). Como há vantagens no uso de carboidratos da dieta em substituição as proteínas, outros estudo visando o ajuste do nível de carboidratos e do tipo de carboidrato utilizado na confecção da dieta utilizadas na nutrição de matrinxã e pintado devem ser realizados para evitar o uso de aminoácidos como substrato calórico e melhorar a retenção de nitrogênio nestas espécies.

## 6. CONCLUSÕES

Tanto matrinxãs juvenis quanto em híbridos de pintado, apesar de algumas peculiaridades, são capazes de utilizar mais eficientemente o amido da que os carboidratos mais simples.

Alimentos contendo glicose ou maltose como fonte de carboidratos diminuem o consumo de alimento e a taxa de crescimento em ambas as espécies.

O matrinxã apresenta melhora no consumo de ração, da conversão alimentar, aumento do crescimento e das atividades de carboidratases quando alimentado com amido cru ou pré-gelatinizado

Os híbridos de pintado apresentam esses resultados somente quando alimentados com amido pré-gelatinizado.

Os rearranjos marcantes do metabolismo foram observados nos grupos GLI e AMIDO tanto em matrinxã quanto em híbridos de pintado. Os matrinxãs alimentados com dietas contendo glicose mantêm a glicemia por glicogenólise hepática e a neoglicogênese e utilizam as reservas lipídicas para a manutenção do metabolismo.

Os híbridos de pintado alimentados com dietas contendo glicose ou maltose mantêm por neoglicogênese a partir de aminoácidos.

## 7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- A.O.A.C. **Association of Official Analytical Chemists**. 15th Edn. Arlington, VA, USA: 1990. 1298
- ABELHA, M. C. F. et al. Plasticidade trófica em peixes de água doce. **Acta Scientiarum**, v. 23, n. 2, p. 425-434, 2001.
- ABIMORAD, E. G. **Relações entre níveis de proteína e energia digestíveis em dietas com diferentes proporções de lipídios e carboidratos para o crescimento do pacu, *Piaractus mesopotamicus***. 2004. Dissertação (Mestrado em Aquicultura em Águas Continentais). Universidade Estadual Paulista-UNESP, Jaboticabal-SP.
- ALBRO, P. W. et al. Activation of non-specific lipase (EC 3.1.1.) by bile salts. **Biochem. Biophys. Acta.**, v. 835, p. 477-490, 1985.
- ARNESEN, P.; KROGDAHL, Å. Crude and pre-extruded products of wheat as nutrient sources in extruded diets for Atlantic salmon (*Salmo salar*, L) grown in sea water. **Aquacult.**, v. 118, n. 1-2, p. 105-117, 1993.
- AVILA, E. M. The effect of temperature and starvation on the ultrastructure of the hepatocytes of the giant seaperch fingerlings, *Lates calcarifer* (Bloch). **ZoologischerAnzeiger**, v. 1-2, p. 103-112, 1987.
- AZZAYDI, M. et al. The influence of nocturnal vs. diurnal feeding under winter conditions on growth and feed conversion of European sea bass (*Dicentrarchus labrax*, L.). **Aquaculture**, v. 182, p. 329-338, 2000.
- BAKKE-MCKELLEP, A. M. et al. Absorption of glucose, amino acids, and dipeptides by the intestines of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). **Fish Physiol. Biochem.**, v. 22, n. 1, p. 33-44, 2000.
- BAZAZ, M. M.; KESHAVANATH, P. Effect of feeding different levels of sardine oil on growth, muscle composition and digestive enzyme activities of mahseer, *Tor Khudree*. **Aquaculture**, v. 115, p. 111-119, 1993.
- BELAL, I. E. H. A review of some fish nutrition methodologies. **Bioresource Technology**, v. 96, n. 4, p. 395-402, 2005.
- BERGMEYER, H. U.; BEACH, W. D. Methods of enzymatic analysis. In: BASSEL, W. D. B. A. F. (Ed.). **Methods of enzymatic analysis**. 3.ed. , 1983.
- BERGOT, F. Carbohydrate in rainbow trout diets: Effects of the level and source of carbohydrate and the number of meals on growth and body composition. **Aquacult.**, v. 18, n. 2, p. 157-167, 1979.
- BERGOT, F.; BREQUE, J. Digestibility of starch by rainbow trout: effects of the physical state of starch and the intake level. **Aquacult.**, v. 34, p. 203-212, 1983.

BIDINOTTO, P. M. et al. Hepatic glycogen in eight tropical freshwater teleost fish: A procedure for field determinations of micro samples. **Bol. Tec. Cepta**, v. 1, p. 53-60, 1997.

BITTERLICH, G. Digestive enzyme pattern of two stomachless filter feeders, silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix* Val., and bighead carp, *Aristichthys nobilis* Rich. **Journal of Fish Biology**, v. 27, n. 2, p. 103-112, 1985.

BONAMUSA, L. et al. Nutritional effects on key glycolytic-gluconeogenic enzyme activities and metabolite levels in the liver of the teleost fish *Sparus aurata*. **Mole. Mari. Bio. Biotech.**, v. 1, p. 113-124., 1992.

BORGHESI, R. **Exigências em proteína e energia e valor biológico de alimentos para o dourado *Salminus brasiliensis*** 2008. Tese (Doutorado em Ciência Animal e Pastagens), Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidad de São Paulo, Piracicaba.

BORLOGAN, I. G. Studies on the digestive lípases of milkfish, *Chanos chanos*. **Aquaculture**, v. 89, p. 315-325, 1990.

BRADFORD, M. M. et al. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **A. Anal Biochem.**, v. 72, p. 248-254, 1976.

BRAGA, F. M. S. O grau de preferência alimentar: um método qualitativo e quantitativo para o estudo do conteúdo estomacal de peixes. **Acta Scientiarum**, v. 21, n. 2, p. 291-295, 1999.

BRANDÃO-GONÇALVES, L. et al. Hábitos alimentares de *Bryconamericus stramineus* Eigenmann, 1908 (Characidae), em diferentes riachos da sub-bacia do Rio Guiraí, Mato Grosso do Sul, Brasil. **Biota Neotropica**, v. 9, p. 0-0, 2009.

BRANDÃO, F. R. et al. Densidade de estocagem de matrinxã (*Brycon amazonicus*) na recria em tanque-rede. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 40, p. 299-303, 2005.

BRASIL. **BOLETIM ESTATÍSTICO DA PESCA E AQUICULTURA - Brasil 2008-2009**. AQUICULTURA, M. D. P. E. Brasília: Ministério da Pesca e Aquicultura 2010.

BUCHAN, A. M. J. Nutrient tasting and signaling mechanisms in the gut. III. Endocrine cell recognition of luminal nutrients. **Am. J. Physiol. Gastrointest. Liver. Physiol.**, v. 277, n. 6, p. G1103-1107, December 1, 1999 1999.

BUHLER, D. R.; HALVER, J. E. Nutrition of salmonoid fishes: IX. Carbohydrate requirements of Chinook salmon. **J. Nutr.**, v. 74, n. 3, p. 307-318, July 1, 1961 1961.

CAMILO, R. Y. **Efeitos da adição de aminoácidos essenciais livres à dieta e da ausência de nutrientes na atividade de enzimas digestivas e no metabolismo intermediário de juvenis de matrinxã (*Brycon amazonicus*)**. 2007. 92 Disertação (Mestrado). Departamento de Genética e Evolução, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos.

- CAPILLA, E. et al. Response of hexokinase enzymes and the insulin system to dietary carbohydrates in the common carp, *Cyprinus carpio*. **Reprod. Nutr. Dev.**, v. 44, p. 233-242, 2004.
- CARTER, C. et al. Physiological effects of feeding. In: HOULIHAN, D.;BOUJARD, T.et al. (Ed.). **Food intake in fish**. Oxford: Blackwell Science, 2001. p.297-331.
- CARTER, C. G.; HOULIHAN, D. F. Protein Synthesis. In: WRIGHT, P.;ANDERSON, P. (Ed.). **Nitrogen Excretion**. Boca Raton - NY: Academic Press, v.20, 2001. p.31-75. (Fish Physiology Series).
- CASERAS, A. et al. Glucokinase gene expression is nutritionally regulated in liver of gilthead sea bream (*Sparus aurata*). **Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Gene Structure and Expression**, v. 1493, n. 1-2, p. 135-141, 2000.
- CASTAGNOLLI, N. **Piscicultura de Água Doce**. Jaboticabal - SP: FUNEP, 1992. 189
- CHAKRABARTI, I. et al. Digestive enzymes in 11 freshwater teleost fish species in relation to food habit and niche segregation. **Comp. Biochem. Physiol. A**, v. 112, p. 167-177, 1995.
- CHAKRABARTI, R.; SHARMA, J. G. Digestive physiology of fish larvae during ontogenic development: a brief overview. **Indian J. Anim. Sci**, v. 75, p. 1337-1347, 2005.
- CHAMPE, P. C.; HARVEY, R. A. **Lippincott's illustrated reviews: biochemistry**. 2. Philadelphia: Lippincott, 1994. 443
- CHESLEY, L. C. The concentrations of proteases, amylase, and lipase in certain marine fishes. **Biol Bull**, v. 66, n. 2, p. 133-144, April 1, 1934 1934.
- CHONG, A. S. C. et al. Partial characterization and activities of proteases from the digestive tract of discus fish (*Symphysodon aequifasciata*). **Aquaculture**, v. 203, n. 3-4, p. 321-333, 2002.
- CHOU, R.-L. et al. Optimal dietary protein and lipid levels for juvenile cobia (*Rachycentron canadum*). **Aquacult.**, v. 193, n. 1-2, p. 81-89, 2001.
- CHOW, K. W.; HALVER, J. E. Carbohydrates In: (Ed.). **ADCP/REP/80/11 - Fish Feed Technology** Rome: FAO, 1980. p.55-64.
- COLLIE, N. L.; FERRARIS, R. P. Chapter 9 Nutrient fluxes and regulation in fish intestine. In: HOCHACHKA, P. W.;MOMMSEN, T. P. (Ed.). **Biochemistry and Molecular Biology of Fishes**: Elsevier, v.Volume 4, 1995. p.221-239.
- COLLINS, A. L.; ANDERSON, T. A. 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**, v. 50, n. 6, p. 1158-1165, 1997.
- COPLEY, N. G. Alloxan and ninhydrin test. **Analyst**, v. 66, p. 492-493, 1941.

CORRÊA, C. F. **Estudo dos padrões de digestão enzimática e perfil metabólico em tambaqui, *Colossoma macropomum* (Cuvier, 1818) alimentado com diferentes teores de proteína e carboidrato em regime de confinamento.** 2002. 115 Tese (Doutorado). Universidade Federal de São Carlos, São Carlos - SP.

CORREA, C. F. et al. **Comparation of the amilohydrolytic activity in the gut of the neotropical teleost species Pacu *Piaractus mesopotamicus* and Tambacu hybrids (*Colossoma macropomum* Tambaqui X *P. mesopotamicus* Pacu), submitted to different contents of soluble carbohydrate.** . International Congresss on the Biology of Fish Fish Feeding Ecology and Digestion: "Gutshop'98" Symposium Proceedings. HOULIHAN, D. D. M. A. D. Baltimore: 87-99 p. 1998.

CORRÊA, C. F. et al. Responses of digestive enzymes of tambaqui (*Colossoma macropomum*) to dietary cornstarch changes and metabolic inferences. **Comp. Biochem. Physiol. A**, v. 147, n. 4, p. 857-862, 2007.

COWEY, C. B. et al. Studies on the nutrition of marine flatfish. The metabolism of glucose by plaice (*Pleuronectes platessa*) and the effect of dietary energy source on protein utilization in plaice. . **Br. J. Nutr.**, v. 33, p. 219-231, 1975.

COWEY, C. B.; WALTON, M. J. Intermediary metabolism. In: HALVER, J. (Ed.). **Fish nutrition**. 2.ed. Washington: Academic Press, 1989. p.1-29.

COWLEY, D.; SHERIDAN, M. Insulin stimulates hepatic lipogenesis in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. **Fish Physiol. Biochem.**, v. 11, n. 1, p. 421-428, 1993.

CRAIG, S.; HELFRICH, L. A. Understanding Fish Nutrition, Feeds, and Feeding Viginia, 2002. Acesso em: 06/03/2007.

CREPALDI, D. V. et al. **Comparação do desempenho de surubim puro, *P. Coruscans* e o híbrido *P. Coruscans* x *P. Fasciatum* em 3 densidades de estocagem.** World Aquaculture 2003. SOCIETY, W. A. Salvador: 211 p. 2003.

CUI, X. J. et al. Effects of dietary carbohydrate sources on the growth performance and hepatic carbohydrate metabolic enzyme activities of juvenile cobia (*Rachycentron canadum* Linnaeus.). **Aquaculture Research**, v. 42, n. 1, p. 99-107, 2010.

DABROWSKI, K.; GUEDERLEY, H. Intermediary Metabolism. In: HALVER, J. E.; HARDY, R. W. (Ed.). **Fish Nutrition**. New York: Academic Press, 2002. p.309-365.

DE ALMEIDA, L. C. **Perfil digestivo e metabólico de juvenis de tambaqui, *Colossoma macropomum* (Cuvier, 1818), alimentados com diferentes teores de proteína e lipídio.** 2006. 77 Disertação (Mestrado). Genética e Evolução, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos - SP.

\_\_\_\_\_. **Desempenho produtivo, eficiência digestiva e perfil metabólico de juvenis de tambaqui, *Colossoma macropomum* (Cuvier, 1818), alimentados com diferentes taxas carboidrato/lipídio.** 2010. Doutorado (Doutorado). Genética e evolução, UFSCar, São Carlos.

- DE ALMEIDA, L. C. et al. Digestive enzyme responses of tambaqui (*Colossoma macropomum*) fed on different levels of protein and lipids. **Aquacult. Nutr.**, v. 12, p. 443-451, 2006.
- DE SILVA, S. S.; ANDERSON, T. A. **Fish nutrition in aquaculture**. London Chapman & Hall, 1995. 319
- DEGUARA, S. et al. Enzyme activities and pH variations in the digestive tract of gilthead sea bream. **Journal of Fish Biology**, v. 62, n. 5, p. 1033-1043, 2003.
- DEL CARRATORE, C. R. **Desempenho produtivo, digestibilidade e metabolismo energético de juvenis de pintado (*Pseudoplatystoma coruscans*) alimentados com níveis crescentes de amido**. . 2001. 60 Tese (Doutorado). UNESP, Jaboticabal., SP.
- DENG, D.-F. et al. Glycemic and glycosuric responses in white sturgeon (*Acipenser transmontanus*) after oral administration of simple and complex carbohydrates. **Aquaculture**, v. 199, n. 1-2, p. 107-117, 2001.
- DIVAKARAN, S. et al. Digestive enzymes present in Pacific threadfin *Polydactylus sexfilis* (Bloch & Schneider 1801) and bluefin trevally *Caranx melampygus* (Cuvier 1833). **Aquaculture Research**, v. 30, n. 10, p. 781-787, 1999.
- DREWE, K. E. et al. Insectivore to frugivore: ontogenetic changes in gut morphology and digestive enzyme activity in the characid fish *Brycon guatemalensis* from Costa Rican rain forest streams. **Journal of Fish Biology**, v. 64, n. 4, p. 890-902, 2004.
- DUBOIS, M. et al. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. **Anal. Chem.**, v. 28, p. 350-358, 1956.
- DUPUIS, Y. et al. Effect of some alkaline phosphatase inhibitors on intestinal calcium transfer. **International Journal of Biochemistry**, v. 23, n. 2, p. 175-180, 1991.
- ENES, P. et al. Effect of normal and waxy maize starch on growth, food utilization and hepatic glucose metabolism in European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) juveniles. **Comp. Biochem. Physiol. A**, v. 143, n. 1, p. 89-96, 2006.
- \_\_\_\_\_. Hepatic glucokinase and glucose-6-phosphatase responses to dietary glucose and starch in gilthead sea bream (*Sparus aurata*) juveniles reared at two temperatures. **Comp. Biochem. Physiol. A**, v. 149, n. 1, p. 80-86, 2008.
- \_\_\_\_\_. Nutritional regulation of hepatic glucose metabolism in fish. **Fish Physiol. Biochem.**, v. 35, n. 3, p. 519-539, 2009.
- \_\_\_\_\_. Growth performance and metabolic utilization of diets including starch, dextrin, maltose or glucose as carbohydrate source by gilthead sea bream (*Sparus aurata*) juveniles. **Fish Physiology and Biochemistry**, v. 36, n. 4, p. 903-910, 2010.
- ERFANULLAH; JAFRI, A. K. Effect of dietary carbohydrate-to-lipid ratio on growth and body composition of walking catfish (*Clarias batrachus*). **Aquaculture**, v. 161, n. 1-4, p. 159-168, 1998a.

\_\_\_\_\_. Effect of dietary carbohydrate-to-lipid ratio on growth and body composition of walking catfish (*Clarias batrachus*). **Aquacult.**, v. 161, n. 1-4, p. 159-168, 1998b.

ESTEVEZ, K. E.; ARANHA, J. M. R. Ecologia trófica de peixes de riachos. **Oecologia Australis**, v. 6, 1999.

FAGBENRO, O. et al. Haematological profile, food composition and digestive enzyme assay in the gut of the African bony-tongue fish, *Heterotis (Clupisudis) niloticus* (Cuvier 1829) (Osteoglossidae). **Tropical Zoology**, v. 13, p. 1-9, 2000.

FAGBENRO, O. A. et al. Food composition and digestive enzymes in the gut of the African electric catfish, *Malapterurus electricus* (Gmelin 1789) (Malapteruridae). **Trop Zool**, v. 14, p. 1-6, 2001.

FAO. **INTRODUCTION TO AQUACULTURE**. PORT HARCOURT, NIGERIA: AFRICAN REGIONAL AQUACULTURE CENTRE, 1987.

\_\_\_\_\_. **The State of World Fisheries and Aquaculture**. Rome: FAO, 2010. 153

FERNÁNDEZ, F. et al. Effects of diets with distinct protein-to-carbohydrate ratios on nutrient digestibility, growth performance, body composition and liver intermediary enzyme activities in gilthead sea bream (*Sparus aurata*, L.) fingerlings. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 343, n. 1, p. 1-10, 2007.

FERRARIS, R. P.; AHEARN, G. A. Sugar and amino acid transport in fish intestine. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology**, v. 77, n. 3, p. 397-413, 1984.

FRAISSE, M. et al. Distribution pattern of digestive enzyme activities in the intestine of the catfish (*Ameiurus nebulosus* L.) and of the carp (*Cyprinus carpio* L.). **Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology**, v. 70, n. 3, p. 443-446, 1981.

FRANCISCO JUNIOR, W. E. Carboidratos: Estrutura, Propriedades e Funções. **QUÍMICA NOVA NA ESCOLA**, v. 29, p. 8-13, 2008.

FU, S. J. The growth performance of southern catfish fed diets with raw, precooked cornstarch and glucose at two levels. **Aquacult. Nutr.**, v. 11, n. 4, p. 257-261, 2005.

FURUICHI, M.; YONE, Y. Change of blood sugar and plasma insulin levels of fishes in glucose tolerance test. **Bull. Jap. Soc. Sci. Fish**, v. 47, p. 761-764, 1981.

GANGADHAR, B. et al. Effect of varying protein and lipid levels on the growth of rohu, *Labeo rohita*. **Asian Fish. Sci.**, v. 10, p. 139-147, 1997.

GAWLICKA, A. et al. Activity of digestive enzymes in yolk-sac larvae of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*): indication of readiness for first feeding. **Aquaculture**, v. 184, n. 3-4, p. 303-314, 2000.

GENTZKOW, C. J.; MAZEN, J. M. An accurate method for the determination of blood urea nitrogen by direct nesslerization. **J. Biol. Chem.**, v. 143, p. 531-544, 1942.

GEURDEN, I. et al. Early feeding of carnivorous rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) with a hyperglucidic diet during a short period: effect on dietary glucose utilization in juveniles. **American Journal of Physiology - Regulatory, Integrative and Comparative Physiology**, v. 292, n. 6, p. R2275-R2283, June 1, 2007 2007.

GLASS, H. J. et al. Digestion of protein in different marine species. **Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry**, v. 94, n. 3, p. 607-611, 1989.

GOMIERO, J. S. G. et al. Rendimento de carcaça de peixe matrinxã (*Brycon cephalus*) nos diferentes cortes de cabeça. **Ciênc. agrotec.**, v. 27, n. 1, p. 211-216, 2003.

GOULDING, M. **Ecologia da pesca do rio Madeira**. Manaus: CNPq-INPA, 1979. 172

HACHBARTH, A. **Respostas metabólicas e de crescimento de matrinxã (*Brycon cephalus*, Güther, 1869) submetidos ao exercício sustentado**. 2004. 88 Dissertação (Mestrado). Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, SP.

HAKIM, Y. et al. Relationship between intestinal brush border enzymatic activity and growth rate in tilapias fed diets containing 30% or 48% protein. **Aquaculture**, v. 257, n. 1-4, p. 420-428, 2006.

HARPAZ, S. et al. Effects of adding salt to the diet of Asian sea bass *Lates calcarifer* reared in fresh or salt water recirculating tanks, on growth and brush border enzyme activity. **Aquaculture**, v. 248, n. 1-4, p. 315-324, 2005.

HARPAZ, S.; UNI, Z. Activity of intestinal mucosal brush border membrane enzymes in relation to the feeding habits of three aquaculture fish species. **Comp. Biochem. Physiol. A**, v. 123, n. 2, p. 155-160, 1999.

HARROWER, J. R.; BROWN, C. H. Blood lactic acid. a micromethod adaptes to field collection of microliter samples. **J. Appl. Physiol.**, v. 32, p. 224-228, 1972.

HASEGAWA, H. et al. Oral glucose ingestion stimulates cholecystokinin release in normal subjects and patients with non-insulin-dependent diabetes mellitus. **Metabolism**, v. 45, n. 2, p. 196-202, 1996.

HEMRE, G.-I. et al. Dietary carbohydrate utilization in cod (&lt;i&gt;Gadus morhua&lt;/i&gt;): metabolic responses to feeding and fasting. **Fish Physiology and Biochemistry**, v. 10, n. 6, p. 455-463, 1993.

HEMRE, G. I. et al. Carbohydrates in fish nutrition: effects on growth, glucose metabolism and hepatic enzymes. **Aquacult. Nutr.**, v. 8, n. 3, p. 175-194, 2002.

\_\_\_\_\_. Carbohydrate nutrition in Atlantic salmon, *Salmo salar* L.: growth and feed utilization. **Aquaculture Research**, v. 26, n. 3, p. 149-154, 1995.

HENRY-SILVA, G. G. et al. Digestibilidade aparente de macrófitas aquáticas pela tilápia-do-nylo (*Oreochromis niloticus*) e qualidade da água em relação às concentrações de nutrientes. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 35, p. 641-647, 2006.

HEPHER, B. Principles of fish Nutrition. In: SHILO, M.;SARIG, S. (Ed.). **Fish Culture in Warm Water Systems, Problems & Trends**. Boca Raton: CRC, 1989. p.121-142.

HIDALGO, M. C. et al. Comparative study of digestive enzymes in fish with different nutritional habits. Proteolytic and amylase activities. **Aquacult.**, v. 170, n. 3-4, p. 267-283, 1999.

HOFER, R. The adaptation of digestive enzymes to temperature, season and diet in roach, *Rutilus rutilus* L. and rudd *Scardinius erythrophthalmus* L. 1. Amylase. **J. Fish Biol.**, v. 14, n. 6, p. 565-572, 1979.

HOFER, R.; KÖCK, G. Method for the quantitative determination of digestive enzyme in fish larvae. **Pol. Arch. Hydrobiol**, v. 36, p. 439-441, 1989.

HONORATO, C. et al. Effects of processing on physical characteristics of diets with distinct levels of carbohydrates and lipids: the outcomes on the growth of pacu (*Piaractus mesopotamicus*). **Aquacult. Nutr.**, v. 16, n. 1, p. 91-99, 2010.

HONORATO, C. A. S. **Desempenho, enzimologia e metabolismo de juvenis de pacu (*Piaractus mesopotamicus*) alimentados com dietas peletizadas e extrusadas com níveis médio e alto de lipídeos e carboidratos**. 2008. 100 Doutorado, UFSCar, São Carlos.

HUMMEL, B. C. W. A modified spectrophotometric determination of chymotrypsin, trypsin and trombin. **Can. J. Biochem. Physiol.**, v. 37, n. 12, p. 1393-1399, 1959.

HUNG, S. S. O.; STOREBAKKEN, T. Carbohydrate Utilization by Rainbow Trout Is Affected by Feeding Strategy. **J. Nutr.**, v. 124, n. 2, p. 223-230, February 1, 1994 1994.

HUTCHINS, C. G. et al. Effects of dietary carbohydrate kind and level on growth, body composition and glycemic response of juvenile sunshine bass (*Morone chrysops* female x *M. saxatilis* male). **Aquacult.**, v. 161, n. 1-4, p. 187-199, 1998.

INOUE, L. A. K. et al. Clove oil as anaesthetic for juveniles of matrinxã *Brycon cephalus* (Günther, 1869). **Ciência Rural**, v. 33C, p. 943-947, 2003.

IZEL, A. C. U. et al. Avaliação de níveis protéicos para a nutrição de juvenis de matrinxã (*Brycon cephalus*). **Acta Amazonica**, v. 34, p. 179-184, 2004.

IZQUIERDO, M. S. et al. Recent advances in lipid nutrition in fish larvae. **Recent advances in lipid nutrition in fish larvae**, v. 22, p. 97-107, 2000.

JOBLING, M. **Fish bioenergetics**. London: Chapman & Hall, 1994. 309

\_\_\_\_\_. **Environmental Biology Of Fish**. London: Chapman & Hall, 1995. 455

JONAS, E. et al. Proteolytic digestive enzymes of carnivorous (*Silurus lanis* L.), herbivorous (*Hypophthalmichthys molitrix*) and omnivorous (*Cyprinus carpio*). **Aquaculture**, v. 30, p. 145–154, 1983.

KAPOOR, B. G. et al. The alimentary canal and digestion in teleosts. **Adv. Mar. Biol.**, v. 63, p. 301–308, 1975.

KAUSHIK, S. J. **Use of alternative protein sources for intensive rearing of carnivorous fishes.** Progress in Fish Nutrition. Proceedings of the Fish Nutrition Symposium. SHIAU, S. Y. Keelung, Taiwan ROC: 181-208 p. 1989.

KAUSHIK, S. J.; OLIVA-TELES, A. Effect of digestible energy on nitrogen and energy balance in rainbow trout. **Aquaculture**, v. 50, p. 89-101, 1985.

KOHLA, U. et al. Growth, digestive enzyme activities and hepatic glycogen levels in juvenile *Colossoma macropomum* Cuvier from South America during feeding, starvation and refeeding. **Aquaculture Research**, v. 23, n. 2, p. 189-208, 1992.

KROGDAHL et al. Effects of diet composition on apparent nutrient absorption along the intestinal tract and of subsequent fasting on mucosal disaccharidase activities and plasma nutrient concentration in Atlantic salmon *Salmo salar* L. **Aquaculture Nutrition**, v. 5, n. 2, p. 121-133, 1999.

KROGDAHL, A. et al. Effects of graded levels of standard soybean meal on intestinal structure, mucosal enzyme activities, and pancreatic response in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). **Aquacult. Nutr.**, v. 9, n. 6, p. 361-371, 2003.

\_\_\_\_\_. Carbohydrates in fish nutrition: digestion and absorption in postlarval stages. **Aquacult. Nutr.**, v. 11, n. 2, p. 103-122, 2005.

KROGDAHL, A.; SUNDBY, A. Characteristics of pancreatic function in fish. In: PIERZYNOWSKI, S. G.; ZABIELSKI, R. (Ed.). **Biology of the Pancreas in Growing Animals.** Amsterdam: Elsevier, 1999. cap. 437–458,

KROGDAHL, Å. et al. Atlantic salmon (*Salmo salar*) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) digest and metabolize nutrients differently. Effects of water salinity and dietary starch level. **Aquacult.**, v. 229, n. 1-4, p. 335-360, 2004.

KUBITZA, F. **Nutrição e alimentação dos peixes.** Piracicaba: Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz 1997. 74

KUMAR, S. et al. Digestive proteases of three carps *Catla catla*, *Labeo rohita* and *Hypophthalmichthys molitrix*: partial characterization and protein hydrolysis efficiency. **Aquaculture Nutrition**, v. 13, n. 5, p. 381-388, 2007.

\_\_\_\_\_. Studies on digestibility and digestive enzyme activities in *Labeo rohita* (Hamilton) juveniles: effect of microbial  $\alpha$ -amylase supplementation in non-gelatinized or gelatinized corn-based diet at two protein levels. **Fish Physiology and Biochemistry**, v. 32, n. 3, p. 209-220, 2006.

\_\_\_\_\_. Effect of dietary carbohydrate on haematology, respiratory burst activity and histological changes in *L. rohita* juveniles. **Fish & Shellfish Immunology**, v. 19, n. 4, p. 331-344, 2005.

KUMAR, V. et al. Gelatinized to non-gelatinized starch ratio in the diet of *Labeo rohita*: effect on digestive and metabolic response and on growth. **Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition**, v. 92, n. 4, p. 492-501, 2008.

KUZ'MINA, V. V. et al. Influence of temperature and season on some characteristics of intestinal mucosa carbohydrases in six freshwater fishes. **Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology**, v. 113, n. 2, p. 255-260, 1996.

LALL, S. P. Salmonid nutrition and feed production. In: COOK, R. H.; PENNEL, W. (Ed.). **Proceedings of the special session on salmonid aquaculture**. Los Angeles, CA: World Aquaculture Society, 1991. p.107-123.

LEE, S.-M. et al. Utilization of glucose, maltose, dextrin and cellulose by juvenile flounder (*Paralichthys olivaceus*). **Aquacult.**, v. 221, n. 1-4, p. 427-438, 2003.

LEE, S. M. et al. Effects of dietary protein and energy levels on growth and body composition of juvenile flounder *Paralichthys olivaceus*. **Journal of the World Aquaculture Society**, v. 31, n. 3, p. 306-315, Sep 2000.

LEE, S. M.; LEE, J. H. Effect of dietary glucose, dextrin and starch on growth and body composition of juvenile starry flounder *Platichthys stellatus*. **Fish. Sci.**, v. 70, n. 1, p. 53-58, 2004.

LEHNINGER, A. L. et al. **Principles of biochemistry**. 4th edition, . New York, NY: Freeman and Company, 2005.

LEITE, R. G. A alimentação de juvenis de matrinxã, *Brycon amazonicum* (Pisces, Characidae), em áreas inundadas da Ilha de Marchantaria, Amazonas, Brasil. **Acta Amazonica**, v. 34, p. 661-664, 2004.

LEMIEUX, H. et al. Do digestive enzymes set a physiological limit on growth rate and food conversion efficiency in the Atlantic cod (*Gadus morhua*)? **Fish Physiol. Biochem.**, v. 20, n. 4, p. 293-303, 1999.

LHOSTE, E. F. et al. Adaptation of exocrine pancreas to dietary proteins: Effect of the nature of protein and rat strain on enzyme activities and messenger RNA levels. **J. Nutr. Biochem.**, v. 5, n. 84-94, 1994.

LIDDLE, R. A. Cholecystokinin cells. **Annu. Rev. Physiol.**, v. 59, n. 1, p. 221-242, 1997.

LIN, J.-H. et al. Effect of feeding strategy and carbohydrate source on carbohydrate utilization by white sturgeon (*Acipenser transmontanus*) and hybrid tilapia (*Oreochromis niloticus* X *O. aureus*). **Aquaculture**, v. 148, n. 2-3, p. 201-211, 1997.

LITTLE, T. J. et al. The release of GLP-1 and ghrelin, but not GIP and CCK, by glucose is dependent upon the length of small intestine exposed. **Am J Physiol Endocrinol Metab**, v. 291, n. 3, p. E647-655, September 1, 2006 2006.

LOVE, R. M. **The Chemical Biology of Fishes**. London/New York: Academic Press, 1980. 943

LOVELL, T. **Nutrition and Feeding of Fish**. . New York, NY: Van Nostrand Reinhold, 1988. 260

LU, G. D. The metabolism of pyruvic acid in normal and vitamin B-deficient state. I. A rapid specific and sensitive method for the estimation of blood pyruvate. **Biochem. J.**, v. 33, p. 249-254, 1939.

LUNDSTEDT, L. M. **Aspectos adaptativos dos processos digestivo e metabólico de juvenis de pintado *Pseudoplatystoma corruscans* arraçados com diferentes níveis de proteína e energia**. . 2003. 140 Tese (Doutorado). Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, SP.

LUNDSTEDT, L. M. et al. Digestive enzymes and metabolic profile of *Pseudoplatystoma corruscans* (Teleostei: Siluriformes) in response to diet composition. **Comp. Biochem. Physiol. B**, v. 137, n. 3, p. 331-339, 2004.

MANJAPPA, K. et al. Growth performance of common carp, *Cyprinus carpio* fed varying lipid levels through low protein diet, with a note on carcass composition and digestive enzyme activity. **Acta Ichtyol**, v. 2, p. 146-155, 2002.

MANNERSTRÖM, M. et al. Intestinal absorption and tissue distribution of glucose and isoleucine in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). **Aquaculture Nutrition**, v. 7, n. 4, p. 229-235, 2001.

MARTINEZ, A.; SERRA, J. L. Proteolytic activities in the digestive tract of anchovy (*Engraulis encrasicolus*). **Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry**, v. 93, n. 1, p. 61-66, 1989.

MARTINS, A. M. C. R. P. F. et al. **A importância da piscicultura e algumas doenças virais e bacterianas píceas 2011**.

MEDALE, F. et al. Utilisation of a carbohydrate-rich diet by common carp reared at 18 and 25 degrees C. **Cybium**, v. 23, n. 1, p. 139-152, 1999.

MELO, J. F. B. **Digestão e metabolismo de jundiá (*Rhamdia quelen*) submetido a diferentes regimes alimentares**. 2004. 80 Tese (Doutorado). Universidade Federal de São Carlos, São Carlos.

MELO, J. F. B. et al. Effects of dietary levels of protein on nitrogenous metabolism of *Rhamdia quelen* (Teleostei: Pimelodidae). **Comp. Biochem. Physiol. A**, v. 145, n. 2, p. 181-187, 2006.

MENDONÇA, J. O. J. **O gênero Brycon**. Panorama da Aquicultura. 6: 14-16 p. 1996.

- METON, I. et al. Molecular cloning of a cDNA encoding 6-phosphofructo-2-kinase/fructose-2,6-bisphosphatase from liver of *Sparus aurata*: nutritional regulation of enzyme expression. **Biochem. Biophys. Acta**, v. 1444, n. 2, p. 153-165, 1999.
- MEYER, G.; FRACALOSSO, D. M. Protein requirement of jundia fingerlings, *Rhamdia quelen*, at two dietary energy concentrations. **Aquaculture**, v. 240, n. 1-4, p. 331-343, 2004.
- MOON, T. W. Glucose intolerance in teleost fish: fact or fiction? **Comp. Biochem. Physiol. B**, v. 129, n. 23, p. 243-249, 2001.
- MOON, T. W.; FOSTER, G. D. Tissue carbohydrate metabolism, gluconeogenesis and hormonal and environmental influences. In: HOCHACHKA, P. W.; MOMMSEN, P. (Ed.). **Metabolic Biochemistry. Biochemistry and Molecular Biology of Fishes**. Amsterdam: Elsevier Science, v.4, 1995. p.65-100.
- MORAES, G.; BIDINOTTO, P. M. Induced changes in the amylohydrolitic profile of the gut of *Piaractus mesopotamicus* (Holmberg, 1885) fed different contents of soluble carbohydrate; its correlation with metabolic aspects. **Revista de Ictiologia**, v. 8, n. 1/2, p. 47-51, 2000.
- MORO, G. V. et al. Dietary non-protein energy sources: growth, digestive enzyme activities and nutrient utilization by the catfish jundiá, *Rhamdia quelen*. **Aquaculture Research**, v. 41, n. 3, p. 394-400, 2010.
- MOSS, D. W. Perspectives in alkaline phosphatase research. **Clin Chem**, v. 38, p. 2486-2492, 1992.
- MOYES, C. D. et al. Mitochondrial metabolism of cardiac and skeletal muscle from a fast (*Katsuwonus pelamis*) and a slow (*Cyprinus carpio*) fish. **Can. J. Zool.**, v. 70, p. 1246-1253, 1992.
- MUÑOZ-RAMIREZ, A. P.; CARNEIRO, D. J. Suplementação de lisina e metionina em dietas com baixo nível protéico para crescimento inicial de pacu, *Piaractus mesopotamicus* (Holmberg). **Acta Scientiarum**, v. 24, p. 909-916, 2002.
- MUÑOZ RAMIREZ, A. P. **Utilização de carboidratos digestíveis em dietas para pacu, *Piaractus mesopotamicus* (Holmberg, 1887)**. 2005. Tese (Doutorado). Centro de Aquicultura, Universidade Estadual Paulista,, Jaboticabal.
- N.R.C. **Nutrient requirements of fish**. National Washington Academy Press. Washington, D.C, p.114. 1993
- NATALIA, Y. et al. Characterization of digestive enzymes in a carnivorous ornamental fish, the Asian bony tongue *Scleropages formosus* (Osteoglossidae). **Aquaculture**, v. 233, n. 1-4, p. 305-320, 2004.
- NEWGARD, C. B. et al. Studies on the mechanism by which exogenous glucose is converted into liver glycogen in the rat. A direct or an indirect pathway? **J. Biol. Chem.**, v. 258, n. 13, p. 8046-8052, July 10, 1983 1983.

OPPEDAL, F. et al. Photoperiod in seawater influence seasonal growth and chemical composition in autumn sea-transferred Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) given two vaccines. **Aquaculture**, v. 254, n. 1-4, p. 396–410, 2006.

OSBORN, L. et al. Tissue-specific and insulin-dependent expression of a pancreatic amylase gene in transgenic mice. **Mol. Cell. Biol.**, v. 7, n. 1, p. 326-334, January 1, 1987 1987.

PADOVANI, C. R. et al. Contaminação mercurial em peixes do rio madeira: resultados e recomendações para consumo humano. **Acta Amazonica**, v. 25, n. 1/2, p. 127-136, 1996.

PANSERAT, S. et al. Glucokinase is highly induced and glucose-6-phosphatase poorly repressed in liver of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) by a single meal with glucose. **Comp. Biochem. Physiol. B**, v. 128, n. 2, p. 275-283, 2001.

\_\_\_\_\_. Hepatic glucokinase is induced by dietary carbohydrates in rainbow trout, gilthead seabream, and common carp. **Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol**, v. 278, n. 5, p. R1164-1170, May 1, 2000 2000.

PENTTINEN, O.-P.; HOLOPAINEN, I. Seasonal feeding activity and ontogenetic dietary shifts in crucian carp, *Carassius carassius*. **Environmental Biology of Fishes**, v. 33, n. 1, p. 215-221, 1992.

PERAGON, J. et al. Carbohydrates affect protein-turnover rates, growth, and nucleic acid content in the white muscle of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). **Aquacult.**, v. 179, n. 1-4, p. 425-437, 1999a.

\_\_\_\_\_. Carbohydrates affect protein-turnover rates, growth, and nucleic acid content in the white muscle of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). **Aquaculture**, v. 179, n. 1-4, p. 425-437, 1999b.

PÉRES, A. et al. Dietary regulation of activities and mRNA levels of trypsin and amylase in sea bass (*Dicentrarchus labrax*) larvae. **Fish Physiology and Biochemistry**, v. 19, n. 2, p. 145-152, 1998.

PERES, H. et al. Glucose tolerance in gilthead seabream (*Sparus aurata*) and European seabass (*Dicentrarchus labrax*). **Aquacult.**, v. 179, n. 1-4, p. 415-423, 1999.

PERES, H.; OLIVA-TELES, A. Utilization of raw and gelatinized starch by European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) juveniles. **Aquacult.**, v. 205, n. 3-4, p. 287-299, 2002.

PERES, H.; OLÍVIA-TELES, A. Effect of dietary lipid level on growth performance and feed utilization by European sea bass juveniles (*Dicentrarchus labrax*). **Aquacult.**, v. 179, p. 325-334, 1999.

PEREZ-CASANOVA, J. C. et al. Development of the digestive capacity in larvae of haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) and Atlantic cod (*Gadus morhua*). **Aquaculture**, v. 251, n. 2-4, p. 377-401, 2006.

PHILLIPS, A. M. J. Nutrition, digestion and energy utilization. In: HOAR, W. S.; RANDALL, D. J. (Ed.), v.I, 1969. p. 391-432. (Fish Physiology).

PIEPER, A.; PFEFFER, E. Studies on the effect of increasing proportions of sucrose or gelatinized maize starch in diets for rainbow trout (*Salmo gairdneri*, R.) on the utilization of dietary energy and protein. **Aquaculture**, v. 20, n. 4, p. 333-342, 1980.

PIZANGO-PAIMA, E. G. **Estudo da alimentação e composição corporal do matrinxã, *Brycon cephalus* (Gunther, 1869) (Characiformes, Characidae) na Amazônia Central.** 1997. 71 Dissertação (Mestrado). Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus, Amazonas.

PRIETO, M. J. et al. Tipo de alimento, sobrevivência e desempenho inicial de pós-larvas de pacú (*Piaractus mesopotamicus*). **Ciênc. agrotec.**, v. 30, n. 5, p. 1002-1007, 2006.

RAWLES, S. et al. A comparison of two faecal collection methods for protein and amino acid digestibility coefficients of menhaden fish meal and two grades of poultry by-product meals for market-size sunshine bass (*Morone chrysops* × *M. saxatilis*). **Aquacult. Nutr.**, v. 16, n. 1, p. 81-90, 2010.

RAWLES, S. D.; GATLIN, D. M. Carbohydrate utilization in striped bass (*Morone saxatilis*) and sunshine bass (*M. chrysops* [female] × *M. saxatilis* [male]). **Aquaculture**, v. 161, n. 1-4, p. 201-212, 1998.

REIMER, G. The influence of diet on the digestive enzymes of the Amazon fish Matrinxã, *Brycon cf. melanopterus*. **J Fish Biol**, v. 21, n. 6, p. 637-642, 1982.

ROTTA, M. A. **Aspectos gerais da fisiologia e estrutura do sistema digestório dos peixes relacionados à piscicultura.** EMBRAPA-CPAP. Corumbá, MS, p.48. 2003

ROUBATY, C.; PORTMANN, P. Relation between intestinal alkaline phosphatase activity and brush border membrane transport of inorganic phosphate, D-glucose, and D-glucose-6-phosphate. **Pflügers Archiv European Journal of Physiology**, v. 412, n. 5, p. 482-490, 1988.

RUEDA-JASSO, R. et al. Effect of dietary non-protein energy levels on condition and oxidative status of Senegalese sole (*Solea senegalensis*) juveniles. **Aquaculture**, v. 231, n. 1-4, p. 417-433, 2004.

RUNGRUANGSAK-TORRISSEN, K. et al. Different expressions of trypsin and chymotrypsin in relation to growth in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). **Fish Physiol. Biochem.**, v. 32, n. 1, p. 7-23, 2006.

\_\_\_\_\_. Different Dietary Levels of Protein to Lipid Ratio Affected Digestive Efficiency, Skeletal Growth, and Muscle Protein in Rainbow Trout Families. **Scholarly Research Exchange**, v. 2009, 2009.

RUSSELL, P. M. et al. Influence of dietary starch source on liver morphology in juvenile cultured European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). **Aquaculture Research**, v. 32, n. s1, p. 306-314, 2001.

SABAPATHY, U.; TEO, L. H. A quantitative study of some digestive enzymes in the rabbitfish, *Siganus canaliculatus*, and the sea bass, *Lates calcarifer*. **J. Fish Biol.**, v. 42, n. 4, p. 595-602, 1993.

SATPATHY, B. B. et al. Effects of dietary protein and lipid levels on growth, feed conversion and body composition in rohu, *Labeo rohita* (Hamilton), fingerlings. **Aquaculture Nutrition**, v. 9, n. 1, p. 17-24, 2003.

SCORVO FILHO, J. D. et al. **Piscicultura em São Paulo: custos e retornos de diferentes sistemas de produção na safra de 1996/1997**. Informações econômicas- IEA. São Paulo, p.41-60. 1998. (28)

SEIXAS FILHO, J. T. Revisão sobre as enzimas digestivas nos peixes teleostei e seus métodos de determinação. **Augustus**, v. 8, n. 17, 2003.

SEIXAS FILHO, J. T. et al. Atividade de amilase em quimo de três espécies tropicais de peixes teleostei de água doce. **Rev. bras. zootec**, v. 28, n. 5, p. 907-913, 1999.

SHAN, X.-J. et al. Ontogenetic development of digestive enzymes and effect of starvation in miiuy croaker *Miichthys miiuy* larvae. **Fish Physiology and Biochemistry**, v. 35, n. 3, p. 385-398, 2009.

SHIAU, S.-Y.; LIN, Y.-H. Utilization of glucose and starch by the grouper *Epinephelus malabaricus* at 23°C. **Fisheries Science**, v. 68, n. 5, p. 991-995, 2002.

SHIMENO, S. et al. Comparative studies on carbohydrate metabolism of yellowtail and carp. **Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish**, v. 43, p. 213-217, 1977.

SILVA, N. J. R. **Dinâmicas de desenvolvimento da piscicultura e políticas públicas no Vale do Ribeira / SP E Alto Vale do Itajaí / SC – Brasil**. 2005. 300 (Doutorado). Centro de Aquicultura - CAUNESP, UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA, Jaboticabal.

SMITH, L. S. Digestion in teleost fishes. In: FAO/UNDP (Ed.). **Fish feeds technology**. Rome: FAO/UNDP, 1980a. p.3-18.

SMITH, R. R. Nutritional Bioenergetics in Fish. In: FAO/UNDP (Ed.). **Fish feed technology**. Rome: FAO/UNDP, 1980b. p.21-27.

SMITH, W. L. The ecosanoids and their biochemical mechanisms of action. **Biochem. J.**, v. 259, p. 315-324, 1989.

SPANNHOF, L.; PLANTIKOW, H. Studies on carbohydrate digestion in rainbow trout. **Aquacult.**, v. 30, n. 1-4, p. 95-108, 1983.

STEFFENS, W. **Principios Fundamentales de la alimentacion de los peces**. Zaragoza: Editora Acribia S.A, 1987. 275

STONE, D. A. J. et al. Carbohydrate utilization by juvenile silver perch, *Bidyanus bidyanus* (Mitchell). II. Digestibility and utilization of starch and its breakdown products. **Aquaculture Research**, v. 34, n. 2, p. 109-121, 2003a.

\_\_\_\_\_. Carbohydrate utilization by juvenile silver perch, *Bidyanus bidyanus* (Mitchell). IV. Can dietary enzymes increase digestible energy from wheat starch, wheat and dehulled lupin? **Aquaculture Research**, v. 34, n. 2, p. 135-147, 2003b.

STROBAND, H. et al. Regional functional differentiation in the gut of the grasscarp, *Ctenopharyngodon idella* (Val.). **Histochemistry and Cell Biology**, v. 64, n. 3, p. 235-249, 1979.

STRYER, L. **Bioquímica**. 3ª. Ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1992.

SUÁREZ, R. K.; MONNSEN, T. P. Gluconeogenesis in teleosts fishes. **Can. J. Zool.**, v. 65, p. 1869-1882, 1987.

SUNDE, J. et al. Effect of fish feed processing conditions on digestive protease activities, free amino acid pools, feed conversion efficiency and growth in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). **Aquacult. Nutr.**, v. 10, n. 4, p. 261-277, 2004.

\_\_\_\_\_. Digestive protease activities and free amino acids in white muscle as indicators for feed conversion efficiency and growth rate in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). **Fish Physiol. Biochem.**, v. 25, n. 4, p. 335-345, 2001.

SUPANNAPONG, P. et al. Digestive enzymes and in-vitro digestibility of different species of phytoplankton for culture of the freshwater pearl mussel, *Hyriopsis bialatus*. **Aquaculture International**, v. 16, n. 5, p. 437-453, 2008.

TACON, A. G. J. **Nutricion y alimentacion de peces y camarones cultivados – Manual de capacitacion, Doc 4, FAO**. Brasília-DF 1989. 136

TAKEUCHI, T. et al. Availability of extruded carbohydrate ingredients to rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* and carp *Cyprinus carpio*. **Bulletin Japanese Society Science Fish & Shellfish Immun.**, v. 56, n. 11, p. 1839-1845, 1990.

TAN, Q. et al. Effect of dietary carbohydrate sources on growth performance and utilization for gibel carp (*Carassius auratus gibelio*) and Chinese longsnout catfish (*Leiocassis longirostris*). **Aquacult. Nutr.**, v. 12, n. 1, p. 61-70, 2006.

TENGJAROENKUL, B. et al. Distribution of intestinal enzyme activities along the intestinal tract of cultured Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* L. **Aquacult.**, v. 182, p. 317-327, 2000.

THIBAUT, M. et al. Seasonal variation of muscle metabolic organization in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). **Fish Physiology and Biochemistry**, v. 16, n. 2, p. 139-155, 1997.

THOMPSON, K. R. et al. Digestibility of dry matter, protein, lipid, and organic matter of two fish meals, two poultry by-product meals, soybean meal, and distiller's dried grains with solubles in practical diets for Sunshine Bass, *Morone chrysops* X *M. saxatilis*. **Journal of the world aquaculture society**, v. 39, n. 3, p. 352-363, 2008.

TIAN, L.-X. et al. Utilization of glucose and cornstarch by juvenile Grass carp. **North American Journal of Aquaculture**, v. 66, n. 2, p. 141-145, 2004.

TORRISSEN, K. R. et al. Differences in digestion and absorption of dietary protein in Atlantic salmon (*Salmo salar*) with genetically different trypsin isozymes. **J. Fish Biol.**, v. 45, n. 6, p. 1087-1104, 1994.

TRINDER, P. Determination of glucose in blood using glucose oxidase with an alternative oxygen acceptor. **Annal. Clin. Biochem**, v. 6, p. 24-27, 1969.

USCANGA, A. et al. Assessment of enzymatic efficiency on protein digestion in the tilapia *Oreochromis niloticus*. **Fish Physiology and Biochemistry**, v. 36, n. 4, p. 1079-1085, 2010.

USHAKOVA, N.; KUZ'MINA, V. Proteinases of potential objects of fish nutrition. **Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology**, v. 47, n. 2, p. 168-178, 2011.

VAL, A. L.; HONCZARYK, A. **Criando Peixes na Amazônia**. Manaus: INPA, 1995. 150

VAN DEN THILLART, G.; VAN RAAIJ, M. Endogenous fuels, non invasive versus invasive approaches. In: HOCHACHKA, P. W.; MOMMSEN, P. (Ed.). **Biochemistry and Molecular Biology of Fishes Metabolic Biochemistry**. Amsterdam: Elsevier Science, v.4, 1995. p.33-63.

VANGEN, B.; HEMRE, G.-I. Dietary carbohydrate, iron and zinc interactions in Atlantic salmon (*Salmo salar*). **Aquacult.**, v. 219, n. 1-4, p. 597-611, 2003.

VENOU, B. et al. Effect of extrusion of wheat and corn on gilthead sea bream (*Sparus aurata*) growth, nutrient utilization efficiency, rates of gastric evacuation and digestive enzyme activities. **Aquacult.**, v. 225, n. 1-4, p. 207-223, 2003.

VIEIRA, V. L. P. **Estudo dos processos digestivos em *Brycon cephalus* (matrinã) e *Brycon orbignyanus* (piracanjuba) alimentados com diferentes teores de proteína: Aspectos adaptativos e resposta metabólica**. 2002. 82 Tese (Doutorado). Universidade Federal de São Carlos, São Carlos-SP.

VIEIRA, V. L. P.; BALDISSEROTTO, B. Amino acids and carbohydrates absorption by Na<sup>+</sup>-dependent transporters in the pyloric ceca of *Hoplias malabaricus* (Erythrinidae). **Ciência Rural**, v. 31, p. 793-797, 2001.

VIEIRA, V. P. et al. Metabolic responses of matrinxa (*Brycon cephalus*) to dietary protein level. **Comp. Biochem. Physiol. A**, v. 140, n. 3, p. 337-342, 2005.

VINATEA ARANA, L. **Princípios químicos da qualidade da água em aquicultura**. Florianópolis: Da UFSC: 1997.

WALTON, M. J.; COWEY, C. B. Intermediary Metabolism. In: HALVER, J. E. (Ed.). **Fish Nutrition**. San Diego: Academic Press, v.2, 1989.

WANG, Y. et al. Effects of dietary carbohydrate level on growth and body composition of juvenile tilapia, *Oreochromis niloticus* x *O. aureus*. **Aquaculture Research**, v. 36, n. 14, p. 1408-1413, 2005.

WEATHERLEY, A. H.; GILL, H. S. **The biology of fish growth**. London: Academic Press, 1987. 443

WEBER, J. M.; ZWINGELSTEIN, G. Circulatory substrates fluxes and their regulation. In: HOCHACHKA, P. W., MOMMSEN, P. (Ed.). **Metabolic Biochemistry. Biochemistry and Molecular Biology of Fishes**. Amsterdam: Elsevier Science, v.4, 1995. p.15-32.

WILSON, R. P. Amino acids and proteins. In: HALVER, J. E. (Ed.). **Fish Nutrition**. 2. San Diego: Academic Press, 1989. p.111-153.

\_\_\_\_\_. Utilization of dietary carbohydrate by fish. **Aquacult.**, v. 124, n. 1-4, p. 67-80, 1994.

WILSON, R. P.; POE, W. E. Apparent digestibility protein and energy coefficients of common feed ingredients for Channel Catfish. **Prog. Fish-Cult.**, v. 47, n. 3, p. 155-158, 1985.

YARDLEY, D. G.; WILD, S. E. Effects of diet on amylase expression in the mosquitofish. **Fish Physiol. Biochem.**, v. 9, n. 1, p. 31-37, 1991.

## 8. ANEXOS

Tabela 7. Atividades específicas das enzimas digestivas nas porções do trato gastrointestinal de *Brycon amazonicus*

	<i>Dietas experimentais</i>				
	GLI	MAL	DEX	PRÉ-GEL	AMIDO
<b><i>Estômago</i></b>					
Protease inespecífica	4,38±1,25 <sup>b</sup>	119,29±6,43 <sup>a</sup>	105,21±10,75 <sup>a</sup>	123,44±6,56 <sup>a</sup>	145,08±12,42 <sup>a</sup>
<b><i>Cecos pilóricos</i></b>					
Amilase	493,02±41,13 <sup>c</sup>	6076,00±360,09 <sup>b</sup>	7868,43±507,37 <sup>b</sup>	7521,37±653,70 <sup>b</sup>	10688,57±958,10 <sup>a</sup>
Maltase	32,78±3,63 <sup>b</sup>	62,59±2,20 <sup>a</sup>	65,722±4,38 <sup>a</sup>	50,59±4,23 <sup>a</sup>	58,53±4,76 <sup>a</sup>
Protease inespecífica	5,12±0,45 <sup>b</sup>	69,65±6,51 <sup>a</sup>	88,90±3,58 <sup>a</sup>	66,47±6,46 <sup>a</sup>	68,93±5,87 <sup>a</sup>
Tripsina	0,49±0,05 <sup>b</sup>	1,66±0,16 <sup>a</sup>	2,203±0,12 <sup>a</sup>	1,70±1,70 <sup>a</sup>	1,68±0,19 <sup>a</sup>
Quimiotripsina	2,79±0,19	3,45±0,30	3,86±0,26	3,39±0,15	3,28±0,25
Tripsina/Quimiotripsina	0,17±0,01 <sup>b</sup>	0,42±0,03 <sup>a</sup>	0,62±0,07 <sup>a</sup>	0,45±0,05 <sup>a</sup>	0,44±0,03 <sup>a</sup>
Lipase	2,68±0,34 <sup>b</sup>	7,13±0,40 <sup>a</sup>	8,92±0,52 <sup>a</sup>	7,64±0,60 <sup>a</sup>	8,86±0,34 <sup>a</sup>
Fosfatase alcalina	68,49±7,65 <sup>b</sup>	178,75±19,69 <sup>a</sup>	242,25±16,65 <sup>a</sup>	169,95±17,97 <sup>a</sup>	245,74±29,55 <sup>a</sup>
<b><i>Intestino anterior</i></b>					
Amilase	131,89±9,17 <sup>c</sup>	2401,14±188,13 <sup>b</sup>	1776,66±162,48 <sup>b</sup>	1934,58±151,82 <sup>b</sup>	4749,41±334,50 <sup>a</sup>
Maltase	127,51±7,48 <sup>b</sup>	239,63±9,75 <sup>a</sup>	220,05±13,31 <sup>a</sup>	188,56±13,11 <sup>a</sup>	202,84±15,22 <sup>a</sup>
Protease inespecífica	2,18±0,11 <sup>b</sup>	3,20±0,11 <sup>a</sup>	3,04±0,11 <sup>a</sup>	2,80±0,20 <sup>a</sup>	3,10±0,12 <sup>a</sup>
Lipase	9,60±0,65 <sup>b</sup>	15,39±0,71 <sup>a</sup>	15,59±0,83 <sup>a</sup>	13,45±0,65 <sup>a</sup>	15,93±1,19 <sup>a</sup>
Fosfatase alcalina	90,70±6,06 <sup>b</sup>	155,29±9,56 <sup>a</sup>	148,11±8,65 <sup>a</sup>	128,53±10,26 <sup>a</sup>	130,96±8,81 <sup>a</sup>
<b><i>Intestino posterior</i></b>					
Amilase	95,05±11,49 <sup>c</sup>	632,03±53,14 <sup>b</sup>	26,46±37,23 <sup>b</sup>	640,11±36,33 <sup>b</sup>	826,03±48,14 <sup>a</sup>
Maltase	48,01±3,49 <sup>b</sup>	103,62±11,58 <sup>a</sup>	97,56±12,53 <sup>a</sup>	96,81±12,41 <sup>a</sup>	98,76±10,51 <sup>a</sup>
Protease inespecífica	11,40±0,78 <sup>b</sup>	15,90±0,68 <sup>a</sup>	15,73±0,95 <sup>a</sup>	15,98±1,11 <sup>a</sup>	15,81±0,89 <sup>a</sup>
Lipase	2,47±0,12 <sup>b</sup>	3,86±0,33 <sup>a</sup>	4,16±0,34 <sup>a</sup>	5,05±0,17 <sup>a</sup>	5,14±0,15 <sup>a</sup>
Fosfatase alcalina	16,83±2,38	16,26±1,73	18,33±2,65	22,508±3,61	23,12±3,30

Os peixes foram alimentados com dietas contendo diferentes tipos de carboidratos: GLI=glicose livre, MAL=maltose, DEX=dextrina, PRÉ-GEL=amido pré-gelatinizado e AMIDO=amido cru; Letras diferentes na mesma linha indicam diferenças estatísticas entre as médias ( $p < 0,05$ ) (média ± E.P.M.) (n=9). <sup>1</sup> gramas; <sup>2</sup> gramas /dia; GPM – Ganho em peso médio; TCA – Taxa de conversão alimentar aparente.

Tabela 8. Atividades específicas das enzimas digestivas nas porções do trato gastrintestinal de *Pseudoplatystoma corruscans* X *Pseudoplatystoma fasciatum*

	Dietas				
	GLI	MAL	DEX	PRÉ-GEL	AMIDO
<b><i>Estômago</i></b>					
Protease inespecífica	85,44±4,04	72,93±4,61	81,92±5,78	82,96±2,93	70,55±4,23
<b><i>Intestino anterior</i></b>					
Amilase	114,60±11,89 <sup>c</sup>	117,90±10,47 <sup>c</sup>	232,30±16,48 <sup>b</sup>	182,79±12,50 <sup>b</sup>	303,00±9,42 <sup>a</sup>
Maltase	49,75±2,59 <sup>b</sup>	60,49±1,99 <sup>b</sup>	61,31±1,47 <sup>b</sup>	72,75±2,18 <sup>a</sup>	62,12±1,58 <sup>b</sup>
Protease inespecífica	80,70±3,83	89,27±4,62	84,21±3,42	80,88±5,07	81,83±5,26
Tripsina	0,11±0,01	0,14±0,01	0,15±0,01	0,16±0,01	0,14±0,01
Quimiotripsina	5,97±0,29	7,74±0,43	6,69±0,41	7,63±0,37	7,30±0,63
T/Q	0,02±0,00	0,02±0,00	0,02±0,00	0,02±0,00	0,02±0,00
Lipase	1,02±0,07	1,36±0,12	1,30±0,09	1,79±0,08	1,37±0,09
Fosfatase alcalina	261,89±18,25 <sup>b</sup>	440,23±22,91 <sup>a</sup>	426,13±26,71 <sup>a</sup>	514,77±18,70 <sup>a</sup>	439,56±19,24 <sup>a</sup>
<b><i>Intestino médio</i></b>					
Amilase	51,18±2,54 <sup>c</sup>	40,80±2,74 <sup>c</sup>	73,11±3,47 <sup>b</sup>	67,16±4,44 <sup>b</sup>	92,50±5,58 <sup>a</sup>
Maltase	33,32±0,92 <sup>b</sup>	43,72±1,42 <sup>a</sup>	45,52±1,83 <sup>a</sup>	48,86±2,15 <sup>a</sup>	48,03±2,10 <sup>a</sup>
Protease inespecífica	1,35±0,30	1,58±0,27	1,97±0,26	2,65±0,45	1,37±0,43
Tripsina	0,35±0,02	0,34±0,04	0,36±0,03	0,39±0,04	0,32±0,02
Quimiotripsina	2,72±0,21	2,81±0,13	3,17±0,15	3,455±0,13	3,15±0,16
Tripsina/Quimiotripsina	0,13±0,01	0,12±0,01	0,12±0,00	0,11±0,00	0,10±0,01
Lipase	6,51±0,25	6,35±0,38	6,44±0,30	7,73±0,18	6,88±0,20
Fosfatase alcalina	169,17±7,45 <sup>b</sup>	215,05±6,02 <sup>a</sup>	244,31±7,79 <sup>a</sup>	244,02±13,37 <sup>a</sup>	218,15±13,83 <sup>a</sup>
<b><i>Intestino posterior</i></b>					
Amilase	7,46±0,40 <sup>c</sup>	5,13±0,57 <sup>c</sup>	12,01±0,71 <sup>b</sup>	13,13±1,02 <sup>b</sup>	16,85±0,79 <sup>a</sup>
Maltase	22,40±1,24 <sup>b</sup>	32,99±1,40 <sup>a</sup>	34,72±1,89 <sup>a</sup>	35,91±1,87 <sup>a</sup>	29,35±1,26 <sup>a</sup>
Protease inespecífica	0,17±0,02	0,12±0,01	0,15±0,03	0,16±0,01	0,24±0,02
Lipase	1,28±0,14	1,49±0,15	1,87±0,26	1,62±0,18	1,61±0,11
Fosfatase alcalina	67,19±4,90 <sup>b</sup>	109,76±8,71 <sup>a</sup>	118,51±9,65 <sup>a</sup>	128,76±9,12 <sup>a</sup>	125,67±8,34 <sup>a</sup>

Os peixes foram alimentados com dietas contendo diferentes tipos de carboidratos: GLI=glicose livre, MAL=maltose, DEX=dextrina, PRÉ-GEL=amido pré-gelatinizado e AMIDO=amido cru; Letras diferentes na mesma linha indicam diferenças estatísticas entre as médias ( $p < 0,05$ ) (média  $\pm$  E.P.M.) (n=9). <sup>1</sup> gramas; <sup>2</sup> gramas/dia; GPM – Ganho em peso médio; TCA – Taxa de conversão alimentar aparente.