

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
ESCOLA DE VETERINÁRIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
ZOOTECNIA

Lívia de Assis Porto

RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E DE DESEMPENHO
DO JEJUM PROLONGADO EM *Piaractus*
***brachypomus* e *Colossoma macropomum*.**

Belo Horizonte

2023

Lívia de Assis Porto

**RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E DE DESEMPENHO DO JEJUM
PROLONGADO EM *Piaractus brachypomus* e *Colossoma macropomum*.**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zootecnia da Escola de Veterinária da Universidade Federal de Minas Gerais como requisito parcial à obtenção do grau de Doutor em Zootecnia.

Área de concentração:

Produção

Animal/Aquacultura

Prof. Orientador: Dra. Gisele

Cristina Favero

Prof. Coorientador: Dr.

Ronald Kennedy Luz

Belo Horizonte

2023

P853r Porto, Livia de Assis,1991 -
Respostas fisiológicas e de desempenho do jejum prolongado em *Piaractus brachypomus* e
Colossoma macropomum / Livia de Assis Porto. -2023.
79f: il

Orientadora: Gisele Cristina Favero
Coorientador: Ronald Kennedy Luz
Tese (Doutorado) apresentada à Faculdade de Medicina Veterinária da UFMG, como requisito
parcial para obtenção do título de Doutora.
Bibliografia: f: 15-29

1- Pirapitinga - Teses - 2 – Tambaqui - Teses – 3- Dieta em veterinária – Teses - I – Favero,
Gisele Cristina –II. Luz, Ronald Kennedy – III. Universidade Federal de Minas Gerais, Escola
de Veterinária – IV. Título.

CDD – 636.085

Bibliotecária responsável Cristiane Patrícia Gomes CRB 2569
Biblioteca da Escola de Veterinária, UFMG.




UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
ESCOLA DE VETERINÁRIA
COLEGIADO DO CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOTECNIA

FOLHA DE APROVAÇÃO


RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E DE DESEMPENHO DO JEJUM PROLONGADO EM *Piaractus brachypomus* e *Colossoma macropomum*

LÍVIA DE ASSIS PORTO

Tese de Doutorado defendida e aprovada, no dia **24 de fevereiro de 2023**, pela Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em Zootecnia da Universidade Federal de MinasGerais, constituída pelos seguintes professores:

Documento assinado digitalmente
 JANESSA SAMPAIO DE ABREU RIBEIRO
Data: 01/03/2023 15:33:47-0300
Verifique em <https://verificador.iti.br>

Janessa Sampaio de Abreu Ribeiro
Universidade Federal do Mato Grosso
(UFMT)

Documento assinado digitalmente
 CAROLINE NEBO
Data: 02/03/2023 15:05:56-0300
Verifique em <https://verificador.iti.br>

Caroline Nebo

Documento assinado digitalmente



WALISSON DE SOUZA E SILVA

Data: 02/03/2023 21:25:24-0300

Verifique em <https://verificador.iti.br>

Walisson de Souza e Silva

Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG)

Documento assinado digitalmente



GALILEU CROVATTO VERAS

Data: 03/03/2023 08:24:58-0300

Verifique em <https://verificador.iti.br>

Galileu Crovatto Veras

Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG)

Documento assinado digitalmente



GISELE CRISTINA FAVERO

Data: 28/02/2023 16:17:57-0300

Verifique em <https://verificador.iti.br>

Gisele Cristina Favero -

Orientadora

Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG)

Belo Horizonte, 28 de fevereiro de 2023.

Dedico aos meus pais Márcia de Assis Santos Porto e Robert José Porto por todo apoio e sabedoria fundamentais para minha vida.

Dedico ao meu irmão João Ricardo, meus familiares, amigos que estiveram junto a mim durante a vida.

Dedico também ao meu companheiro Alexandre por todo amor e alegria proporcionada.

A Deus pela força para superar as dificuldades.

AGRADECIMENTOS

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudos.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e Fundação de Amparo à Pesquisa de Minas Gerais (FAPEMIG) pelo apoio financeiro de projetos.

A minha orientadora Professora Dra. Gisele Cristina Favero, pela oportunidade, ensinamentos, incentivo e por acreditar na minha capacidade ao longo destes anos como minha orientadora.

Ao Professor Dr. Ronald Kennedy Luz pelos ensinamentos, paciência e coorientação.

Aos docentes da Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), em especial aos mestres do Departamento de Zootecnia (Escola de Veterinária), por transmitirem o conhecimento necessário para o meu crescimento intelectual e pessoal.

Ao corpo técnico-administrativo da Escola de Veterinária pelo auxílio em diversos momentos.

À Dra. Caroline Nebo, Dr. Walisson de Souza e Silva, Dr. Galileu Crovatto Veras e Dra. Janessa Sampaio de Abreu Ribeiro, por aceitarem a participar da banca julgadora de defesa da presente tese de doutorado.

Ao tratamento do Laboratório de Aquacultura, em especial à equipe de fisiologia e a equipe da larvicultura pelo suporte mútuo durante a execução de experimentos.

Ao Alexandre Lins Dantas Almeida pelo companheirismo, apoio e amor.

Aos meus queridos amigos Amanda Ferreira, Fernanda Ferreira, Gustavo Brandão, Larissa Azevedo, Marina Rodrigues, Rayssa Leal pelo apoio, risadas, discussões e momentos únicos de nossa amizade.

Ao Yhago Patricky Antunes Souza Assis e Matheus Philip Santos Amorim pela amizade, trocas e ajuda durante todo o período.

Aos amigos de graduação e pós-graduação pela troca de conhecimento e pelos bons momentos vividos, em especial a Ana Paula Campos, Carina Leone e Paulo Mol.

Obrigado a todos que me ajudaram durante a minha caminhada.

“Que nada nos defina, que nada nos sujeite. Que a liberdade seja a nossa própria substância, já que viver é ser livre” (Simone de Beauvoir)

“Por vezes sentimos que aquilo que fazemos não é senão uma gota de água no mar. Mas o mar seria menor se lhe faltasse uma gota” (Madre Teresa de Calcutá)

RESUMO

O objetivo deste trabalho foi avaliar o efeito do jejum prolongado e realimentação sobre os ajustes metabólicos, fisiológicos, teciduais e de desempenho nas espécies nativas pirapitinga (*Piaractus brachypomus*) e tambaqui (*Colossoma macropomum*). No experimento com a pirapitinga foram avaliadas as respostas em 66 juvenis ($68,62 \pm 2,16$ g, $13,83 \pm 0,40$ cm) distribuídos em 11 tanques (seis peixes/tanque) em sistema de recirculação de água, sendo um tanque com 6 animais para o tratamento basal. Os tratamentos corresponderam a um tratamento controle (peixes alimentados continuamente por 75 dias com dieta comercial) e um tratamento submetido a jejum por 30 dias e posteriormente realimentado por 45 dias com dieta comercial. Foram avaliados os parâmetros sanguíneos, teciduais, índices somáticos, histologia intestinal e desempenho. O jejum promoveu diminuição dos níveis de glicose e do índice de gordura mesentérica, assim como dos níveis de triglicerídeos, colesterol, proteínas totais e índice hepatossomático. Entretanto, o período de realimentação de 45 dias promoveu a recuperação de todos esses parâmetros. Além disto, houve diminuição no comprimento e perímetro das vilosidades intestinais, mas com recuperação dessas variáveis durante a realimentação. O jejum promoveu diminuição no ganho em peso e na taxa de crescimento específico, porém, a realimentação de 45 dias foi suficiente para que os animais recuperassem esses parâmetros. No experimento com tambaqui também foram utilizados 11 tanques em que sessenta e seis peixes ($71,78 \pm 10,75$ g e $15,50 \pm 0,61$ cm) foram distribuídos em sistema de recirculação de água e os tratamentos corresponderam a um tratamento controle (peixes alimentados por 59 dias com dieta comercial) e um tratamento submetido a jejum por 45 dias e posteriormente realimentado por 14 dias com dieta comercial. Foram avaliados os parâmetros sanguíneos, teciduais, índices somáticos, histologia do intestino e das fibras musculares e o desempenho. O jejum promoveu alterações em parâmetros sanguíneos como a glicose, triglicerídeos e proteínas totais e concentração de hemoglobina, além dos índices somáticos. A realimentação de 14 dias promoveu a recuperação de todos esses parâmetros. O comprimento das vilosidades intestinais e a espessura das fibras musculares, apresentaram redução a partir do 30º e 15º dia de jejum, respectivamente, quando comparado ao tratamento controle, mas demonstram nos 59 dias de realimentação a recuperação destes parâmetros, sendo semelhante ao tratamento basal e controle no fim dos dias de realimentação. O protocolo de alimentação empregado em ambos os estudos permitiu que os juvenis de pirapitinga e tambaqui

sobrevivessem e mobilizassem suas reservas corporais durante períodos de jejum prolongado e recuperação de grande parte dessas reservas durante a realimentação. O presente estudo foi capaz de mostrar a capacidade fisiológica que ambas as espécies têm de suportar longos períodos sem se alimentar em sistemas de produção.

Palavras-chave: bioquímica, privação alimentar, histologia intestinal, pirapitinga, tambaqui

ABSTRACT

The objective of this work was to evaluate the effect of prolonged fasting and refeeding on metabolic, physiological, tissue and performance adjustments in native species pirapitinga (*Piaractus brachypomus*) and tambaqui (*Colossoma macropomum*). In the experiment with pirapitinga, responses were evaluated in 66 juveniles (68.62 ± 2.16 g, 13.83 ± 0.40 cm) distributed in 11 tanks (six fish/tank) in a water recirculation system, one tank with 6 animals for the basal group. The treatments corresponded to a control group (fish fed continuously for 75 days on a commercial diet) and a group subjected to fasting for 30 days and subsequently re-fed for 45 days on a commercial diet. Blood and tissue parameters, somatic indices, intestinal histology and performance were evaluated. Fasting promoted a decrease in glucose levels and mesenteric fat index, as well as in triglyceride, cholesterol, total protein and hepatosomatic index levels. However, the 45-day refeeding period promoted the recovery of all these parameters. In addition, there was a decrease in the length and perimeter of intestinal villi, but with recovery of these variables during refeeding. Fasting promoted a decrease in weight gain and specific growth rate, however, the 45-day refeeding was enough for the animals to recover these parameters. In the experiment with tambaqui, 11 tanks were also used in which sixty-six fish (71.78 ± 10.75 g and 15.50 ± 0.61 cm) were distributed in a water recirculation system and the treatments corresponded to a control group (fish fed for 59 days on a commercial diet) and a group subjected to fasting for 45 days and subsequently re-fed for 14 days on a commercial diet. Blood and tissue parameters, somatic indices, histology of the intestine and muscle fibers and performance were evaluated. Fasting promoted changes in blood parameters such as glucose, triglycerides and total proteins and hemoglobin concentration, in addition to somatic indices. The 14-day refeeding promoted the recovery of all these parameters. The length of the intestinal villi and the thickness of the muscle fibers, showed a reduction from the 30th and 15th day of fasting, respectively, when compared to the control group, but demonstrates in the 59 days of refeeding the recovery of these parameters, being similar to the group baseline and control at the end of the refeeding days. The feeding protocol used in both studies allowed pirapitinga and tambaqui juveniles to survive and mobilize their body reserves during periods of prolonged fasting and recovery of a large part of these reserves during refeeding. The

present study was able to show the physiological capacity that both species have to withstand long periods without feeding in production systems.

Keywords: biochemistry, food deprivation, intestinal histology, pirapitinga, tambaqui

LISTA DE FIGURAS

ARTIGO 1: Physiological responses to long fasting followed by refeeding in *Piaractus brachypomus* juveniles

Figure 1. Hemoglobin (A), glucose (B), triglycerides (C), cholesterol (D), total protein (E), muscle lipid (F), hepatosomatic index (G) and mesenteric fat index (H) in *P. brachypomus* a prolonged fasting followed by refeeding. Letters, different days of difference between the control groups (15 and 3 days of control). Different lowercase letters indicate difference of each group (control or rapid) over the difference times. The asterisk compares the fasting and control groups with the baseline group. Mean values \pm standard deviation. All comparisons were statistically different at $P < 0.05$ by Tukey's test.....53

Figure 2. Final weight (A), weight gain (B), specific growth rate (C) and feed consumption (D) in *P. brachypomus* submitted to prolonged fasting followed by refeeding. Different capital letters indicate difference between the control and fasting groups at each sampling time (15 and 30 days of fasting and 15, 30 and 45 days of refeeding). Different lowercase letters indicate difference of each group (control or fasting) over sampling times. Values are means \pm standard deviation. All comparisons were statistically different at $P < 0.05$ by Tukey's test.....54

Figure 3. Portion of *P. brachypomus* foregut at 100x magnification under optical microscope coupled to an image analyzer system to measure villus length (VL) and villous perimeter (VP). HE staining. A: Baseline; B: Control group; C: Fasting group (45 days of refeeding)55

ARTIGO 2: Efeito do jejum prolongado e realimentação sobre os ajustes metabólicos, fisiológicos, teciduais e de desempenho do *Colossoma macropomum*

Figura 1. Hemoglobina (A), Hematócrito (B) em *C. Macropomum* submetidos ao jejum prolongado seguido de realimentação. Letras maiúsculas evidencia as diferenças entre os tratamentos controle (15 a 45 dias de controle). Diferentes letras minúsculas indicam diferença de cada tratamento (Controle ou Jejum) ao longo dos tempos de diferença. O asterisco compara os tratamentos de jejum e controle com o tratamento basal. Valores médios \pm desvio padrão. Todas as comparações foram estatisticamente diferentes em $P < 0,05$ pelo teste de Tukey.....77

Figura 2. Glicose (A), triglicerídeos (B), colesterol (C), proteína total (D), lipídeo muscular (E), índice hepatossomático (F) e índice de gordura mesentérica (H), em *C. Macropomum* submetidos ao jejum prolongado seguido de realimentação. Letras maiúsculas evidencia as diferenças entre os tratamentos controle (15 a 45 dias de controle). Diferentes letras minúsculas indicam diferença de cada tratamento (Controle ou Jejum) ao longo dos tempos de diferença. O asterisco compara os tratamentos de jejum e controle com o tratamento basal. Valores médios \pm desvio padrão. Todas as comparações foram estatisticamente diferentes em $P < 0,05$ pelo teste de Tukey.....79

Figura 3. Porção do intestino anterior de *C.Macropomum* em aumento de 100x em microscópio óptico acoplado a um sistema analisador de imagem para medir o diâmetro do vilo em coloração HE. O asterisco compara os tratamentos de jejum e controle. Valores médios \pm desvio padrão. Todas as comparações foram estatisticamente diferentes em $P < 0,05$ pelo teste de Tukey.....80

Figura 4. Porção do musculo branco de *C.Macropomum* em microscópio óptico acoplado a um sistema analisador de imagem. O asterisco compara os tratamentos de jejum e controle. Valores médios \pm desvio padrão. Todas as comparações foram estatisticamente diferentes em $P < 0,05$ pelo teste de Tukey.....81

Figura 5. Peso final (A), ganho de peso (B), taxa de crescimento específico (C) e consumo de ração (D) em *C.Macropomum* submetidos a jejum prolongado seguido de realimentação. Letras maiúsculas diferentes indicam diferença entre os tratamentos controle e jejum em cada tempo de amostragem (15, 30 e 45 dias de jejum e 14 dias de realimentação). Letras minúsculas diferentes indicam diferença de cada tratamento (controle ou jejum) nos tempos de amostragem. Os valores são médias \pm desvio padrão. Todas as comparações foram estatisticamente diferentes em $P < 0,05$ pelo teste de Tukey.....82

LISTA DE TABELAS

ARTIGO 1: Physiological responses to long fasting followed by refeeding in *Piaractus brachypomus* juveniles

Table 1. Length and perimeter of the intestinal villi of *Piaractus brachypomus* juveniles submitted to long fasting followed by refeeding.....56

LISTA DE SIGLAS, ABREVIATURAS E SÍMBOLOS

RAS	Recirculating aquaculture system
g	Gramas
cm	Centímetros
m ³	Metro cúbico
kg	Quilograma
Hg	Hemoglobina
Htc	Hematócrito
HSI	Índice hepatossomático
L	Litro
m ²	Metro quadrado
%	Porcentagem
IBGE	Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística
LAQUA	Laboratório de Aquacultura
UFMG	Universidade Federal de Minas Gerais
CEUA	Comissão de Ética no Uso de Animais
°C	Graus Celsius
OD	Oxigênio Dissolvido

SÚMARIO

1.INTRODUÇÃO GERAL.....	19
2. REVISÃO DE LITERATURA.....	21
2.1. A Pirapitinga.....	21
2.1.2. O Tambaqui.....	22
2.2. Protocolos de jejum/ Realimentação.....	23
2.3. Metabolismo e mobilização energética.....	26
2.4. Alterações histológicas do intestino.....	28
3. OBJETIVOS	29
3.1. Objetivo geral	29
3.2. Objetivos específicos.....	29
4.REFERÊNCIAS.....	30
5.ARTIGO ENVIADO PARA A REVISTA ACTA AMAZONICA (2022)	45
ABSTRACT.....	46
1.INTRODUCTION.....	47
2. MATERIAL AND METHODS	48
3.RESULTS.....	51
4.DISCUSSION.....	56
5. CONCLUSION.....	60
6.ACKNOWLEDGEMENTS.....	60
7.REFERENCES.....	60

6. ARTIGO: EFEITO DO JEJUM PROLONGADO E REALIMENTAÇÃO SOBRE OS AJUSTES METABÓLICOS, FISIOLÓGICOS, TECIDUAIS E DE DESEMPENHO DO COLOSSOMA MACROPOMUM)	69
RESUMO	70
1. INTRODUÇÃO	71
2. MATERIAL E MÉTODOS	72
3.RESULTADOS	76
4. DISCUSSÃO	82
5. CONCLUSÃO	86
6. AGRADECIMENTOS	87
7.REFERENCIAS	87
7.CONSIDERAÇÕES FINAIS	94

1. INTRODUÇÃO

A pirapitinga, *Piaractus brachipomus*, espécie nativa brasileira, é considerada o terceiro maior peixe de escamas da Amazônia, perdendo apenas para o pirarucu (*Arapaima gigas*) e tambaqui (*Colossoma macropomum*) (Kubitza, 2004). Possui grande importância comercial devido ao seu hábito alimentar onívoro, resistência ao manejo em cativeiro e fácil adaptação às condições limnológicas desfavoráveis (Chagas et al., 2005). Entretanto, a disponibilidade de alimento para peixes no ambiente natural, é relacionada com as oscilações sazonais dos níveis das águas dos rios e lagos brasileiros, gerando diferenças qualitativas e quantitativas nesta disponibilidade (Izel et al., 2004). Por ser uma espécie com poucos estudos na literatura, ainda falta conhecimento de diversos fatores de desempenho respostas fisiológicas e metabólicas frente a não disponibilidade de alimento, além de conhecer as possíveis adaptações da espécie.

O tambaqui, *Colossoma macropomum*, é uma espécie originária das bacias Amazônica e do Orinoco e é a segunda mais importante espécie produzida no Brasil, representou 31,2% da produção nacional, em 2021, com 262.370 toneladas (PEIXE BR, 2022). Apresenta rápido crescimento, rusticidade e elevada qualidade de carne (Araújo-Dairiki et al., 2018), além de ser um peixe que se adapta facilmente aos sistemas de cultivo e tem ampla aceitação para consumo no Brasil e em países como Colômbia, Peru e Venezuela (Maia e Rodriguez-Amaya, 1992; Woynárovich e Anrooy, 2019). Além disto, é uma espécie que apresenta grandes reservas de gordura corporal que podem ser utilizadas como fontes de energia durante a escassez de alimento (Assis et al., 2020).

No ambiente silvestre, a privação do alimento se apresenta, em muitas espécies de peixes, como parte de seu ciclo natural de vida (Navarro e Gutiérrez, 1995). Durante a privação, os animais podem usar diferentes fontes de energia endógena, como carboidratos, lipídios e proteínas para manter os níveis de glicose no sangue e apresentar uma capacidade de recuperação do seu crescimento após normalização da sua alimentação (Navarro e Gutiérrez, 1995). No entanto, a mobilização de reservas corporais depende da espécie, fase de crescimento que o animal se encontra, condições ambientais, e duração do período de jejum e realimentação e assim, os peixes podem mobilizar reservas corporais para sobreviver aos períodos de escassez de alimentos (Dar et al., 2018). Essas mobilizações incluem a degradação de lipídios no fígado (Marqueze et al., 2018), músculo (Favero et al., 2018) e tecido adiposo (Nebo et al., 2018). De acordo com

Furné et al. (2012), os peixes podem utilizar a proteína muscular como principal fonte de energia nestes períodos e também degradar o glicogênio hepático em glicose, como fonte energética (Blasco et al., 1992; Barcellos et al., 2010; Li et al., 2018; Nebo et al., 2018).

A diversidade de espécies de peixes faz com que eles apresentem estruturas e habilidades distintas quando comparados a outros tratamentos animais. Abelha et al. (2001) explicaram que peixes onívoros e herbívoros possuem capacidade de mudar a estrutura e as propriedades absorptivas do seu sistema digestivo em resposta a alterações nas dietas. Para melhorar a absorção de nutrientes, a superfície intestinal pode aumentar sem ocorrer o aumento do comprimento do intestino e, em situações de privação alimentar, o intestino pode aumentar de tamanho, como estratégia para expandir o tempo de permanência do alimento no trato digestivo e melhorar a eficiência absorptiva dos nutrientes (Silveira et al., 2009). O comprimento dessas microvilosidades também pode ser alterado conforme o estado nutricional do peixe, podendo diminuir em situações de jejum prolongado (Rotta, 2003).

Respostas metabólicas e/ou produtivas em diferentes regimes de alimentação e envolvendo períodos de jejum e realimentação têm sido estudadas em várias espécies de peixes como *Labeo rohita* (Dar et al., 2018), *Oreochromis niloticus* (Palma et al., 2010), *Oncorhynchus mykiss* (Nikki et al., 2004), *Scaphyrhynchus suttkusi* (Morshedi et al., 2017) e *Dicentrarchus labrax* (Pérez-Jiménez et al., 2007) e em espécies nativas brasileiras como o *Piaractus mesopotamicus* (Souza et al., 2003; Ortiz et al., 2008; Favero et al., 2017; Favero et al., 2020), *Colossoma macropomum* (Ituassú et al., 2004; Santos et al., 2010; Santos et al., 2013; Assis et al., 2020) e matrinxã (Urbinati et al., 2014). Para juvenis de *P. brachypomus*, existem apenas três estudos na literatura utilizando-se protocolos curtos (Favero et al., 2022) e/ou alternados (Rodríguez e Landines, 2011; Rodríguez e Landines-Parra, 2018) de jejum e realimentação e objetivando-se o crescimento compensatório no sistema de produção. Já para juvenis de *C. macropomum* existem estudos em que se analisa o desenvolvimento e a exigência proteica da espécie sob restrição alimentar, como em Ituassú et al. (2004) e Santos et al. (2010), uso da restrição alimentar como estratégia de manejo alimentar aos finais de semana, como em Assis et al. (2020) e desempenho zootécnico e índices fisiológicos sob diferentes regimes alimentares no sistema de bioflocos, como em Nakayama et al. (2022).

O limite do jejum no habitat natural entre o jejum em ambiente controlado não é claro e varia de acordo com a espécie, a restrição alimentar prolongada é uma situação onde o organismo, que mesmo estando apto a se alimentar, não se alimenta devido às limitações extrínsecas que podem envolver a disponibilidade de alimento e sua extensão pode afetar a homeostase devido a alterações que interferem no funcionamento normal de órgãos (Lignot e LeMaho, 2012). Devido a estes acontecimentos algumas adaptações fisiológicas são notáveis entre as espécies que já possuem o jejum no ambiente natural de vida e também quando são submetidos a experimentos controlados, tais habilidades incluem uma preservação eficiente de proteínas, um controle dos corpos cetônicos com intuito de evitar a acumulação a níveis que possam induzir uma acidose metabólica (Secor e Carey, 2016).

Desta forma, torna-se evidente a necessidade de conhecer melhor como essas espécies nativas de grande importância no mercado nacional, se relacionam com a restrição alimentar, através das respostas metabólicas, fisiológicas, histológicas, além de compreender os mecanismos que operam em períodos longos sem alimentação pode ajudar a otimizar o desempenho e o manejo nessas condições (Bar, 2014).

2.REVISÃO DE LITERATURA

2.1 A Pirapitinga

A pirapitinga, *Piaractus brachypomus*, é um peixe nativo da América do Sul e que tem distribuição natural nos rios Solimões-Amazonas e Orinoco. A espécie é considerada o terceiro maior peixe de escamas da Amazônia, perdendo apenas para o pirarucu e para o tambaqui (Kubitza, 2004). A espécie tem grande importância comercial devido a seu hábito alimentar, resistência ao manejo em cativeiro e fácil adaptação às condições limnológicas desfavoráveis. Seu hábito alimentar é tipicamente onívoro, sendo frutos, sementes pequenas, peixes, as principais fontes de alimentação da espécie na natureza (Chagas et al., 2005). Nas inundações, a oferta de frutos e sementes é abundante e, por isso a espécie torna-se herbívora nessa época. Entretanto, à medida que o nível da água e os alimentos diminuem, a pirapitinga, que tem comportamento oportunista, aproveita

todo alimento disponível, incluindo vegetais em decomposição, fezes, pequenos peixes, invertebrados e restos de animais mortos (Izel et al., 2004).

De acordo com Vásquez-Torres (2005), o peso comercial da pirapitinga pode ser atingido entre 180 e 365 dias, em densidades de 1,5 a 3,0 peixes/m² em viveiros e a produção nacional dessa espécie, em 2019, foi de 1754 toneladas (IBGE, 2020). Além disso, a espécie vem sendo amplamente cultivada em pisciculturas, apresentando grande habilidade para ganhar peso, além da rusticidade e adaptabilidade em sistemas produtivos (Maússe, 2002). A pirapitinga e seu híbrido tambatinga (*C. macropomum* x *P. brachypomus*) estão entre os peixes redondos mais criados na piscicultura nacional, com produção de 53.394 toneladas, especialmente nas regiões norte, nordeste e centro-oeste (IBGE, 2020). Muitos produtores utilizam esta espécie para realizar hibridação, seja com o tambaqui, gerando o tambatinga, o piqui (*P. brachypomus* x *C. macropomum*) ou o pacu, gerando a patinga (*P. mesopotamicus* x *P. brachypomus*).

Em ambiente natural, períodos curtos ou longos de baixa disponibilidade de alimento, privação alimentar e sazonalidade na alimentação fazem parte do ciclo de vida natural destes peixes, como em períodos de reprodução, migração para desova e mudanças de temperatura (Bayir et al., 2011). Devido a este crescente desenvolvimento da pirapitinga nos meios aquaculturais, torna-se necessário estudar melhor os aspectos fisiológicos e de crescimento da espécie em cativeiro, como por exemplo, entender como essa espécie modula suas respostas fisiológicas em situações de jejum e também após a realimentação.

2.1.2 O Tambaqui

O tambaqui, *Colossoma macropomum*, espécie nativa, naturalmente encontrada nas bacias do rio Amazonas e Orinoco (Gomes et al., 2010). É uma espécie migratória, pertencente ao tratamento de peixes redondos (Kubtiza, 2004), de grande importância para aquicultura brasileira (Baldisserotto, 2009), sendo a principal espécie nativa cultivada no Brasil, tendo alcançado uma produção aquícola de produção de 262 mil toneladas em 2021 (PEIXE BR, 2022) e também é bem produzida em outros países da América do Sul e Central (FAO 2014). Considerado o segundo maior peixe da bacia amazônica, sendo o primeiro a espécie *Arapaima gigas*, podendo alcançar cerca de 1 metro de comprimento e até 30 kg de peso (Lopera-Barrero, 2011).

A espécie possui hábito alimentar onívoro, mas também com tendência a herbívoro, filtrador e frugívoro, ou seja, se adapta facilmente a alimentação fornecida e possui capacidade de digerir proteína tanto de origem animal quanto vegetal (Araújo-Lima e Goulding, 1998), e devido a esta capacidade, tem possibilidade de alternar os níveis de fontes proteicas, facilitando a aceitação da dieta disponível. (Nunes et. al., 2006). Nos meses de migração, a alimentação é escassa e para manter o equilíbrio energético, os indivíduos adultos utiliza-se de reserva de gordura abdominal para suprir as necessidades fisiológicas (Woynarovich, 1986). Além disso, apresentam rastros branquiais longos e numerosos, o que favorece a alimentação no período de seca dos rios quando não há abundância de alimentos disponíveis, e devido aos rastros branquiais conseguem se alimentar de zooplâncton (Goulding e Carvalho, 1982).

A grande aceitação no mercado, a facilidade de obter formas jovens, a rusticidade e o grande potencial de crescimento justificam o cultivo crescente da espécie (Gomes et al., 2010). Silva et al. (2000), demonstram que a espécie é capaz de adaptar o seu metabolismo de acordo com a disponibilidade de alimentos, visto que em ambiente natural em função do regime de chuvas, pode ocorrer escassez de frutos e sementes e menor disponibilidade de alimento (Goulding e Carvalho, 1982). A espécie é de grande relevância econômica da aquicultura brasileira devido ao alto valor nutricional, excelente desempenho zootécnico e reprodução em cativeiro (Baldisserotto e Gomes 2013; Araújo et al. 2018). Apesar da grande produção e popularidade do tambaqui, informações sobre seus parâmetros fisiológicos, metabólicos em cativeiro ainda são limitados (Reis et al. 2019).

2.2 Protocolos de jejum / realimentação

No cultivo comercial, a alimentação pode gerar custos de até 70% e a utilização do jejum pode ser uma alternativa à diminuição desses custos, pois sabe-se que os peixes podem sobreviver por um longo período sem se alimentar e, para muitas espécies, o período de jejum faz parte do seu ciclo natural de vida (Palma et al., 2010), como meses de inverno, migração para desova e/ou estágios de pré-desova, podem ser naturalmente períodos em que os animais não se alimentam (Blasco et al., 1992; Marqueze et al., 2018; Navarro e Gutiérrez, 1995; Rueda et al., 1998). Durante a privação, os animais podem usar diferentes fontes de energia endógena, como carboidratos, lipídeos e proteínas para

manter os níveis de glicose no sangue e apresentar uma capacidade de recuperação do seu crescimento após normalização da sua alimentação (Navarro e Gutiérrez, 1995). A adoção de protocolos de jejum e realimentação na aquacultura tem sido amplamente utilizada como ferramenta para reduzir custos com alimentação, melhorar a qualidade da água, aumentar a eficiência de produção de peixes (Nebo et al., 2018; Passinato et al., 2015; Souza et al., 2003; Takahashi et al., 2011; Urbinati et al., 2014; Xiao et al., 2013) e manipular as alterações bioquímicas e metabólicas (Baldan, 2008).

De acordo com Farbridge e Leatherland (1992), a duração do período de jejum pode se apresentar em dois estados fisiologicamente diferentes. O primeiro se relaciona com as fases curtas do jejum (períodos menores que 10 dias) e se caracteriza pela rápida mobilização das reservas disponíveis, como gorduras corporais (Salgado-Ismodes et al., 2020), proteína muscular (Furné et al., 2012), glicogênio hepático (Meton et al., 2003) e reservas energéticas do fígado (Souza et al., 2002). O segundo está vinculado a períodos crônicos de jejum e se associa a um pronunciado catabolismo lipídico e proteico, assim como a perda de peso corporal. A utilização de protocolos de jejum prolongado objetiva também conhecer a fisiologia das espécies, por meio da utilização de suas reservas corporais e o restabelecimento dessas reservas após a realimentação. Os peixes podem mobilizar suas reservas corporais para sobreviver aos períodos de escassez de alimento (Dar et al., 2018; Navarro e Gutiérrez, 1995), como a quebra de glicogênio no fígado (Johansson et al., 2016; Marqueze et al., 2018), músculo (Favero et al., 2018) e tecido adiposo (Johansson et al., 2016; Nebo et al., 2018) e uso de proteína muscular como principal fonte de energia em algumas espécies (Furné et al., 2012), como *Anguilla anguilla* L. (Dave et al., 1975; Renauld e Moon, 1980), carpa (*Carassius auratus* L.) (Storer, 1967), solha (*Pleuronectes platessa* L.) (Moon e Johnson, 1980).

O processo de restrição alimentar pode não ser otimizado para algumas espécies, e o uso de dietas com baixa qualidade nutricional no período de realimentação, pode afetar o ganho de peso dos animais, promover alterações imunológicas e gerar estresse (Herrera et al., 2016; Kuniyoshi et al., 2019). Durante o jejum os animais passam a utilizar as reservas do tecido adiposo e músculo esquelético para manter o seu metabolismo e a consequência desse processo é a perda de massa corporal, não levando a prejuízos críticos aos animais. Souza et al. (2000), em um estudo com juvenis de pacu submetidos a 60 dias de jejum, obtiveram como resultado nos primeiros momentos de restrição uma redução do glicogênio hepático. Esse resultado sugere que esta é uma reserva prontamente

disponível para a manutenção da homeostase glicêmica, podendo ser mantida ou restabelecida por meio da mobilização de outras fontes de energia, como proteínas e lipídeos. Os autores também constataram que, em períodos de privação alimentar prolongada, a concentração de lipídeos no fígado, vísceras e músculo diminuíram, os ácidos graxos livres plasmáticos aumentaram e a glicose sanguínea permaneceu inalterada. A elevação de ácidos graxos livres pode inibir a utilização de glicose pelos tecidos e conseqüentemente a liberação de glicose pelo fígado (Takahashi, 2007). Gimbo et al. (2015) avaliaram os efeitos do jejum prolongado (30 dias) sobre os níveis de cortisol plasmático em juvenis de pacu, observaram que nos peixes em jejum o cortisol apresentava níveis mais elevados, sugerindo um possível envolvimento deste hormônio em processos catabólicos, por serem utilizados para produção de energia durante o período de privação alimentar. Souza et al. (2002) observaram que juvenis de pacu submetidos a ciclos de quatro e seis semanas de restrição alimentar, seguidas de nove e sete semanas de realimentação, respectivamente, apresentaram a mesma tendência de mobilização de reservas energéticas durante o período de jejum prolongado. Devido esta mobilização, os depósitos energéticos hepáticos foram rapidamente recuperados quando o fornecimento de alimento foi restabelecido, evidenciando a capacidade de uma espécie de sobreviver a períodos de restrição alimentar depende da eficiência na utilização e posterior reposição de suas reservas endógenas. Rios et al. (2005) relataram que em curimatá (*Prochilodus spp.*) submetido a jejum superior a 35 dias houve perda de eritrócitos circulantes com redução do volume, queda do hematócrito e da concentração de hemoglobina, sugerindo prejuízo na função hematopoiética. As primeiras reservas a serem utilizadas pela espécie curimatá foram o glicogênio hepático (sete dias de jejum) seguidas dos lipídios do tecido adiposo perivisceral (14 dias de jejum), sendo o glicogênio utilizado novamente apenas após o esgotamento das reservas do tecido adiposo (Rios et al., 2005; 2006). Forgati (2011) reporta que o jejum pode provocar alterações nas fibras musculares, promovendo alteração nas células da musculatura da carpa, redução na espessura das fibras e redução da densidade das fibras menores, provavelmente degradadas durante a privação para a manutenção do animal.

Já na fase de realimentação, o fígado estará totalmente envolvido no metabolismo dos nutrientes e atividades fisiológicas, gerando respostas metabólicas devido ao fim do jejum com intuito de sanar as necessidades energéticas e reestabelecer o equilíbrio corporal (Ituassu et al., 2006; Salomão et al., 2017; Liu et al., 2019). A realimentação

induz diferentes respostas, e estas dependem de fatores como espécie, idade, condições ambientais e período de jejum (Navarro e Gutiérrez, 1995). No geral, os peixes realimentados mostram rápida recuperação do peso, conhecido como ganho compensatório, sustentado pela rápida recuperação do perfil metabólico (Soengas et al., 1996; Méton, et al., 2003; Morales et al., 2004; Kuniyoshi et al., 2019; Liu et al., 2019). Por isso, a duração dos períodos de jejum e realimentação constitui-se como fator relevante na determinação da dinâmica de adaptação, visto que pode condicionar a priorização de uma ou outra via metabólica (Vigliano et al., 2002). Méndez & Wieser (1993) reportam que à medida que se aumenta a duração do período de jejum, a recuperação dos níveis de glicogênio muscular na realimentação é mais rápida e de maior intensidade. Assim, durante os primeiros dias de jejum há uma mobilização de glicogênio em todos os órgãos, enquanto que à medida que se aumenta o período de jejum se utilizam tanto lipídios e proteínas como substratos energéticos por meio de rotas metabólicas intermediárias como acetogênese e a gliconeogênese (Vigliano et al., 2002).

2.3 Metabolismo e mobilização energética

Os peixes possuem menores exigências energéticas, por não necessitarem manter a temperatura corpórea constante e também pouco gasto para se movimentar na água, além de excretar os metabólicos nitrogenados na água, perdendo menos energia no catabolismo proteico e excreção de nitrogênio (Baldisserotto, 2009). A energia necessária para os processos vitais origina-se a partir do catabolismo dos macronutrientes, como proteínas, carboidratos e lipídios (Rungruangsak-Torrissen et al., 2009). Os peixes que possuem hábito alimentar classificados como onívoros, possuem maior capacidade de regular as concentrações de glicose circulante no sangue, e isso pode explicar a maior capacidade desses animais em utilizar carboidratos como fonte de energia, quando comparados às espécies carnívoras (Hemre et al., 2002).

De acordo Soengas et al. (2006), os peixes possuem um sistema complexo quando envolve a regulação da glicose, e foi demonstrado que em situações de hiperglicemia, quando observam alterações na ingestão de alimento, e em situações de jejum, podem ocorrer alterações nos níveis de glicose e de glicogênio. Para Musson et al. (2009), em período de jejum, ocorre a mobilização do glicogênio, para liberação de glicose, como fonte energética para o sistema nervoso central, possibilitando sanar as necessidades

oxidativas de outros tecidos, além da degradação de proteínas e aminoácidos. Porém segundo Souza et al. (2000), em experimento com restrição alimentar em juvenis de pacu (*Piaractus mesopotamicus*), não foram observadas diferenças significativas na glicemia entre os tratamentos continuamente alimentados e os submetidos ao jejum prolongado de 60 dias.

A restrição alimentar pode afetar os níveis de glicose nos peixes, pois há uma menor disponibilidade de alimento, proporcionado pela condição de jejum (Gomes et al., 2001). A necessidade de obtenção de glicose é sanada a partir da quebra de glicogênio no fígado (glicogenólise), ou via gliconeogênese (Polakof et al., 2012; Polakof e Panserat, 2016). Porém, estudos com outras espécies demonstram que a glicose pode se manter inalterada (Barcellos et al., 2010; Costas et al., 2011; López-Luna et al., 2013; Nebo et al., 2018, Silva et al., 2019; Assis et al., 2020), enquanto outros mostram aumento (Caruso et al., 2010) ou mesmo diminuição (Favero et al., 2018; Favero et al., 2020), pois essas alterações dependem da duração do jejum e do funcionamento do metabolismo de cada espécie (Caruso et al., 2010).

Nikinmaa et al. (1984) afirmam que alterações na concentração de hemoglobina em peixes desafiados por períodos de jejum podem estar relacionadas com a necessidade do organismo em melhorar a manutenção de oxigênio, mas em outro estudo com o tambaqui submetido à restrição alimentar (Assis et al., 2020) não foram encontradas alterações nas concentrações de hemoglobina. Estudos como o de Li et al. (2018) também relataram que o jejum pode inibir a lipogênese e induzir à mobilização de reservas lipídicas através da lipólise e β -oxidação de ácidos graxos. O colesterol pode ser obtido da dieta (via exógena) ou sintetizado (via endógena) pelo fígado e intestino (Maita et al., 2006) e transportado por lipoproteínas (Zhu et al., 2014). Geralmente o colesterol não é utilizado como fonte de energia pelos peixes (He et al., 2015). Favero et al. (2020) afirmam que as respostas ao colesterol têm sido controversas entre as espécies, apresentando aumento em *Siberian sturgeon* (Ashouri et al., 2019; Shirvan et al., 2020), *Piaractus mesopotamicus* (Favero et al., 2020) e *Lophiosilurus alexandri* (Silva et al., 2019), diminuição em *Sturgeon acipenser* e *Oncorhynchus mykiss* (Furné et al., 2012), em *Dentex dentex* (Pérez-Jiménez et al., 2012) ou inalteração em *Siberian sturgeon* (Jafari et al., 2019) e *Oreochromis niloticus* (Nebo et al., 2018), submetidos a diferentes estratégias de jejum e realimentação.

A mobilização das proteínas também é uma maneira de manter os processos de vitalidade em peixes quando submetidos a períodos de jejum (Sheridan e Mommsen, 1991). Desta forma, pode ocorrer a proteólise do músculo quando as demais reservas disponíveis são amplamente consumidas (Navarro e Gutierrez, 1995). O catabolismo de proteínas e aminoácidos pode ocorrer para atendimento das necessidades oxidativas dos tecidos, assim como ocorre com a mobilização de glicogênio para liberação da glicose como combustível energético (Berne e Levy, 2000). Sendo assim, as concentrações de proteínas plasmáticas podem diminuir através de hemodiluição, jejum induzido, situações de estresse ou falha dos hepatócitos devido ao acúmulo de lipídios (Sala-Rabanal et al., 2003). Os efeitos fisiológicos do jejum podem variar, pois são dependentes da espécie de peixe em estudo (Furné et al., 2012), tamanho (Glencross e Bermudes, 2011), dieta (Hilton, 1982) e a duração dos períodos de jejum e realimentação (Reigh et al., 2006).

2.4 Alterações histológicas do intestino

As mensurações das vilosidades intestinais de peixes podem servir como parâmetros de integridade da mucosa intestinal e parâmetros morfológicos dos vilos, evidenciando a capacidade digestiva e de absorção do alimento no intestino dos peixes (Ferreira et al., 2014) que variam de acordo com o hábito alimentar de cada espécie e do ambiente onde vivem (Baldiserotto et al., 2014), além de apresentar uma resposta à dieta disponível e compreensão do processo fisiológico dos animais. Honorato et al. (2013), avaliaram a histologia do intestino de *Oreochromis niloticus* e observaram que o aumento das vilosidades intestinais ocorre por consequência da alimentação disponível. O jejum ocasiona mudanças que podem comprometer a atividade digestiva (Ostaszewska et al., 2006), provocando a redução da altura e do comprimento das vilosidades, reduzindo a área do epitélio e, como consequência, diminuindo a sua capacidade de absorção (Segner et al., 1987; Hall and Bellwood, 1995; Shaibani et al., 2013). Segundo Green e McCormick (1999), a redução das vilosidades é indicativo de falta de alimento no trato digestório e o seu aumento pode ser entendido como a melhora na integridade da mucosa (Carvalho et al., 2011), visto que o equilíbrio entre a renovação e a perda de células, que ocorre normalmente no intestino, mantém o tamanho dos vilos e a capacidade digestiva e de absorção intestinal (Ferreira et al., 2014). Quanto à integridade da mucosa intestinal, haverá a uniformidade de seus vilos, que é importante para a densidade das vilosidades

compatível com a altura, considerando a área da luz intestinal, espaço fundamental para a passagem do alimento, o que é de relevância na produção animal (Schwarz et al., 2010).

3. OBJETIVOS

3.1 Objetivo geral

O presente estudo tem como objetivo conhecer a fisiologia e o desempenho de juvenis de *P. brachypomus* e *C. macropomum* submetidos a jejum prolongado seguido de realimentação em sistema de recirculação de água.

3.2 Objetivos Específicos

Avaliar os parâmetros sanguíneos e teciduais de juvenis de *P. brachypomus*, e *C. macropomum* frente a período prolongado de jejum e realimentação.

Avaliar os parâmetros histológicos de juvenis de *P. brachypomus*, e *C. macropomum* frente a período prolongado de jejum e realimentação.

Avaliar o desempenho de juvenis de *P. brachypomus*, e *C. macropomum* frente a período prolongado de jejum e realimentação.

4. REFERÊNCIAS

ABELHA, M.C.F., Agostinho, A.A., Goulart, E. 2001. Plasticidade trófica em peixes de água doce. *Acta Scientiarum*. 23: 425-434.

ARAÚJO-LIMA, C.A.R.M., Goulding, M. 1998. Os frutos do tambaqui. *Ecologia, conservação e cultivo na Amazônia*. São Paulo: Lithera Maciel Editora Gráfica.

ARAUJO-DAIRIKI, T. B., Chaves, F. C. M., Dairiki, J. K. 2018. Seeds of sacha inchi (*Plukenetia volubilis*, Euphorbiaceae) as a feed ingredient for juvenile tambaqui, *Colossoma macropomum*, and matrinxã, *Brycon amazonicus* (Characidae). *Acta Amazonica*. 48, 32-37. <https://doi.org/10.1590/1809-4392201700753>.

ASHOURI, G., Mahboobi-Soofiani, N., Hoseinifar, S.H., Torfi-Mozanzadeh, M., Mani, A., Khosrani, A., Carnevalli, O. 2019. Compensatory growth, plasma hormones and metabolites in juvenile *Siberian sturgeon* (*Acipenser baerii*, Brandt 1869) subjected to fasting and re-feeding. *Aquac. Nutr.* 0: 1–10. <https://doi.org/10.1111/anu.13002>

ASSIS, Y. P. A. S., de Assis Porto, L., de Melo, N. F. A. C., Palheta, G. D. A., Luz, R. K., Favero, G. C. 2020. Feed restriction as a feeding management strategy in *Colossoma macropomum* juveniles under recirculating aquaculture system (RAS). *Aquaculture*, 735689. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.73>.

BALDAN, A. P. 2008. Avaliação da tolerância do pacu (*Piaractus mesopotamicus*) a carboidratos. 119p. Tese (Doutorado em Aqüicultura) – Centro de Aqüicultura da Unesp, Jaboticabal, 2008.

BALDISSEROTTO, B., Cyrino, J. E. P., Urbinati, E. C. 2014. *Biologia e fisiologia de peixes neotropicais de água doce*. Jaboticabal. Funep, Unesp.

BALDISSEROTTO, B. 2009. *Fisiologia de peixes aplicada à piscicultura*. 2. ed. Santa Maria: UFSM.

BALDISSEROTTO, B., Gomes, L. C. 2013. Espécies nativas para piscicultura no Brasil, 2nd ed. Santa Maria, UFSM.

BAR, N. 2014. Physiological and hormonal changes during prolonged starvation in fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 71, 1-12.

BARCELLOS, L.J.G., Marqueze, A., Trapp, M., Quevedo, R.M., Ferreira, D. 2010. The effects of fasting on cortisol, blood glucose and liver and muscle glycogen in adult jundiá *Rhamdia quelen*. *Aquaculture* 300:231–236. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2010.01.013>.

BAYIR, A., Sirkecioglu, A. N., Bayir, M., Haliloglu, H. I., Kocaman, E. M., and Aras, N. M. 2011. Metabolic responses to prolonged starvation, food restriction, and refeeding in the brown trout, *Salmo trutta*: Oxidative stress and antioxidant defenses. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*. 159: 191–196. <https://doi:10.1016/j.cbpb.2011.04.008>.

BERNE, R.M. and Levy, M.N. 2000. *Fisiologia*. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan. 4: 1034.

BLASCO, J., Fernández, J., Gutiérrez, J. 1992. Fasting and refeeding in carp, *Cyprinus carpio* L.: the mobilization of reserves and plasma metabolite and hormone variations. *J. Comp. Physiol. B*. 162:539–546. <https://doi.org/10.1007/BF00264815>.

CARUSO, G., Maricchiolo, G., Micale, V., Genovese, L., Caruso, R., Denaro, M.G. 2010. Physiological responses to starvation in the European eel (*Anguilla anguilla*): effects on haematological, biochemical, non-specific immune parameters and skin structures. *Fish Physiol. Biochem.* 36:71–83. <https://doi.org/10.1007/s10695-008-92906>.

CARVALHO, J.V., Lira, A.D., Costa, D.S.P., Moreira, E.L.T., Pinto, L.F.B., Abreu, R.D., Albinati, R.C.B. 2011. Desempenho zootécnico e morfometria intestinal de alevinos de tilápia-do -Nilo alimentados com *Bacillus subtilis* ou mananoligossacarídeo. *Rev. Bras. Saúde Produção Anim.* 12:176–187.

CHAGAS, E. C., Gomes, L.C., Júnior, H.M., Roubach, R., Lourenço, J.N. 2005. Desempenho de tabaqui cultivado em tanques-rede, em lago de várzea, sob diferentes taxas de alimentação. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. 40:833-835. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2005000800015>.

COSTAS, B., Aragão, C., Ruiz-Jarabo, I., Vargas-Chacoff, L., Arjona, F.J., Dinis, M.T., Mancera, J.M., Conceição, L.E.C. 2011. Feed deprivation in Senegalese sole (*Solea senegalensis* Kaup, 1858) juveniles: effects on blood plasma metabolites and free amino acid levels. *Fish Physiol. Biochem.* 37:495–504. <https://doi.org/10.1007/s10695-010-9451-2>.

DAR, S.A., Srivastava, P.P., Varghese, T., Rasool, S.I., Anand, G., Gupta, S., Gireesh-Babu, P., Krishna, G. 2018. Regulation of compensatory growth by molecular mechanism in *Labeo rohita* juveniles under different feeding regimes. *Gen. Comp. Endocrinol.* 261:89–96. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2018.01.029>.

DAVE, G., Johansson-Sjöbeck, M.-L., Larsson, Å., Lewander, K., and Lidman, U. 1975. Metabolic and hematological effects of starvation in the European eel, *Anguilla anguilla* L.—I. Carbohydrate, lipid, protein and inorganic ion metabolism. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*. 52:423–430. [https://doi:10.1016/s0300-9629\(75\)80059-4](https://doi:10.1016/s0300-9629(75)80059-4).

FARBRIDGE, K. J., & Leatherland, J. F. 1992. Plasma growth hormone levels in fed and fasted rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) are decreased following handling stress. *Fish Physiology and Biochemistry*. 10:67–73. <https://doi:10.1007/bf00004655>.

FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations).2014. The state of world fisheries and aquaculture, pp 243. <http://www.fao.org/3/i3720e/i3720e.pdf>.

FAVERO, G.C., Santos, F.A.C., Júlio, G.S.C., Batista, F.S., Bonifácio, C.T., Torres, I.F.A., Paranhos, C.O, Luz, R.K. 2022. Effects of water temperature and feeding time on growth performance and physiological parameters of *Piaractus brachyomus* juveniles. *Aquaculture*. 548:737716. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2021.737716>.

FAVERO, G.C., Gimbo, R.Y., Montoya, L.N.F., Carneiro, D.J., Urbinati, E.C. 2020. A fasting period during grow-out make juvenile pacu (*Piaractus mesopotamicus*) leaner but does not impair growth. *Aquaculture* 524:735242. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.735242>.

FAVERO, G.C., Gimbo, R.Y., Montoya, L.N.F., Zanuzzo, F.S., Urbinati, E.C. 2018. Fasting and refeeding lead to more efficient growth in lean pacu (*Piaractus mesopotamicus*). *Aquac. Res.* 49:359–366. <https://doi.org/10.1111/are.13466>.

FERREIRA, C.M., Antoniassi, N.A.B., Silva, F.G., Povh, J.A., Potença, A., Moraes, T.C.H., Silva, T.K.S.T., Abreu, J. S. 2014. Características histomorfométricas do intestino de juvenis de tambaqui após uso de probiótico na dieta e durante transporte. *Pesquisa Veterinária Brasileira*, 34:1258–1260. <https://doi.org/10.1590/s0100-736x2014001200020>.

FORGATI, M. 2011. Crescimento muscular compensatório e metabolismo energético de *Cyprinus carpio* realimentados após privação de alimento. 76p., Dissertação (Mestrado em Biologia Celular e Molecular) Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2011.

FURNÉ, M., Morales, A.E., Trenzado, C.E., García-Gallego, M., Hidalgo, M.C., Domezain, A., Rus, A.S. 2012. The metabolic effects of prolonged starvation and refeeding in *sturgeon* and *rainbow trout*. *J. Comp. Biochem. Physiol. B.* 182:63–76. <https://doi.org/10.1007/s00360-011-0596-9>.

HEMRE, G.-I, Mommsen, T. P, Krogdahl, A. 2002. Carbohydrates in fish nutrition: effects on growth, glucose metabolism and hepatic enzymes. *Aquaculture Nutrition*, 8: 175–194. doi: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2095.2002.00200.x>.

GIMBO, R.Y., Fávero, G.C., Franco Montoya, N., Urbinati, E.C. 2015. Energy deficit does not affect immune responses of experimentally infected pacu (*Piaractus mesopotamicus*). *Fish and Shellfish Immunology*, doi:10.1016/j.fsi.2015.01.005.

GLENCROSS, B. D., Bermudes, M. 2011. Adapting bioenergetic factorial modelling to understand the implications of heat stress on barramundi (*Lates calcarifer*) growth, feed utilization and optimal protein and energy requirements - potential strategies for dealing with climate change? *Aquaculture Nutrition*. 18:411–422. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2095.2011.00913.x>.

GOMES, L. C., Simões, L. N., Araújo-lima, C. A. R. M. 2010. Tambaqui (*Colossoma macropomum*). *Espécies nativas para piscicultura no Brasil*, 2, 175-204.

GOULDING, M., Carvalho, M. L. 1982 Life history and management of the tambaqui (*Colossoma macropomum*, Characidae): an important Amazonian food fish. *Revista Brasileira de Zoologia*, 1,107-133.

GREEN B.S., McCormick, M.I. 1999. Influence of larval feeding history on the body condition of *Amphiprion melanopus*. *J Fish Biol*. 55:1273–1289. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1999.tb02075.x>.

GOMES, L. C., Chippari-Gomes, A. R., Lopes,N.P., Roubach, R., Araujo-Lima, C.A.R.M. 2001. Efficacy of benzocaine as an anesthetic in juvenile tambaqui *Colossoma macropomum*. *Journal of the World Aquaculture society*. 32:426-431. <https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.2001.tb00470.x>.

IZEL, A. C. U., Pereira-Filho, M., Melo, L. A. da S., Macêdo, J. L. V. 2004. Avaliação de níveis protéicos para a nutrição de juvenis de matrinxã (*Brycon cephalus*). *Acta Amazonica*. 34:, 179–184. <https://doi.org/10.1590/s0044-59672004000200005>.

HALL, K.C., Bellwood, D.R. 1995. Histological effects of cyanide, stress and starvation on the intestinal mucosa of *Pomacentrus coelestis*, a marine aquarium fish species. *J. Fish Biol*. 47:438-454. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1995.tb01913.x>.

HE, J., Qiang, J., Yang, H., Xu, P., Zhu, Z.X., Yang, R.Q. 2015. Changes in the fatty acid composition and regulation of antioxidant enzymes and physiology of juvenile genetically improved farmed tilapia *Oreochromis niloticus* (L.), subjected to short-term

low temperature stress. *J. Thermal Biol.* 53:90–97. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2015.08.010>.

HERRERA, L. A., Silva, F. da C., Santos, A. P. dos, Sousa, O. M. de, and Sanches, E. G. 2016. Crescimento compensatório e privação alimentar no desempenho produtivo do robalo-flecha. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. 51: 776–779. <https://doi:10.1590/s0100-204x2016000600010>.

HILTON, J.W. 1982. The effect of pre-fasting diet and water temperature on liver glycogen and liver weight in rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, during fasting. *J. Fish Biol.* 20:69-78. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1982.tb03895.x>.

HONORATO, C. A., Assano, M., Cruz, C., Carneiro, D. J., Machado, M. R. F. 2013. Histologia do intestino de tilápia do nilo alimentados com dietas contendo diferentes fontes de proteína. *Nucleus Animalium*. 5:103-111. <https://doi.org/10.3738/1982.2278.771>.

INSTITUTO brasileiro de geografia e estatística–IBGE: Indicadores Agropecuária – Levantamento Sistemático da Produção Agrícola.[on-line],2020.

ITUASSÚ, D. R.; Alves, T. C.; Pérez, C. C.; Fernandes, E. B.; Affonso, E. G.; Pereira Filho, M.; Roubach, R. 2006. Efeito da frequência alimentar durante a realimentação de *Colossoma macropomum*(Cuvier, 1818) submetidos à privação alimentar. In: congresso iberoamericano virtual de aquicultura. 4: 1126-1137.

ITUASSÚ, D.R., Santos, G.R.S., Roubach, R., Filho, M.P. 2004. Desenvolvimento de tambaqui submetido a períodos de privação alimentar. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*, 39: 1199–1203. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2004001200006>.

IZEL, A. C. U., Pereira-Filho, M., Melo, L. A. da S., Macêdo, J. L. V. 2004. Avaliação de níveis protéicos para a nutrição de juvenis de matrinxã (*Brycon cephalus*). *Acta Amazonica*. 34:179–184. <https://doi.org/10.1590/s0044-59672004000200005>.

JAFARI, N., Falahatkar, B., Sajjadi, M.M. 2019. The effect of feeding strategies and body weight on growth performance and hematological parameters of *Siberian sturgeon* (*Acipenser baerii*, Brandt 1869): preliminary results. *J. Appl. Ichthyol.* 35:289–295. <https://doi.org/10.1111/jai.13824>.

JOHANSSON, M., Morgenroth, D., Einarsdottir, I.E., Gong, N., Bjornsson, B.T. 2016. Energystores, lipid mobilization and leptin endocrinology of rainbow trout. *J. Comp. Physiol. B.* 186:759–773.

KUBITZA, F. 2004. Coletânea de informações aplicadas ao cultivo do tambaqui, do pacu, e de outros peixes redondos. *Panorama da Aquicultura, Laranjeiras.* 82: 27-39.

KUNIYOSHI, M.L.G., Silva-Gomes, R.N., Vieira, J.C.S., Hessel, M.C., Mareco, E.A., Santos, V.B., Carvalho, R.F., Padilha, P.M., Dal-Pai-Silva, M. 2019. Proteomic analysis of the fast-twitch muscle of pacu (*Piaractus mesopotamicus*) after prolonged fasting and compensatory growth. *Comp. Biochem. Physiol. D Genomics Proteomics* 30:321–332. <https://doi.org/10.1016/j.cbd.2019.04.005>.

LI, H., Xu, W., Jin, J., Yang, Y., Zhu, X., Han, D., Liu, H., Xie, S. 2018. Effects of starvation on glucose and lipid metabolism in gibel carp (*Carassius auratus gibelio* var. CAS III). *Aquaculture.* 496:166–175. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.07.015>.

LIGNOT, J-H., Lemaho, Y. 2012. A history of modern research into fasting, starvation, and inanition. *Comparative physiology of fasting, starvation, and food limitation*, 7-23.

LIU, W., Lu, X., Jiang, M., Wu, F., Tian, J., Yang, C., Wen, H. 2019. Effects of dietary manipulation on compensatory growth of juvenile genetically improved farmed tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Fish Physiology and Biochemistry.* <https://doi:10.1007/s10695-018-0531-z>.

LOPERA-BARRERO, N.M., Ribeiro, R.P., Povh, J.A., Vargas, L.D.M., Poveda-Parra, A.R., Digmayer, M. 2011. As principais espécies produzidas no Brasil. *Produção de organismos aquáticos: uma visão geral no Brasil e no mundo. Agrolivros. Guaíba.* 143-215.

LÓPEZ-LUNA, J., Vásquez, L., Torrent, F., Villarroel, M. 2013. Short-term fasting and welfare prior to slaughter in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Aquaculture*. 400:142–147. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2013.03.009>.

MAIA, E.L.; Rodriguez-Amaya, D.B. 1992. Fatty acid composition of the total, neutral and phospholipids of the Brazilian freshwater fish *Colossoma macropomum*. *Dev. Food Sci.* 29, 633-642. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-88834-1.50057-0>.

MAITA, M., Maekawa, J., Satoh, K.-I., Futami, K., Satoh, S. 2006. Disease resistance and hypocholesterolemia in yellowtail *Seriola quinqueradiata* fed a non-fishmeal diet. *Fish. Sci.* 72:513–519. <https://doi.org/10.1111/j.1444-2906.2006.01179.x>.

MARQUEZE, A., Garbino, C.F., Trapp, M., Kucharski, L.C., Fagundes, M., Ferreira, D., Koakoski, G., Rosa, J.G.S. 2018. Protein and lipid metabolism adjustments in silver catfish (*Rhamdia quelen*) during different periods of fasting and refeeding. *Braz. J. Biol.* 78:464–471. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.169333>.

MAÚSSE, F. S. 2002. O papel da biotecnologia no desenvolvimento sócioeconómico; Seminário para a formulação de políticas de ciência e tecnologia, Ministério do Ensino Superior, Ensino e Tecnologia.

METÓN, I., Fernández, F., & Baanante, I. V. 2003. Short- and long-term effects of refeeding on key enzyme activities in glycolysis–gluconeogenesis in the liver of gilthead seabream (*Sparus aurata*). *Aquaculture* 225: 1-4, 99–107. [https://doi:10.1016/s0044-8486\(03\)00281-3](https://doi:10.1016/s0044-8486(03)00281-3).

MOON, T. W., and Johnston, I. A. 1980. Starvation and the activities of glycolytic and gluconeogenic enzymes in skeletal muscles and liver of the plaice, *Pleuronectes platessa*. *Journal of Comparative Physiology B*. 136: 31–38. <https://doi:10.1007/bf00688619>.

MORALES, A.E., Pérez-Jiménez, A., Hidalgo, M.C., Abellán, E., Cardenete, G. 2004. Oxidative stress and antioxidant defenses after prolonged starvation in *Dentex dentex* liver. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part C* 139: 153–161. doi:10.1016/j.cca.2004.10.008

MÉNDEZ, G.; W. WIESER. 1993 Metabolic responses to food deprivation and refeeding in juveniles of *Rutilus rutilus* (Teleostei: Cyprinidae). *Environmental. Biology and Fishes*, 36, 73-81.

MORSHEDI, V., Kochanian, P., Bahmani, M., Yazdani, M.A., Pourali, H.R., Ashouri, Gh., Pasha-Zanoosi, H. 2017. Cyclical short-term starvation and refeeding provokes compensatory growth in sub-yearling *Siberian sturgeon*, *Acipenser baerii* Brandt, 1869.

MUSSON, M.C., Jepeal, L.I., Mabray, P.D., Zhdanova, I.V., Cardoso, W.V., Wolfe, M.M. 2009. Expression of glucose-dependent insulintropic polypeptide in the Zebrafish. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol*. 297: 1803-1812.

NAVARRO, I., Gutierrez, J. 1995. Fasting and starvation. *Biochem. Mol. Biol.* 4: 394–434. [https://doi.org/10.1016/S1873-0140\(06\)80020-2](https://doi.org/10.1016/S1873-0140(06)80020-2).

NAKAYAMA, C.L.; Silva, L.F.S.; Santos, F.A.C.d.; Boaventura, T.P.; Favero, G.C.; Palheta, G.D.A.; Correia de Melo, N.F.A.; Romano, L.A.; Luz, R.K. 2022. Zootechnical Performance and Some Physiological Indices of Tambaqui, *Colossoma macropomum* Juveniles during Biofloc Maturation and in Different Feed Regimes. *Agriculture*, 12, 1025. <https://doi.org/10.3390/agriculture12071025>

NEBO, C., Gimbo, R.Y., Kojima, J.T., Overturf, K., Dal-Pai-Silva, M., Portella, M.C. 2018. Depletion of stored nutrients during fasting in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) juveniles. *J. App. Aquacult.* 30:157–173. <https://doi.org/10.1080/10454438.2017.1420516>.

NIKKI, J., J. Pirhonen, M., Jobling, J., Karjalainen, J. 2004. Compensatory growth in juvenile rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum), held individually. *Aquaculture*. 235:285-296. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2003.10.017>.

NIKINMAA, M., Cech, Jr., Joseph, J., McEnroe, M. 1984. Blood oxygen transport in stressed striped bass (*Morone saxatilis*): role of beta-adrenergic responses. *J. Comp. Physiol. B*. 154:365–369. <https://doi.org/10.1007/BF00684443>.

NUNES, E. S., Cavero, B. A. S., Pereira-Filho, M., Roubach, R. 2006. Enzimas digestivas exógenas na alimentação de juvenis de tambaqui. Pesquisa Agropecuária Brasileira. 41:139-143.

ORTIZ, J.C., Sanches, S., Rouxi, J.P., Gonzalez, A.O. 2008. Crecimiento compensatorio de juveniles de pacú (*Piaractus mesopotamicus* Holmberg, 1887) en diferentes sistemas de alimentación. B. Inst. Pesca, São Paulo. 34: 251 – 258.

OSTASZEWSKA, T., Korwin-kossakowski, M., Wolnicki, J. 2006. Morphological changes of digestive structures in starved tench *Tinca tinca* (L.) juveniles. Aquacult. Int.14, 113-126. <https://doi.org/10.1007/s10499-005-9016-z>.

PALMA, E.H., Takahashi, L.S., Dias, L.T.S., Gimbo, R.Y., Kojima, J.T., Nicodemo, D.2010. Estratégia alimentar com ciclos de restrição e realimentação no desempenho produtivo de juvenis de tilápia do Nilo da linhagem GIFT. Ciência Rural .40:391–396. <https://doi.org/10.1590/S0103-84782010000200026> .

PASSINATO, É. B., Magalhães Junior, F. O. de, Cipriano, F. D. S., Souza, R. H. B., Lima, K. S. de, Chiapetti, J., and Braga, L. G. T. 2015. Performance and economic analysis of the production of Nile tilapia submitted to different feeding management. Semina: Ciências Agrárias. 36: 4481. <https://doi:10.5433/1679-0359.2015v36n6supl2p4481>.

PÉREZ-JIMÉNEZ, A., Guedes, M.J., Morales, A.E., Oliva-Teles, A. 2007. Metabolic responses to short starvation and refeeding in *Dicentrarchus labrax*. Effect of dietary composition. Aquaculture. 265:325–335. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2007.01.021>.

PÉREZ-JIMÉNEZ, A., Cardenete, G., Hidalgo, M.C., García-Alcázar, A., Abellán, E., Morales, A.E. 2012. Metabolic adjustments of *Dentex dentex* to prolonged starvation and refeeding. Fish Physiol. Biochem. 38:1145–1157. <https://doi.org/10.1007/s10695-011-9600-2>.

PEIXEBR da Piscicultura., 2021. Piscicultura Brasileira, uma atividade em constante expansão. <https://www.peixebr.com.br/Anuario2021/AnuarioPeixeBR2021.pdf>? (acesso em 12 de dezembro de 2022).

POLAKOF, S., Panserat, S. 2016. How Tom Moon's research highlighted the question of glucose tolerance in carnivorous fish. *Comp. Biochem. Physiol. B.* 199: 43–49. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2015.11.001>.

POLAKOF, S., Panserat, S., Soengas, J., Moon, T.W. 2012. Glucose metabolism in fish: a review. *J. Comp. Physiol. B.* 182:1015–1045. <https://doi.org/10.1007/s00360-012-0658-7>.

REIGH, R.C., Williams, M.B., Jacob, B.J. 2006. Influence of repetitive periods of fasting and satiation feeding on growth and production characteristics of channel catfish, *Ictalurus punctatus*. *Aquaculture.* 254:506–516. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2005.10.043>.

REIS, Y.S., Leite, J.L.R., de Almeida, C.A.L, Pereira, D.S.P, Vidal, L.V.O., de Araujo, F.G., Fortes-Silva, R. 2019. New insights into tambaqui (*Colossoma macropomum*) feeding behavior and digestive physiology by the self-feeding approach: effects on growth, diel patterns of food digestibility, amylase activity and gastrointestinal transit time. *Aquaculture* 498:116–122. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.08.054>

RENAUD, J. M., & Moon, T. W. 1980. Starvation and the metabolism of hepatocytes isolated from the American eel, *Anguilla rostrata* LeSeur. *Journal of Comparative Physiology B.* 135: 127–137. <https://doi:10.1007/bf00691202>.

RIOS, F.S.; Oba, E.T.; Fernandes, M.N.; Kalinin, A.L.; Rantin, F.T. 2005. Erythrocyte senescence and haematological changes induced by starvation in the neotropical fish traíra, *Hoplias malabaricus* (Characiformes, Erythrinidae). *Compendium of Biochemistry and Physiology*, 140, 281–287.

RIOS, F.S.; Moraes, G.; Oba, E.T.; Fernandes, M.N.; Donatti, L.; Kalinin, A.L.; Rantin, F.T. 2006. Mobilization and recovery of energy stores in traíra, *Hoplias malabaricus*

Bloch (Teleostei, Erythrinidae) during long-term starvation and after re-feeding. *Journal Comparative Physiology B*. 176, 721-728.

RODRIGUEZ, L., Landines-Parra, M.A. 2018. Desempeno productivo y fisiologico de juveniles de *Piaractus brachypomus* sometidos a restriccion de alimento. *Orinoquia*. 22 :57-67. <https://doi.org/10.22579/20112629.480>.

RODRIGUEZ, L., Landines, M.A. 2011. Evaluacion de la restriccion alimenticia sobre el desempeño productivo y fisiológico en juveniles de cachama blanca, *Piaractus brachypomus*, en condiciones de laboratorio. *Rev. Med. Vet. Zootec*. 58:141–155.

ROTTA, M.A. 2003. Aspectos gerais da fisiologia e estrutura do sistema digestivo dos peixes relacionados à piscicultura. Corumbá: Embrapa Pantanal. 48.

RUEDA, F. M., Martinez, F. J., Zamora, S., Kentouri, M., and Divanach, P. 1998. Effect of fasting and refeeding on growth and body composition of red porgy, *Pagrus pagrus* L.*. *Aquaculture Research*. 29: 447–452. <https://doi:10.1046/j.1365-2109.1998.00228.x>.

RUNGRUANGSAK- TORRISEN, K. et al. 2009. Different Dietary Levels of Protein to Lipid Ratio Affected Digestive Efficiency, Skeletal Growth, and Muscle Protein in Rainbow Trout Families. *Scholarly Research Exchange*.

SALA-RABANAL, M., Sánchez, J., Ibarz, A., Fernández-Borràs, J., Blasco, J., Gallardo, M.A. 2003. Effects of low temperatures and fasting on hematology and plasma composition of gilthead sea bream (*Sparus aurata*). *Fish Physiol. Biochem*. 29: 105–115. <https://doi.org/10.1023/B:FISH.0000035904.16686.b6>.

SALGADO-ISMODES, A., Taipale, S., and Pirhonen, J. 2020. Effects of progressive decrease of feeding frequency and re-feeding on production parameters, stomach capacity and muscle nutritional value in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*. 734919. <https://doi:10.1016/j.aquaculture.2019.7>.

SALOMÃO, R. A. S.; Drimel, V. G.; Santos, V. B. 2017. Crescimento compensatório em tilapias do Nilo (*Oreochromis niloticus*). *Pubvet*, 11: 646-651.

SANTOS, E.L., Cavalcanti, M.C.A., Fregadolli, F.L., Meneses, D.R., Temoteo, M.C., Lira, J.E., Fortes, C.R. 2013. Considerações sobre o manejo nutricional e alimentar de peixes carnívoros. Artigo 191. Revista Eletrônica Nutritime. 10: 2216 – 2255.

SANTOS, L., Pereira filho, M., Sobreira, C. 2010. Exigência proteica de juvenis de tambaqui (*Colossoma macropomum*) após privação alimentar. Acta Amazonica. 40:597-604.

SCHWARZ, K.K, Furuya, W.M., Natali, M.R.M., Michelato, M., Gualdezi, M.C. 2010. Mananoligossacarídeo em dietas para juvenis de tilápias do Nilo. Acta Scientiarum. Animal Sciences. 32 : 197-203. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=303126500013>.

SECOR, S. M. & Carey, H. V. 2016. Integrative physiology of fasting. Compr. Physiol. 6, 773–825.

SEGNER, H., Berkhardt, P. Em Avila, J.V., Juario., Storch., V. 1987. Nutrition related histopathology of the intestine of milkfish *Chanos chanos* fry. Dis. Aquat. Org. 2:99-107.

SHAIBANI, M.E., Amiri, B.M., Khodabandeh, S. 2013. Starvation and refeeding effects on pyloric caeca structure of Caspian salmon (*Salmo trutta caspius*, Kessler 1877) juvenile. Tissue & Cell. 45:204-210. <https://doi.org/10.1016/j.tice.2013.01.001>.

SHERIDAN, M.A., Mommsen, T.P. 1991. Effects of nutritional state on in vivo lipid and carbohydrate metabolism of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. Gen. Comp. Endocrinol. 81:473-483. [https://doi.org/10.1016/0016-6480\(91\)90175-6](https://doi.org/10.1016/0016-6480(91)90175-6).

SHIRVAN, S., Falahatkar, B., Noveirian, H.A., Abbasalizadeh, A. 2020. Physiological responses to feed restriction and starvation in juvenile *Siberian sturgeon Acipenser baerii* (Brandt, 1869): effects on growth, body composition and blood plasma metabolites. Aquac. Res. 51:282–291. <https://doi.org/10.1111/are.14374>.

SILVEIRA, U. S, Logato, P. V. R, Pontes, E. C. 2009. Fatores estressantes em peixes. Revista Eletrônica Nutritime. 6:1001-1017.

SILVA, W.S., Hisano, H., Mattioli, C.C., Torres, I.F.A., Paes-Leme, F.O., Luz, R.K. 2019. Effects of cyclical short-term fasting and refeeding on juvenile *Lophiosilurus alexandri*, a carnivorous Neotropical catfish. *Aquaculture*. 505: 12–17. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.02.047>.

SILVA, J.A.M., Pereira-Filho, M., Oliveira-Pereira, M.I. 2000. Seasonal variation of nutrients and energy in tambaqui's (*Colossoma macropomum* CUVIER, 1818) natural food. *Revista Brasileira de Biologia*, 4, 599-605.

SOENGAS, J.L, Polakof, S., Chen, X., Sangiao-Alvarellos, S., Moon, T.W. 2006. Glucokinase and hexokinase expression and activities in rainbow trout tissues: changes with food deprivation and refeeding. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol*. 291: 810-821.

SOUZA, V.L., Urbinati, E.C.; Martins, M.I.E.G.; Silva, P.C. 2003. Avaliação do crescimento e do custo da alimentação do pacu (*Piaractus mesopotamicus* Holmberg, 1887) submetido a ciclos alternados de restrição alimentar e realimentação. *Revista Brasileira de Zootecnia*. 32: 19-28.

SOUZA, V.L., Urbinati, E.C.; Gonçalves, D.C.; Silva, P.C. 2002. Composição corporal e índices biométricos do pacu, *Piaractus mesopotamicus* Holmberg, 1887 (*Osteichthyes, Characidae*) submetido a ciclos alternados de restrição alimentar e realimentação. *Acta Scientiarum, Maringá*. 24:533-540.

SOUZA, V.L., Oliveira, E.G., Urbinati, E.C. 2000. Effects of food restriction and refeeding on energy stores and growth of pacu, *Piaractus mesopotamicus* (Characidae). *Journal of Aquaculture in the Tropics*. 15:371-379.

STORER, J. H. 1967. Starvation and the effects of cortisol in the goldfish (*Carassius auratus* L.). *Comparative Biochemistry and Physiology*. 20: 939–948. [https://doi:10.1016/0010-406x\(67\)90065-5](https://doi:10.1016/0010-406x(67)90065-5).

TAKAHASHI, L.S., Biller, J.D., Criscuolo-Urbinati, E., Urbinati, E.C., 2011. Feeding strategy with alternate fasting and refeeding: effects on farmed pacu production. *J. Anim.*

Physiol. Anim. Nutr. 95: 259–266. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0396.2010.01050.x>.

TAKAHASHI, L. S. 2007. Estratégia alimentar, teores de carboidratos dietéticos, desempenho e respostas fisiológicas do pacu *Piaractus mesopotamicus*. 89f. Tese (Doutorado) – Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal.

URBINATI, E.C., Sarmiento, S.J., Takahashi, L.S., 2014. Short-term cycles of feed deprivation and refeeding promote full compensatory growth in the Amazon fish matrinxã (*Brycon amazonicus*). Aquaculture. 433:430–433. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2014.06.030>.

VÁLQUEZ-TORRES, W. A pirapitinga: reprodução e cultivo. 2005. In: baldisserotto, B.; Gomes, L.C. Espécies nativas para piscicultura no Brasil. Santa Maria: Editora UFMS.203-224.

VIGLIANO, F.; Quiroga, M.; Nieto, J. 2002. Metabolic adaptation to food deprivation and refeeding in fish. Revista de Ictiología, 10:79–108.

WOYNÁROVICH, A.; Anrooy, R.V. 2019. Field guide to the culture of tambaqui (*Colossoma macropomum*, Cuvier, 1816). FAO – Fisheries and Aquaculture Technical Paper, Ed. 624.

WOYNAROVICH, E. 1986. Tambaqui e Pirapitinga: Propagação Artificial e criação artificial de alevinos. Brasília.

ZHU, T., Ai, Q., Mai, K., Xu, W., Zhou, H., Liufu, Z. 2014. Feed intake, growth performance and cholesterol metabolism in juvenile turbot (*Scophthalmus maximus* L.) fed defatted fish meal diets with graded levels of cholesterol. Aquaculture. 428-429: 290–296. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2014.03.027>.

XIAO, J.-X., Zhou, F., Yin, N., Zhou, J., Gao, S., Li, H., Shao, Q.-J., Xu, J. 2013. Compensatory growth of juvenile black sea bream, *Acanthopagrus schlegelii* with cyclical feed deprivation and refeeding. Aquac. Res. 44:1045–1057. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2012.03108.x>.

5.ARTIGO (Submetido a revista Acta Amazônica)

Physiological responses to long fasting followed by refeeding in *Piaractus
brachypomus* juveniles

Lívia de Assis Porto^a, Yhago Patricky Antunes Souza Assis^a, Matheus Philip Santos Amorim^a, Ronald Kennedy Luz^a, Gisele Cristina Favero^{a*}

^aUniversidade Federal de Minas Gerais, Departamento de Zootecnia, Laboratório de Aquacultura, Avenida Antônio Carlos, nº 6627, CEP 30.161-970 Belo Horizonte, MG, Brasil

*Corresponding author: Gisele Cristina Favero - Laboratório de Aquacultura da Escola de Veterinária da Universidade Federal de Minas Gerais, Av. Antônio Carlos, 6627, Belo Horizonte, MG CEP. 31270- 901, Brasil. E-mail: giselefav82@yahoo.com.br

Abstract

Physiological, growth performance and histological responses were evaluated in juvenile pirapitinga (*Piaractus brachypomus*) submitted to prolonged fasting and refeeding. Sixty fish (68.62 ± 2.16 g, 13.83 ± 0.40 cm) were distributed in 10 tanks (six fish/tank) in a water recirculation system plus six in a tank for baseline determination. Treatments corresponded to a control group (fish fed continuously for 75 days with a commercial diet) and a group submitted to fasting for 30 days and later re-fed for 45 days with a commercial diet. Blood parameters (hemoglobin, glucose, triglycerides, cholesterol and total plasmatic protein concentrations), muscle lipid concentration, hepatosomatic and mesenteric fat indices, and performance parameters (final weight, weight gain, specific growth and consumption) were evaluated, as was intestine histology through changes in length and perimeter of intestinal villi. Collections (blood and tissue) and biometrics were performed at 0 (baseline), and from both groups at days corresponding to 15 and 30 days of fasting and at 15, 30 and 45 days of refeeding of the fasting group. There was a decrease in glucose and mesenteric fat index at 30 days of fasting, as well as a decrease in triglycerides, cholesterol, total protein and hepatosomatic index at 15 days of fasting. The 45-day refeeding promoted recovery of all these parameters. There was no significant difference in final weight between control and fasting groups. However, there was a decrease in weight gain (at 30 days of fasting) and in specific growth rate (after 15 days of fasting). The refeeding period was sufficient for the fasted fish to achieve a good growth performance response, similar to the control. The fasting fish experienced a decrease in length and perimeter of intestinal villi, but a refeeding period of 30 days promoted recovery of these variables. The feeding protocol employed allowed pirapitinga juveniles to survive and mobilize part of their body reserves, with the exception of muscle lipid, during a prolonged fasting period (30 days). However, in general, refeeding was sufficient for the animals to restore their body needs, growth performance and intestinal integrity.

Keywords: Biochemistry, food deprivation, intestine histology, pirapitinga

1. Introduction

Pirapitinga, *Piaractus brachypomus*, is a native South American fish naturally distributed in the Solimões-Amazonas and Orinoco rivers. The species is considered the third largest scalefish in Amazon Basin behind the pirarucu (*Arapaima gigas*) and the tambaqui (*Colossoma macropomum*) (Kubitza, 2004). It is of great commercial importance due to its omnivorous feeding habit, resistance to handling in captivity and easy adaptation to unfavorable limnological conditions. Its diet in nature is based on the ingestion of fruits, seeds and small fish (Chagas et al., 2005). However, for native fish in their natural environment, seasonal fluctuations in water levels in Brazilian rivers and lakes generate qualitative and quantitative differences in food availability (Izel et al., 2004).

Food deprivation appears as part of the natural life cycle of many fish species in the wild (Navarro and Gutiérrez, 1995). During deprivation, animals can use different endogenous energy sources, such as carbohydrates, lipids and proteins, to maintain blood glucose levels, and show a capacity for growth recovery after diet normalization (Navarro and Gutiérrez, 1995; Pérez-Jiménez et al., 2011). In captivity, mobilizations through the degradation of liver glycogen into glucose (Blasco et al., 1992; Barcellos et al., 2010; Li et al., 2018; Nebo et al., 2018), and the utilization of lipids in liver (Marqueze et al., 2018), muscle (Favero et al., 2018) and adipose tissue (Nebo et al., 2018), have been observed, whereas many species use muscle protein as the main source of energy during such periods of food shortage (Furné et al., 2012).

Fish, due to the great diversity of species, have different structures and abilities compared to other animal groups. According to Abelha et al. (2001), omnivorous and herbivorous fish can change the structure and absorptive properties of their digestive system in response to changes in diet. For example, nutrient absorption can be improved by increasing intestinal surface without increasing intestine length and, in situations of food deprivation, the intestine can be increased in size as a strategy to extend the amount of time that food remains in the digestive tract, thereby improving nutrient absorption efficiency (Silveira et al., 2009). The length of microvilli can also be altered according to fish nutritional status and may decrease in situations of prolonged fasting (Rotta, 2003).

Metabolic and/or productive responses under different feeding regimes and involving fasting and refeeding periods have been studied for several species of fish, such as *Labeo rohita* (Dar et al., 2018), *Oreochromis niloticus* (Palma et al., 2010), *Oncorhynchus mykiss* (Nikki et al., 2004), *Scaphyrhynchus suttkusi* (Morshedi et al., 2017) and *Dicentrarchus labrax* (Pérez-Jiménez et al., 2007), as well as native Brazilian species such as *Piaractus mesopotamicus* (Souza et al., 2003; Ortiz et al., 2008), *Colossoma macropomum* (Ituassú et al., 2004; Santos et al., 2010; Santos et al., 2013; Assis et al., 2020) and *Brycon amazonicus* (Urbinati et al., 2014). For *P. brachypomus* juveniles, however, there are only three published studies using short (Favero et al., 2022) and/or alternating (Rodríguez and Landines, 2011; Rodriguez and Landines-Parra, 2018) fasting and refeeding protocols, and aiming at compensatory growth. The present study, therefore, aimed to know the physiological limits, as well as the growth performance and histology, of *P. brachypomus* juveniles facing prolonged periods of fasting (30 days) and refeeding (45 days) in captivity.

2. Material and Methods

2.1 Fish and experimental conditions

The experiment was performed in the Laboratório de Aquacultura (LAQUA) of the Escola de Veterinária, Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil, and followed a protocol approved by the CEUA (11/2022).

Sixty-six *Piaractus brachypomus* juveniles (mean initial body weight 68.62 ± 2.16 g, mean total length 13.83 ± 0.40 cm) were distributed in 10 tanks of 100 L useful volume (density of six fish/tank) in a water recirculation system plus six in another tank for baseline determination. The fish were acclimatized for 15 days, receiving a commercial extruded diet (Laguna Onívoros Alevinos, 2.6mm, Socil: 36% crude protein, 7% ether extract, 5% crude fiber, 9% mineral matter, 1–1.8% calcium and 1% phosphorus), twice a day (10h00min and 16h00min). The water quality parameters, measured during the acclimatization period and weekly during the test were as follow: temperature of 28.43 ± 1.03 °C and dissolved oxygen of 4.47 ± 0.45 mgL⁻¹ (measured using a YSI

multiparameter probe, EcoSense® DO200A, Yellow Springs Instrument Co. Inc., Yellow Springs, OH, USA); pH of 6.36 ± 0.78 (measured using a K39-0014PA pH meter, KASVI, São José dos Pinhais, PR, Brazil); and total ammonia of 0.20 ± 0.11 mgL⁻¹ (measured using a Alfakit colorimetric test commercial kit; www.alfakit.com.br) The water quality parameters measured in this experiment were in accordance with the requirements of the species, according to Vásquez-Torres et al. (2002) and Vásquez-Torres et al. (2011).

2.2. Experimental protocol and sampling

2.2.1 Experimental groups

- Control: fish continuously fed with commercial extruded diet (Laguna Onívoros Alevinos, 2.6mm Socil: 36% crude protein, 7% ether extract, 5% crude fiber, 9% mineral matter, 1–1.8% calcium and 1% phosphorus) twice a day (10h00min and 16h00min) until apparent satiety for 75 days;

- Fasting: fish submitted to fasting for 30 days and then re-fed for 45 days with an extruded commercial diet (Laguna Onívoros Alevinos, 2.6mm Socil: 36% crude protein, 7% ether extract, 5% crude fiber, 9% mineral matter, 1–1.8% calcium and 1% phosphorus) twice a day (10h00min and 16h00min), until apparent satiety.

2.2.2 Hematological, biochemical, tissue analyses and indexes

Blood analysis was performed using six fish collected at 0 days (baseline) and six fish from each experimental group collected at days corresponding to 15 and 30 days of fasting and at 15, 30 and 45 days of refeeding of the fasting group. The fish were carefully removed from the tanks with a net and contained in a damp cloth while blood was removed by caudal venipuncture, using heparinized syringes. An aliquot of whole blood was separated to determine total hemoglobin concentration, measured by the cyanomethemoglobin reaction method using a commercial kit (Ref. No. K023-1 QUIBASA Química Basic Ltda. Bioclin®)

The remaining aliquot of blood was centrifuged for 10 minutes at 4000 rpm for plasma separation and determination of glucose, triglycerides and cholesterol concentrations, performed by colorimetric method using commercial kits (Bioclin® - Belo Horizonte, Brazil - www.bioclin.com) and with spectrophotometer reading (Biochrom Libra S22 UV/Vis). Total plasma protein concentration was determined using a refractometer (RHC 200-ATC, Huake Instrument Co., Ltd).

After blood collection, the same fish were euthanized with an overdose of eugenol (285 mg L⁻¹) for later removal of the liver, portions of white muscle and mesenteric adipose tissue. Portions of white muscle were used to determine total lipid concentration, following the methodology of Bligh and Dyer (1959). In addition, liver and mesenteric adipose tissue were weighed to calculate the hepatosomatic index and mesenteric fat index, respectively, using the following formulas:

$$\text{- Hepatosomatic index (\%)} = (\text{liver weight/body weight}) \times 100$$

$$\text{- Mesenteric fat index (\%)} = (\text{mesenteric fat weight/body weight}) \times 100.$$

2.2.3 Growth Performance

Biometric sampling was performed using six fish collected at 0 days (baseline) and six fish from each experimental group collected at 15 and 30 days of fasting and at 15, 30 and 45 days of refeeding. The fish were carefully removed from the tanks with a net and then weighed on a digital scale (model Marte – AD5002) and measured for total length using a 30 cm polyethylene ruler. Final weight was determined, and weight gain and specific growth rate were calculated according to the following formulas:

$$\text{- Weight gain (g)} = \text{final weight} - \text{initial weight}$$

$$\text{- Specific growth rate (\%)} = 100 \times [(\ln \text{ final weight}) - (\ln \text{ initial weight}) / \text{days between samples}]$$

Consumption was determined by weighing the recipients of feed offered and the leftovers taken from each tank to calculate the feed intake per fish.

2.2.4 Histological analysis

Histological analysis was performed using samples of the foregut collected from the same animals from which liver, muscle and mesenteric adipose tissue were collected. The samples were fixed in Bouin's solution for 24 h then washed in 70% alcohol for dehydration in an increasing alcoholic series, followed by diaphanization in a series of xylols, inclusion in histological paraffin and sectioning at a thickness of 2–3 μm . Three slides were made for each repetition. Slides were stained using the Hematoxylin-Eosin technique. The material was analyzed and photodocumented under a microscope (Nikon-E200 Microscope). The length and perimeter of 10 intestinal villi were measured per slide using ImageJ® software (version 1.53h 2021).

2.3 Statistical analysis

The experiment was carried out using a completely randomized design, with two experimental groups (control and fasting) and five sampling periods 15, 30, 45, 60 and 75 experimental days. All data were analyzed using the statistical program SigmaPlot® Software, version 12.0. Data normality and homoscedasticity of variances (Shapiro-Wilk) were evaluated prior to analysis of variance (ANOVA), using two feeding conditions (fed and fasted/re-fed) and five collection days (15, 30, 45, 60 and 75 days). Means were compared using Tukey's test, with 5% probability.

3. Results

3.1 Blood parameters, tissues and somatic indices (Figure 1)

No significant differences were observed between fasting and control groups for hemoglobin concentration ($P > 0.05$). However, lower hemoglobin concentrations were observed in fasting at 30 days of fasting ($P = 0.012$) and at 15 ($P = 0.035$) and 45 days ($P < 0.001$) of refeeding, compared to baseline. Plasma glucose concentration for the fasting group was lower than that of the control ($P = 0.015$) at 30 days of fasting, but the concentration was higher than that of the control, yet similar to baseline, at 45 days of refeeding.

Plasma triglycerides for the fasting group was significantly lower at 15 ($P < 0.001$) and 30 days ($P < 0.001$) of fasting, compared to the control ($P = 0.421$), but recovered after 15 days of refeeding to equal that of the control, and higher than baseline. Plasma cholesterol for the fasting group was significantly higher at 15 days of fasting ($P < 0.001$), when compared to that of the control, and baseline.

Plasma total protein concentration for the fasting group was lower at 15 ($P = 0.029$) and 30 days ($P < 0.001$) of fasting and at 30 days ($P = 0.047$) of refeeding compared to that of the control group and baseline.

No significant differences were found for total muscle lipid concentration for both fasted and control groups ($P > 0.05$). The hepatosomatic index was significantly lower ($P < 0.001$) for the fasting group up to 30 days, compared to the control group. However, at 15 days of refeeding, the hepatosomatic index of the fasting group was higher than that for the control group and baseline and remained similar to the control group for the last two refeeding periods ($P > 0.05$). The mesenteric fat index for the fasting group was lower than that of the control at 30 days of fasting and remained lower until 30 days of refeeding.

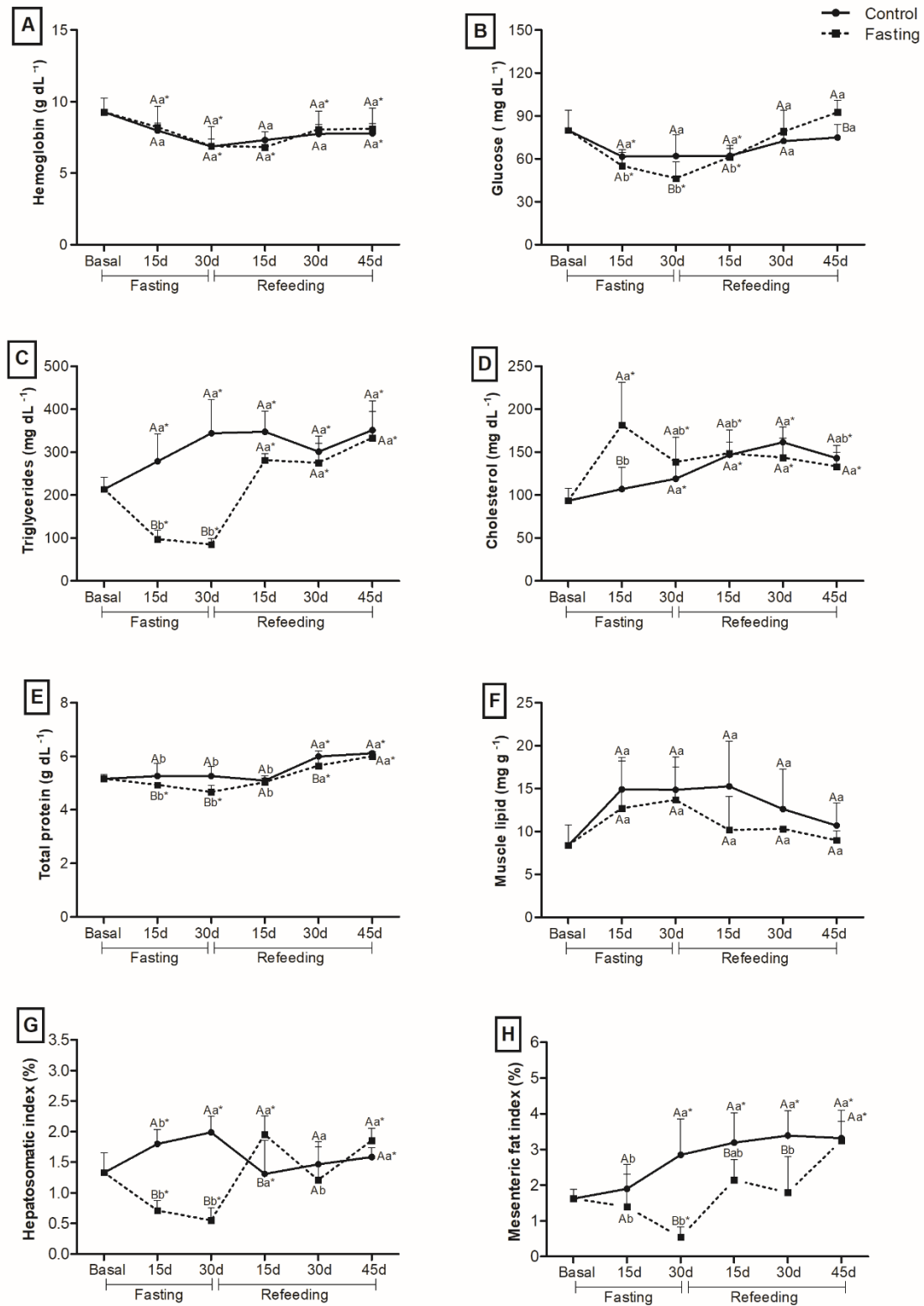


Figure 1. Hemoglobin (A), glucose (B), triglycerides (C), cholesterol (D), total protein (E), muscle lipid (F), hepatosomatic index (G) and mesenteric fat index (H) in *P. brachyomus* a prolonged fasting followed by refeeding. Letters, different days of difference between the control groups (15 and 3 days of control). Different lowercase letters indicate difference of each group (control or rapid) over the difference times. The asterisk compares the fasting and control groups with the baseline group. Mean values \pm standard deviation. All comparisons were statistically different at $P < 0.05$ by Tukey's test.

3.2 Growth Performance (Figure 2)

No mortality was recorded during the entire experimental period. Final weight did not differ between fasting and control groups during all experimental days ($P > 0.05$). The fasting group had lower weight gain than the control group at 30 days of fasting ($P < 0.05$), but subsequently became similar to the control group and remained so in the refeeding periods until the end of the experiment at 75 days.

Specific growth rate differed between fasting and control groups throughout the entire fasting period and for the first 15 days of refeeding, with it being lower for the fasting group compared to the control group, but subsequently became similar and remained so for rest of the refeeding period. The fasting group had similar feed intake than the control group during the refeeding period ($P > 0.05$).

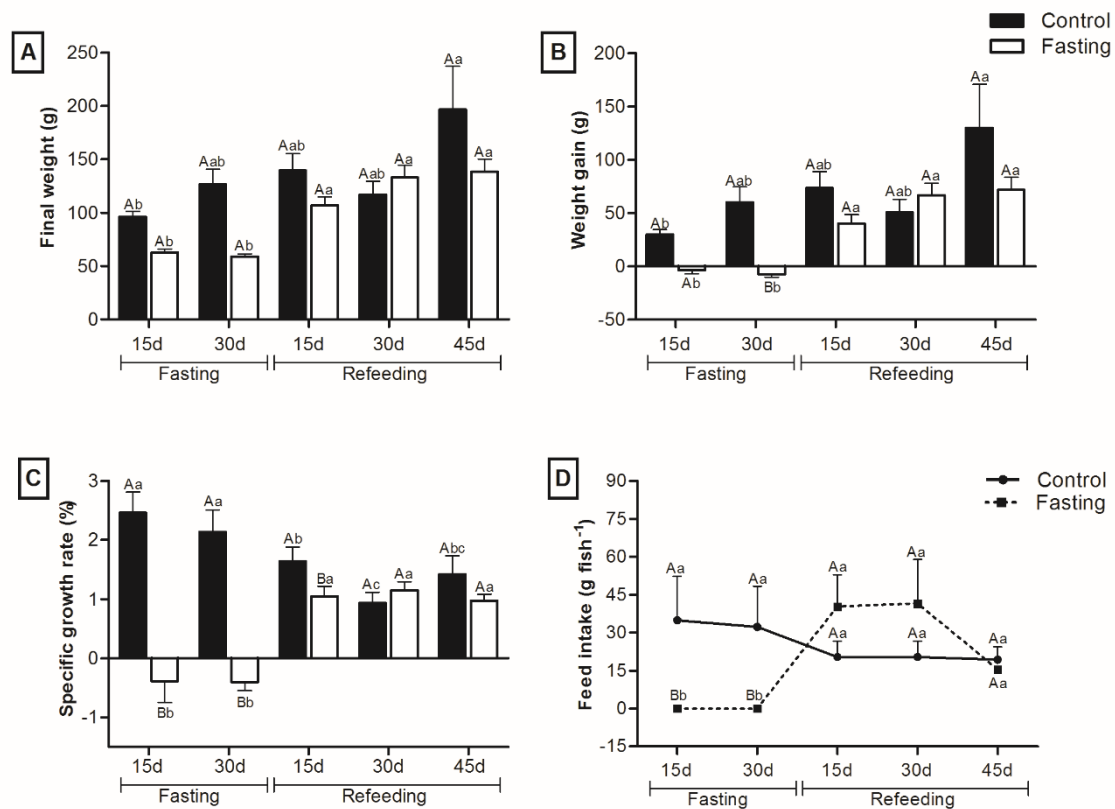


Figure 2. Final weight (A), weight gain (B), specific growth rate (C) and feed consumption (D) in *P. brachyomus* submitted to prolonged fasting followed by refeeding. Different capital letters indicate difference between the control and fasting groups at each sampling time (15 and 30 days of fasting and 15, 30 and 45 days of refeeding). Different lowercase letters indicate difference of each group (control or fasting) over sampling times. Values are means \pm standard deviation. All comparisons were statistically different at $P < 0.05$ by Tukey's test.

3.3 Length and perimeter of the intestinal villi (Table 1)

Intestinal villi length was lower for the fasting group at 15 and 30 days of fasting but higher at 30 days of refeeding compared to the control group. Villi length also differed among collection times for the fasting group, with refeeding periods having higher values than the fasting period ($P < 0.001$).

The fasting group had a smaller villous perimeter ($P = 0.018$) than the control group at 30 days of fasting, but had a larger villous perimeter at 15, 30 and 45 days of refeeding, when compared to fasting period (15 and 30 days of fasting). The villi perimeter differed from baseline at 30 days of fasting for the fasting and control groups and at 15 and 30 days for the control group in refeeding period.

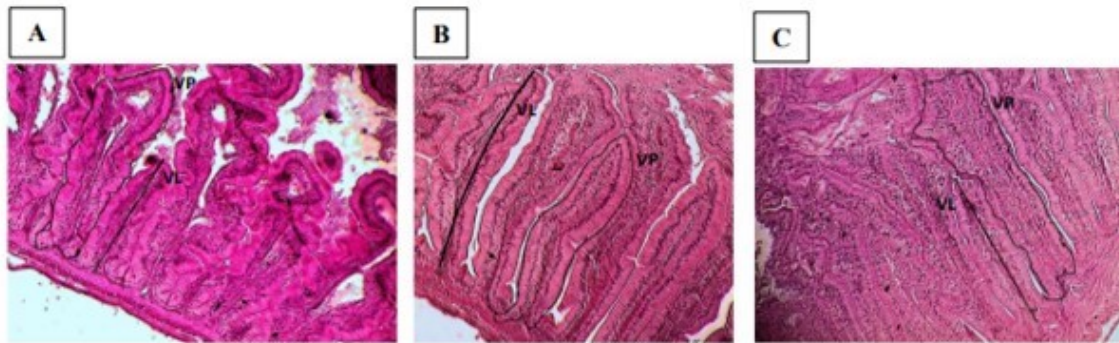


Figure 3. Portion of *P. brachypomus* foregut at 100x magnification under optical microscope coupled to an image analyzer system to measure villus length (VL) and villous perimeter (VP). HE staining. A: Baseline; B: Control group; C: Fasting group (45 days of refeeding).

Table 1. Length and perimeter of the intestinal villi of *Piaractus brachypomus* juveniles submitted to long fasting followed by refeeding.

		Treatment	
		Baseline	
			Control Fasting
Villi length (µm)		11255.0 ± 5611.0	
Fasting period (days)	15 d		14263.4 ± 4145.2 Ab 7782.2 ± 4228.4 Bb
	30 d		18971.4 ± 5879.2 Aa* 5845.2 ± 3034.0 Bb
Refeeding period (days)	15 d		8010.2 ± 1004.6 Ac 10099.4 ± 959.6 Aa
	30 d		7547.3 ± 2991.6 Bc 13942.6 ± 2448.0 Aa
	45 d		9248.2 ± 2110.6 Ac 10288.2 ± 3057.9 Aa
Villi perimeter (µm)		9561.0 ± 3151.0	
Fasting period (days)	15 d		10703.3 ± 2751.2 Aa 7729.0 ± 3830.6 Aa
	30 d		15365.0 ± 5969.5 Aa* 4837.3 ± 1569.5 Bb*
Refeeding period (days)	15 d		6405.0 ± 557.4 Aa* 7372.7 ± 557.4 Aa
	30 d		6720.0 ± 1251.1 Aa* 10081.3 ± 2170.0 Aa
	45 d		7508.5 ± 1576.1 Aa 17282.4 ± 9524.4 Aa

Means followed by different capital letters in line compare the control and fasting groups. Means followed by different lowercase letters in the column indicate differences for each group (control or fasting) over the collection times (15 and 30 days of fasting and 15, 30 and 45 days of refeeding). Asterisks indicate differences between the groups (control and fasting) and the baseline group.

4. Discussion

The present study evaluated the feeding strategy of 30 days of fasting and 45 days of refeeding with juvenile pirapitinga (*Piaractus brachypomus*), a Brazilian round-shaped fish, by monitoring the use of body reserves, growth performance and gut histology.

The 30 days of fasting had no effect on hemoglobin concentration of juvenile *P. brachypomus*, similar to what Assis et al. (2020) found for *C. macropomum* juveniles submitted to short periods of one or two days of food restriction. According to Nikinmaa et al. (1984), changes in hemoglobin concentration may be related to the body's need to improve oxygen maintenance, which was not observed for *P. brachypomus*, even after a long fasting period (30 days).

Glucose level of the fasting group decreased after 30 days of fasting, when compared to the control group. According to Gomes et al. (2001), food restriction can affect glucose levels in fish, as there is lower availability of food provided by the fasting condition. The need to obtain glucose is met by the breakdown of glycogen in the liver (glycogenolysis), or via gluconeogenesis from lactate, amino acids and glycerol (Polakof et al., 2012; Polakof and Panserat, 2016). However, studies with other species show that

glucose can remain unchanged (Barcellos et al., 2010; Costas et al., 2011; López-Luna et al., 2013; Nebo et al., 2018, Silva et al., 2019; Assis et al., 2020), while others show it to increase (Caruso et al., 2010) or even decrease (Favero et al., 2018; Favero et al., 2020), similar to what was observed in the present study, as these changes depend on fasting duration and the metabolism functioning of each species (Caruso et al., 2010). The physiological effects of fasting may vary, as they are dependent on the species of fish being studied (Furné et al., 2012), fish size and water temperature (Glencross and Bermudes, 2011), photoperiod (Biswas et al., 2002), diet (Hilton, 1982) and the duration of fasting and refeeding periods (Reigh et al., 2006). It is also important to note that only 15 days of refeeding were enough for the species to recover baseline blood glucose level.

Plasma triglycerides concentration decreased in the fasting group. Li et al. (2018) reported that fasting can inhibit lipogenesis and induce the mobilization of lipid stores through lipolysis and β -oxidation of fatty acids. It is noted that, in the present study, *P. brachypomus* exhibited a preference for mobilizing lipid reserves from adipose tissue, as evidenced by the decrease in the mesenteric fat index at 30 days of fasting (Fig 1H) while not changing the level of lipids in muscle (Fig 1F). However, the mobilization of this reserve was insufficient to maintain the triglycerides level during the fasting period, as observed for the continuously fed and basal groups. Nonetheless, the first 15 days of refeeding were sufficient for recovery of the blood triglycerides level to approximate that of the control group.

An increase in plasma cholesterol level was observed for the fasting group after 15 days of fasting but was similar that to the control group after 30 days of fasting. Cholesterol can be obtained from the diet (exogenous route) or synthesized (endogenous route) by the liver and intestine (Maita et al., 2006) and transported by lipoproteins (Zhu et al., 2014). The present results show that cholesterol was not used as an energy source by *P. brachypomus*. According to Favero et al. (2020), cholesterol responses have been controversial among species submitted to different fasting and refeeding strategies, with increases for the *Acipenser baerii* (Ashouri et al., 2019; Shirvan et al., 2020), *Piaractus mesopotamicus* (Favero et al., 2020) and *Lophiosilurus alexandri* (Silva et al., 2019), decreases for *Acipenser naccarii* and *Oncorhynchus mykiss* (Furné et al., 2012), and *Dentex dentex* (Pérez-Jiménez et al., 2012) or unchanged in *Acipenser baerii* (Jafari et al., 2019) and *Oreochromis niloticus* (Nebo et al., 2018).

Although plasma total protein for the fasting group decreased at 15 and 30 days of fasting, compared to the control group, refeeding promoted a general recovery of stores, but both groups remained higher from baseline. Protein mobilization is also a way to maintain vitality processes in fish when subjected to periods of fasting (Sheridan and Mommsen, 1991). In this way, muscle proteolysis can occur when remaining available reserves are widely consumed (Navarro and Gutierrez, 1995). Catabolism of proteins and amino acids can occur to meet the oxidative needs of tissues, as well as the mobilization of glycogen to release glucose as energy fuel (Berne and Levy, 2000). Thus, plasma protein concentration may decrease through hemodilution, induced fasting, stress situations, or failure of hepatocytes due to lipid accumulation (Sala-Rabanal et al., 2003). The fasting period of the present study appears to have been responsible for the drop in plasma protein, however, the refeeding period of 15 days was sufficient for the fish to restore levels.

The length and perimeter of intestinal villi of *P. brachypomus* submitted to fasting showed a reduction at 15 and 30 days of fasting and an increase at 30 days of refeeding, when compared to the control group. These measurements of intestinal villi of fish can serve as parameters of intestinal mucosa integrity and morphological parameters of the villi. As such, they can evidence the digestive and food absorption capacities of the fish intestine (Ferreira et al., 2014), which vary according to the age, feeding habits of each species and the environment where they live (Baldiserotto et al., 2014) and present a response to available diet and help to understand the physiological process of the animals.

Honorato et al. (2013) evaluated the histology of the intestine of the species *Oreochromis niloticus* and observed that the increase in the length of the intestinal villi occurs as a consequence of available food. In the present study, the reduction in length and perimeter of villi was directly related to fasting, as the fish of the fasting group may not have developed their intestinal villi as much as the control group. Fasting causes changes that can compromise digestive activity (Ostaszewska et al., 2006), causing a reduction in villi height and length and reducing the area of epithelium, which, as a consequence, decreases absorption capacity (Segner et al., 1987; Hall and Bellwood, 1995; Shaibani et al., 2013). According to Green and McCormick (1999), the reduction in the length and perimeter of the villi indicates a lack of food in the digestive tract, while the increase in these measures can be understood as an improvement in the integrity of the mucosa (Carvalho et al., 2011), since the balance between renewal and loss of cells,

which normally occur in the intestine, maintain villi size and digestive and intestinal absorption capacities (Ferreira et al., 2014).

Integrity of the intestinal mucosa means uniformity of its villi, which is important for the density of villi to be compatible with their length, considering the area of the intestinal lumen, a fundamental space for the passage of food and of relevance in animal production. (Schwarz et al., 2010). Therefore, more in-depth studies should be carried out to determine the effects that fasting can have on the development of these animals in relation to the absorption of nutrients in the intestine when fasting, mainly considering growth responses, intestinal villi and capacity of adaptation to imposed conditions.

The growth performance results for *P. brachypomus* juveniles showed that 30 days of fasting promoted a decrease in weight gain and in the specific growth rate of the animals (a decrease also occurred at 15 days of fasting), while there was no significant difference for final weight, demonstrating that final growth was not affected and the fasted fish were able to reach the same body weight and specific growth rate at the end of the experimental period as did the control fish fed daily. Similar results were observed by Ituassú et al. (2004) for juvenile *C. macropomum* submitted to four periods of fasting (0, 14, 21 and 28 days) and by Soares et al. (2007) for peacock bass fingerlings (*Cichla monoculus*), using one day of food restriction and six days of refeeding.

The results presented here for performance parameters suggest compensatory responses by the group submitted to fasting, since final weight, weight gain, specific growth rate and feed consumption during the refeeding period were similar to those of the control group. However, the fasting and refeeding protocol used here (30 days of fasting and 45 days of refeeding) was not intended for use in commercial production of pirapitinga; it was only used to better understand the physiological limits of this species when subjected to a prolonged period of fasting.

5. Conclusion

The feeding protocol used in the present study allowed pirapitinga juveniles to survive and mobilize part of their body reserves, except for muscle lipid mobilization, during a prolonged period of fasting (30 days). However, in general, the refeeding was sufficient for these animals to restore their bodily needs, intestinal integrity and growth performance.

6. Acknowledgements

This research was funded by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq-Brazil), Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, and Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG-Brazil). FAVERO, G.C. received a research grant from Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq nº 316901/2021-0) and LUZ, R.K. received a research grant from Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq nº 308547/2018-7).

7. References

- Abelha, M.C.F., Agostinho, A.A., Goulart, E., 2001. Plasticidade trófica em peixes de água doce. *Acta Scientiarum*. 23(2), 425-434.
- Ashouri, G., Mahboobi-Soofiani, N., Hoseinifar, S.H., Torfi-Mozanzadeh, M., Mani, A., Khosrani, A., Carnevalli, O., 2019. Compensatory growth, plasma hormones and metabolites in juvenile Siberian sturgeon (*Acipenser baerii*, Brandt 1869) subjected to fasting and re-feeding. *Aquac. Nutr.* 0, 1–10. <https://doi.org/10.1111/anu.13002>
- Assis, Y. P. A. S., de Assis Porto, L., de Melo, N. F. A. C., Palheta, G. D. A., Luz, R. K., Favero, G. C. 2020. Feed restriction as a feeding management strategy in *Colossoma macropomum* juveniles under recirculating aquaculture system (RAS). *Aquaculture*, 735689. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.73>.

Baldisserotto, B., Cyrino, J. E. P., Urbinati, E. C., 2014. *Biologia e fisiologia de peixes neotropicais de água doce*. Jaboticabal. Funep, Unesp.

Barcellos, L.J.G., Marqueze, A., Trapp, M., Quevedo, R.M., Ferreira, D., 2010. The effects of fasting on cortisol, blood glucose and liver and muscle glycogen in adult jundiá *Rhamdia quelen*. *Aquaculture* 300, 231–236. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2010.01.013>.

Berne, R.M. and Levy, M.N., 2000. *Fisiologia*. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan. 4, 1034.

Biswas, A. K., Takeuchi, T., 2002. Effect of different photoperiod cycles on metabolic rate and energy loss of fed and unfed adult tilapia *Oreochromis niloticus*: Part II. *Fisheries Science*. 68, 543–553. <https://doi.org/10.1046/j.1444-2906.2002.00460.x>.

Blasco, J., Fernández, J., Gutiérrez, J., 1992. Fasting and refeeding in carp, *Cyprinus carpio* L.: the mobilization of reserves and plasma metabolite and hormone variations. *J. Comp. Physiol. B*. 162, 539–546. <https://doi.org/10.1007/BF00264815>.

Bligh, E. G., Dyer, W. J., 1959. A Rapid method of total lipid extraction and purification. *Canadian Journal of Biochemistry and Physiology*. 37(8), 911–917. <https://doi.org/10.1139/o59-099>.

Caruso, G., Maricchiolo, G., Micale, V., Genovese, L., Caruso, R., Denaro, M.G., 2010. Physiological responses to starvation in the European eel (*Anguilla anguilla*): effects on haematological, biochemical, non-specific immune parameters and skin structures. *Fish Physiol. Biochem*. 36, 71–83. <https://doi.org/10.1007/s10695-008-9290-6>.

Carvalho, J.V., Lira, A.D., Costa, D.S.P., Moreira, E.L.T., Pinto, L.F.B., Abreu, R.D., Albinati, R.C.B., 2011. Desempenho zootécnico e morfometria intestinal de alevinos de tilápia-do -Nilo alimentados com *Bacillus subtilis* ou mananoligossacarídeo. *Rev. Bras. Saúde Produção Anim*. 12, 176–187.

Chagas, E. C., Gomes, L.C., Júnior, H.M., Roubach, R., Lourenço, J.N., 2005. Desempenho de tambaqui cultivado em tanques-rede, em lago de várzea, sob diferentes taxas de alimentação. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. 40 (8), 833-835. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2005000800015>

Costas, B., Aragão, C., Ruiz-Jarabo, I., Vargas-Chacoff, L., Arjona, F.J., Dinis, M.T., Mancera, J.M., Conceição, L.E.C., 2011. Feed deprivation in Senegalese sole (*Solea senegalensis* Kaup, 1858) juveniles: effects on blood plasma metabolites and free amino acid levels. *Fish Physiol. Biochem.* 37, 495–504. <https://doi.org/10.1007/s10695-010-9451-2>.

Dar, S.A., Srivastava, P.P., Varghese, T., Rasool, S.I., Anand, G., Gupta, S., Gireesh-Babu, P., Krishna, G., 2018. Regulation of compensatory growth by molecular mechanism in *Labeo rohita* juveniles under different feeding regimes. *Gen. Comp. Endocrinol.* 261, 89–96. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2018.01.029>.

Favero, G.C., Santos, F.A.C., Júlio, G.S.C., Batista, F.S., Bonifácio, C.T., Torres, I.F.A., Paranhos, C.O, Luz, R.K., 2022. Effects of water temperature and feeding time on growth performance and physiological parameters of *Piaractus brachypomus* juveniles. *Aquaculture.* 548, 737716. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2021.737716>.

Favero, G.C., Gimbo, R.Y., Montoya, L.N.F., Carneiro, D.J., Urbinati, E.C., 2020. A fasting period during grow-out make juvenile pacu (*Piaractus mesopotamicus*) leaner but does not impair growth. *Aquaculture* 524, 735242. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.735242>.

Favero, G.C., Gimbo, R.Y., Montoya, L.N.F., Zanuzo, F.S., Urbinati, E.C., 2018. Fasting and refeeding lead to more efficient growth in lean pacu (*Piaractus mesopotamicus*). *Aquac. Res.* 49, 359–366. <https://doi.org/10.1111/are.13466>.

Fernandes, J. B. K., Lochmann, R., Bocanegra, F. A., 2004. Apparent digestible energy and nutrient digestibility coefficients of diet ingredients for pacu *Piaractus brachypomus*. *Journal of the World Aquaculture Society.* 35(2). <https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.2004.tb01080.x>.

Ferreira, C.M., Antoniassi, N.A.B., Silva, F.G., Povh, J.A., Potença, A., Moraes, T.C.H., Silva, T.K.S.T., Abreu, J. S., 2014. Características histomorfométricas do intestino de juvenis de tambaqui após uso de probiótico na dieta e durante transporte. *Pesquisa Veterinária Brasileira*, 34, 1258–1260. <https://doi.org/10.1590/s0100-736x2014001200020>.

Furné, M., Morales, A.E., Trenzado, C.E., García-Gallego, M., Hidalgo, M.C., Domezain, A., Rus, A.S., 2012. The metabolic effects of prolonged starvation and

refeeding in sturgeon and rainbow trout. *J. Comp. Biochem. Physiol. B.* 182, 63–76. <https://doi.org/10.1007/s00360-011-0596-9>.

Glencross, B. D., Bermudes, M., 2011. Adapting bioenergetic factorial modelling to understand the implications of heat stress on barramundi (*Lates calcarifer*) growth, feed utilization and optimal protein and energy requirements - potential strategies for dealing with climate change? *Aquaculture Nutrition.* 18, 411–422. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2095.2011.00913.x>.

Green B.S., McCormick, M.I., 1999. Influence of larval feeding history on the body condition of *Amphiprion melanopus*. *J Fish Biol.* 55, 1273–1289. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1999.tb02075.x>.

Gomes, L. C., Chippari-Gomes, A. R., Lopes, N.P., Roubach, R., Araujo-Lima, C.A.R.M., 2001. Efficacy of benzocaine as an anesthetic in juvenile tambaqui *Colossoma macropomum*. *Journal of the World Aquaculture society.* 32 (4), 426-431. <https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.2001.tb00470.x>

Hall, K.C., Bellwood, D.R., 1995. Histological effects of cyanide, stress and starvation on the intestinal mucosa of *Pomacentrus coelestis*, a marine aquarium fish species. *J. Fish Biol.* 47, 438-454. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1995.tb01913.x>.

He, J., Qiang, J., Yang, H., Xu, P., Zhu, Z.X., Yang, R.Q., 2015. Changes in the fatty acid composition and regulation of antioxidant enzymes and physiology of juvenile genetically improved farmed tilapia *Oreochromis niloticus* (L.), subjected to short-term low temperature stress. *J. Thermal Biol.* 53, 90–97. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2015.08.010>.

Hilton, J.W. 1982. The effect of pre-fasting diet and water temperature on liver glycogen and liver weight in rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, during fasting. *J. Fish Biol.* 20, 69-78. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1982.tb03895.x>.

Honorato, C. A., Assano, M., Cruz, C., Carneiro, D. J., Machado, M. R. F., 2013. Histologia do intestino de tilápia do nilo alimentados com dietas contendo diferentes fontes de proteína. *Nucleus Animalium.* 5, 103-111. <https://doi.org/10.3738/1982.2278.771>.

- Ituassú, D.R., Santos, G.R.S., Roubach, R., Filho, M.P., 2004. Desenvolvimento de tambaqui submetido a períodos de privação alimentar. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*, 39(1), 1199–1203. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2004001200006>.
- Izel, A. C. U., Pereira-Filho, M., Melo, L. A. da S., Macêdo, J. L. V., 2004. Avaliação de níveis protéicos para a nutrição de juvenis de matrinxã (*Brycon cephalus*). *Acta Amazonica*. 34(2), 179–184. <https://doi.org/10.1590/s0044-59672004000200005>.
- Jafari, N., Falahatkar, B., Sajjadi, M.M., 2019. The effect of feeding strategies and body weight on growth performance and hematological parameters of Siberian sturgeon (*Acipenser baerii*, Brandt 1869): preliminary results. *J. Appl. Ichthyol.* 35, 289–295. <https://doi.org/10.1111/jai.13824>.
- Li, H., Xu, W., Jin, J., Yang, Y., Zhu, X., Han, D., Liu, H., Xie, S., 2018. Effects of starvation on glucose and lipid metabolism in gibel carp (*Carassius auratus* gibelio var. CAS III). *Aquaculture*. 496, 166–175. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.07.015>.
- López-Luna, J., Vásquez, L., Torrent, F., Villarroel, M., 2013. Short-term fasting and welfare prior to slaughter in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Aquaculture*. 400, 142–147. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2013.03.009>.
- Kubitza, F., 2004. Coletânea de informações aplicadas ao cultivo do tambaqui, do pacu, e de outros peixes redondos. *Panorama da Aquicultura*, Laranjeiras. 82(14), 27-39.
- Maita, M., Maekawa, J., Satoh, K.-I., Futami, K., Satoh, S., 2006. Disease resistance and hypocholesterolemia in yellowtail *Seriola quinqueradiata* fed a non-fishmeal diet. *Fish. Sci.* 72, 513–519. <https://doi.org/10.1111/j.1444-2906.2006.01179.x>.
- Marqueze, A., Garbino, C.F., Trapp, M., Kucharski, L.C., Fagundes, M., Ferreira, D., Koakoski, G., Rosa, J.G.S., 2018. Protein and lipid metabolism adjustments in silver catfish (*Rhamdia quelen*) during different periods of fasting and refeeding. *Braz. J. Biol.* 78, 464–471. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.169333>.
- Morshedi, V., Kochanian, P., Bahmani, M., Yazdani, M.A., Pourali, H.R., Ashouri, Gh., Pasha-Zanoosi, H., 2017. Cyclical short-term starvation and refeeding provokes compensatory growth in sub-yearling Siberian sturgeon, *Acipenser baerii* Brandt, 1869. *Anim. Feed Sci. Technol.* 232, 207–214. <https://doi.org/10.1016/j.anifeedsci.2016.10.005>

- Navarro, I., Gutierrez, J., 1995. Fasting and starvation. *Biochem. Mol. Biol.* 4, 394–434. [https://doi.org/10.1016/S1873-0140\(06\)80020-2](https://doi.org/10.1016/S1873-0140(06)80020-2).
- Nebo, C., Gimbo, R.Y., Kojima, J.T., Overturf, K., Dal-Pai-Silva, M., Portella, M.C., 2018. Depletion of stored nutrients during fasting in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) juveniles. *J. App. Aquacult.* 30, 157–173. <https://doi.org/10.1080/10454438.2017.1420516>.
- Nikki, J., J. Pirhonen, M., Jobling, J., Karjalainen, J., 2004. Compensatory growth in juvenile rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum), held individually. *Aquaculture.* 235, 285-296. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2003.10.017>.
- Nikinmaa, M., Cech, Jr., Joseph, J., McEnroe, M. 1984. Blood oxygen transport in stressed striped bass (*Morone saxatilis*): role of beta-adrenergic responses. *J. Comp. Physiol. B.* 154, 365–369. <https://doi.org/10.1007/BF00684443>.
- Ortiz, J.C., Sanches, S., Rouxi, J.P., Gonzalez, A.O., 2008. Crecimiento compensatorio de juveniles de pacú (*Piaractus mesopotamicus* Holmberg, 1887) en diferentes sistemas de alimentación. *B. Inst. Pesca, São Paulo.* 34(2), 251 – 258.
- Ostaszewska, T., Korwin-kosakowski, M., Wolnicki, J., 2006. Morphological changes of digestive structures in starved tench *Tinca tinca* (L.) juveniles. *Aquacult. Int.* 14, 113-126. <https://doi.org/10.1007/s10499-005-9016-z>.
- Palma, E.H., Takahashi, L.S., Dias, L.T.S., Gimbo, R.Y., Kojima, J.T., Nicodemo, D., 2010. Estrategia alimentar com ciclos de restrição e realimentação no desempenho produtivo de juvenis de tilápia do Nilo da linhagem GIFT. *Ciência Rural* 40, 391–396. <https://doi.org/10.1590/S0103-84782010000200026>.
- Pérez-Jiménez, A., Guedes, M.J., Morales, A.E., Oliva-Teles, A., 2007. Metabolic responses to short starvation and refeeding in *Dicentrarchus labrax*. Effect of dietary composition. *Aquaculture.* 265, 325–335. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2007.01.021>.
- Pérez-Jiménez, A., Cardenete, G., Hidalgo, M.C., García-Alcázar, A., Abellán, E., Morales, A.E., 2012. Metabolic adjustments of *Dentex dentex* to prolonged starvation and refeeding. *Fish Physiol. Biochem.* 38, 1145–1157. <https://doi.org/10.1007/s10695-011-9600-2>.

Polakof, S., Panserat, S., 2016. How Tom Moon's research highlighted the question of glucose tolerance in carnivorous fish. *Comp. Biochem. Physiol. B.* 199, 43–49. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2015.11.001>.

Polakof, S., Panserat, S., Soengas, J., Moon, T.W. 2012. Glucose metabolism in fish: a review. *J. Comp. Physiol. B.* 182, 1015–1045. <https://doi.org/10.1007/s00360-012-0658-7>.

Reigh, R.C., Williams, M.B., Jacob, B.J. 2006. Influence of repetitive periods of fasting and satiation feeding on growth and production characteristics of channel catfish, *Ictalurus punctatus*. *Aquaculture.* 254, 506–516. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2005.10.043>.

Rodriguez, L., Landines-Parra, M.A., 2018. Desempeno productivo y fisiologico de juveniles de *Piaractus brachypomus* sometidos a restriccion de alimento. *Orinoquia.* 22 (1), 57-67. <https://doi.org/10.22579/20112629.480>.

Rodriguez, L., Landines, M.A., 2011. Evaluacion de la restriccion alimenticia sobre el desempeño productivo y fisiológico en juveniles de cachama blanca, *Piaractus brachypomus*, en condiciones de laboratorio. *Rev. Med. Vet. Zootec.* 58, 141–155.

Rotta, M.A., 2003. Aspectos gerais da fisiologia e estrutura do sistema digestivo dos peixes relacionados à piscicultura. Corumbá: Embrapa Pantanal. 48.

Sala-Rabanal, M., Sánchez, J., Ibarz, A., Fernández-Borràs, J., Blasco, J., Gallardo, M.A., 2003. Effects of low temperatures and fasting on hematology and plasma composition of gilthead sea bream (*Sparus aurata*). *Fish Physiol. Biochem.* 29, 105–115. <https://doi.org/10.1023/B:FISH.0000035904.16686.b6>.

Santos, E.L., Cavalcanti, M.C.A., Fregadolli, F.L., Meneses, D.R., Temoteo, M.C., Lira, J.E., Fortes, C.R., 2013. Considerações sobre o manejo nutricional e alimentar de peixes carnívoros. Artigo 191. *Revista Eletrônica Nutritime.* 10, 2216 – 2255.

Santos, L., Pereira filho, M., Sobreira, C., 2010. Exigência proteica de juvenis de tambaqui (*Colossoma macropomum*) após privação alimentar. *Acta Amazonica.* 40, 597-604.

Schwarz, K.K, Furuya, W.M., Natali, M.R.M., Michelato, M., Gualdezi, M.C., 2010. Mananoligossacarídeo em dietas para juvenis de tilápias do Nilo. *Acta Scientiarum. Animal Sciences.* 32 (2), 197-203. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=303126500013>.

Segner, H., Berkhardt, P. Em Avila, J.V., Juario., Storch., V., 1987. Nutrition related histopathology of the intestine of milkfish *Chanos chanos* fry. *Dis. Aquat. Org.* 2, 99-107.

Shaibani, M.E., Amiri, B.M., Khodabandeh, S., 2013. Starvation and refeeding effects on pyloric caeca structure of Caspian salmon (*Salmo trutta caspius*, Kessler 1877) juvenile. *Tissue & Cell.* 45, 204-210. <https://doi.org/10.1016/j.tice.2013.01.001>.

Sheridan, M.A., Mommsen, T.P., 1991. Effects of nutritional state on in vivo lipid and carbohydrate metabolism of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 81, 473-483. [https://doi.org/10.1016/0016-6480\(91\)90175-6](https://doi.org/10.1016/0016-6480(91)90175-6).

Shirvan, S., Falahatkar, B., Noveirian, H.A., Abbasalizadeh, A., 2020. Physiological responses to feed restriction and starvation in juvenile Siberian sturgeon *Acipenser baerii* (Brandt, 1869): effects on growth, body composition and blood plasma metabolites. *Aquac. Res.* 51, 282–291. <https://doi.org/10.1111/are.14374>.

Silva, W.S., Hisano, H., Mattioli, C.C., Torres, I.F.A., Paes-Leme, F.O., Luz, R.K., 2019. Effects of cyclical short-term fasting and refeeding on juvenile *Lophiosilurus alexandri*, a carnivorous Neotropical catfish. *Aquaculture.* 505, 12–17. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.02.047>.

Silveira, U. S, Logato, P. V. R, Pontes, E. C., 2009. Fatores estressantes em peixes. *Revista Eletrônica Nutritime.* 6(4), 1001-1017.

Soares, C.E., Pereira filho, M., Roubach, R., Silva, R.C.S., 2007. Condicionamento alimentar no desempenho zootécnico do tucunaré. *Rev. Bras. Eng. Pesca.* 2, 35-48. <https://doi.org/10.18817/repesca.v2i3.50>.

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

Urbinati, E.C., Sarmiento, S.J., Takahashi, L.S., 2014. Short-term cycles of feed deprivation and refeeding promote full compensatory growth in the Amazon fish matrinxã (*Brycon amazonicus*). *Aquaculture*. 433, 430–433. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2014.06.030>.

Vásquez-Torres, W., Pereira-Filho, M., Arias-Castellanos, J. A., 2011. Optimum dietary crude protein requirement for juvenile cachama *Piaractus brachypomus*. *Cienc. Rural*. 41, 2183–2189.

Vásquez-Torres, W., Pereira Filho, M., Arias-Castellanos, J. A., 2002. Estudos para Composição de uma Dieta Referência Semipurificada para Avaliação de Exigências Nutricionais em Juvenis de Pirapitinga, *Piaractus brachypomus* (Cuvier, 1818). *Revista Brasileira de Zootecnia*. 31(1), 283–292. <https://doi.org/10.1590/s1516-35982002000200001>.

Zhu, T., Ai, Q., Mai, K., Xu, W., Zhou, H., Liufu, Z., 2014. Feed intake, growth performance and cholesterol metabolism in juvenile turbot (*Scophthalmus maximus L.*) fed defatted fish meal diets with graded levels of cholesterol. *Aquaculture*. 428-429, 290–296. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2014.03.027>.

6. ARTIGO

Efeito do jejum prolongado e realimentação sobre os ajustes metabólicos, fisiológicos, teciduais e de desempenho do *Colossoma macropomum*

Lívia de Assis Porto^a, Yhago Patricky Antunes Souza Assis^a, Matheus Philip Santos Amorim^a, Paulo Edson Camilo Mol de Oliveira^a, Alessandro Loureiro Paschoalini^b, Nilo Bazzoli^b, Ronald Kennedy Luz^a, Gisele Cristina Favero^{a*}

^aUniversidade Federal de Minas Gerais, Departamento de Zootecnia, Laboratório de Aquacultura, Avenida Antônio Carlos, nº 6627, CEP 30161-970 Belo Horizonte, MG, Brasil

^bPrograma de Pós-Graduação em Biologia de Vertebrados, Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais. Av. Dom José Gaspar, 500, 30535-610, Belo Horizonte, MG, Brasil

*Corresponding author: Gisele Cristina Favero - Laboratório de Aquacultura da Escola de Veterinária da Universidade Federal de Minas Gerais, Av. Antônio Carlos, 6627, Belo Horizonte, MG CEP. 31270- 901, Brasil. E-mail: giselefav82@yahoo.com.br

Resumo

As respostas de desempenho, fisiológicas, metabólicas e histológicas foram avaliadas em juvenis de tambaqui (*Colossoma macropomum*) submetidos a jejum prolongado e realimentação, 66 peixes ($71,78 \pm 10,75$ g e $15,50 \pm 0,61$ cm) foram distribuídos em 11 tanques em sistema de recirculação de água, onde um tanque foi destinado ao tratamento basal. Os tratamentos corresponderam a um tratamento controle (peixes alimentados continuamente por 59 dias com dieta comercial) e um tratamento submetido a jejum por 45 dias e posteriormente realimentado por 14 dias com dieta comercial. Foram avaliados os parâmetros sanguíneos, índices hepatossomático e de gordura mesentérica, histologia, histometria, e parâmetros de desempenho. No início foi realizada uma coleta e biometria do tratamento basal, e posteriormente dos tratamentos controle e jejum aos 15, 30 e 45 dias de jejum e aos 7 e 14 dias de realimentação, totalizando 59 dias de experimento. Houve aumento dos níveis de glicose aos 30 dias de jejum e os níveis de triglicérides diminuíram ao longo período de jejum. As concentrações de proteínas totais apresentaram menores valores em 30 dias de jejum. Para a concentração de hemoglobina houve um aumento em 30 dias de jejum em relação ao tratamento controle. O índice de gordura mesentérica aos 30 dias de jejum e sete dias de realimentação apresentaram menores valores do tratamento em jejum, assim como o índice hepatossomático aos 15 dias de jejum. A realimentação de 14 dias promoveu a recuperação de todos esses parâmetros. O comprimento das vilosidades intestinais e a espessura das fibras musculares, apresentaram redução a partir do 30º e 15º dia de jejum, respectivamente, quando comparado ao tratamento controle. Houve diferença significativa para o peso final e ganho em peso entre os tratamentos controle e jejum, apresentando uma diminuição aos 45 dias de jejum e mantendo essa diferença até o fim do experimento e na taxa de crescimento específico houve menores valores no período de restrição, mas com a realimentação ficou semelhante ao tratamento continuamente alimentado. O protocolo de alimentação empregado permitiu que os juvenis de tambaqui sobrevivessem e mobilizassem parte de suas reservas corporais, durante um período de jejum prolongado. No entanto, em geral, a realimentação foi suficiente para que os animais restabelecessem suas necessidades corporais, integridade intestinal e desempenho.

Keywords: tambaqui, hematologia, bioquímica, crescimento, histologia.

1. Introdução

O tambaqui (*Colossoma macropomum*), é uma espécie originária das bacias Amazônica e do Orinoco e é a segunda mais importante espécie produzida no Brasil, com uma produção de 262 mil toneladas em 2021 (PEIXE BR, 2022). Apresenta rápido crescimento, rusticidade e elevada qualidade de carne (Araújo-Dairiki et al., 2018) e é um peixe que se adapta facilmente aos sistemas de cultivo e tem ampla aceitação para consumo no Brasil e em países como Colômbia, Peru e Venezuela (Maia e Rodriguez-Amaya, 1992; Woynárovich e Anrooy, 2019). Além disto, é uma espécie que apresenta grandes reservas de gordura corporal que podem ser utilizadas como fontes de energia durante a escassez de alimento (Assis et al., 2020).

Nos meses de inverno (Marqueze et al., 2018) e durante migração para desova (Rueda et al., 1998) e/ou estágios de pré-desova (Blasco et al., 1992; Navarro e Gutiérrez, 1995), muitas espécies de peixes podem ficar sem se alimentar, o que faz parte do seu ciclo natural de vida (Hernández et al., 2019). Para manter a sobrevivência, essas espécies mobilizam suas reservas metabólicas e também os constituintes corporais (Navarro and Gutiérrez, 1995), com o intuito de sanar o desequilíbrio do organismo. Entretanto, essa mobilização vai depender da espécie e de suas necessidades fisiológicas (Dar et al., 2018), podendo ocorrer por vias distintas como a quebra de glicogênio no fígado (Johansson et al., 2016; Marqueze et al., 2018), músculo (Favero et al., 2018) e tecido adiposo (Johansson et al., 2016; Nebo et al., 2018) e, para algumas espécies, mesmo que não seja a mobilização preferencial, pode ocorrer a utilização das reservas de proteína muscular como principal fonte de energia (Furné et al., 2012). Quando o alimento é restabelecido, os peixes podem aumentar o consumo de alimento (hiperfagia) e rapidamente recuperar suas reservas corporais, como encontrado no estudo de Assis et al. (2020) com juvenis de tambaqui submetidos a um ou dois dias de restrição alimentar na semana.

Na aquacultura, os protocolos de jejum e realimentação vêm sendo aplicados de diversas maneiras, como protocolos curtos (Rodríguez e Landines, 2011), prolongados, alternados (Rodríguez e Landines-Parra, 2018) e também associados a outras variáveis de produção, como temperatura da água (Favero et al., 2022). A adoção de muitos destes protocolos objetiva conhecer a fisiologia e o metabolismo da espécie estudada, por meio da utilização de suas reservas corporais e o seu possível restabelecimento após um período

de realimentação (Nebo et al., 2018; Souza et al., 2003; Urbinati et al., 2014; Xiao et al., 2013). De acordo com Farbridge e Leatherland (1992), períodos menores que 10 dias de jejum são caracterizados pela rápida mobilização das reservas disponíveis e os períodos de maiores durações (conhecidos como períodos crônicos de jejum) são associados a um pronunciado catabolismo lipídico e protéico, podendo ocorrer também a perda de peso corporal.

Além da utilização de reservas corporais, alguns estudos têm encontrado importantes modificações nas vilosidades intestinais (Pineyro et al., 2020) e na musculatura (Forgati, 2011) em muitas espécies de peixes submetidas a diferentes protocolos de jejum e realimentação. Já que o trato digestório está relacionado diretamente com as características comportamentais e principalmente com o estado nutricional dos peixes (Ferreira et al., 2013), o tecido muscular é afetado diretamente com as alterações metabólicas provenientes da situação de jejum e realimentação em relação a taxa de crescimento (Hornick et al., 2000). Durante estes períodos, devido a curta reserva energética do glicogênio muscular em peixes, outras reservas como as lipídicas e proteínas musculares, podem ser utilizadas com intenção de gerar energia, e assim, diminuir ou inibir o crescimento muscular. E no período de realimentação, o crescimento é reestabelecido através da síntese de proteína no músculo. (Mommsen et al., 2001).

Desta forma, o presente estudo tem como objetivo avaliar a utilização de reservas corporais, avaliação histológica das vilosidades intestinais e espessura das fibras musculares, bem como o desempenho de juvenis de *C. macropomum* submetidos a jejum prolongado.

2. Material e Métodos

2.1. Peixes e condições experimentais

O experimento foi realizado no Laboratório de Aquacultura (LAQUA) da Escola de Veterinária da Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil e seguiu o protocolo aprovado pela CEUA 213/2020.

Foram utilizados 66 juvenis de *C. macropomum* ($71,78 \pm 10,75$ g e $15,50 \pm 0,61$ cm) distribuídos em 11 tanques de 100 L de volume útil montados em sistema de recirculação de água. Os animais foram alimentados durante um período de aclimatação de 15 dias e

o tratamento controle durante todo o período experimental com uma dieta comercial extrusada (Laguna Onívoros Alevinos, 2,6mm, Socil: 36% proteína bruta, 7% extrato etéreo, 5% fibra bruta, 9% matéria mineral, 1–1,8% cálcio e 1% fósforo), duas vezes ao dia (08:00 e 16:00 horas). Os parâmetros de qualidade de água foram mensurados semanalmente e apresentaram os seguintes valores: temperatura ($28,07 \pm 1,66^{\circ}\text{C}$), oxigênio dissolvido ($6,32 \pm 0,69$ mg/L) e saturação de oxigênio ($79,55 \pm 6,75\%$), medidos por meio de oxímetro digital (modelo EcoSense - DO200A); pH $8,24 \pm 0,43$, medido através de um peagâmetro (modelo KASVI - K39) e amônia total ($0,10 \pm 0,12$ mg/l), utilizando-se kit comercial (Ref. No. K023-1 QUIBASA Química Basic Ltda. Bioclin®). As condições limnológicas do experimento estavam de acordo com as exigências da espécie em ambiente de cultivo de acordo com Araújo-Lima e Gomes (2010), Faria et al. (2013) e Figueiredo et al. (2018).

2.2. Protocolo experimental e amostragens

2.2.1 Tratamentos experimentais:

Após a aclimação e antes de iniciar o período experimental, seis juvenis foram utilizados para coleta sanguínea e posteriormente eutanasiados com sobredose anestésica (285 mg/L de eugenol) para retirada de tecidos (músculo branco, gordura e porção do intestino anterior), sendo considerados como tratamento basal. Após a coleta do tratamento basal, iniciou-se o período experimental com os peixes ($71,78 \pm 10,75$ g e $15,50 \pm 0,61$ cm) foram submetidos a dois tratamentos experimentais com 5 repetições cada.

- Controle: peixes continuamente alimentados com dieta comercial (36% PB – Laguna Onívoros) duas vezes ao dia (08h00 e 16h00), até saciedade aparente durante 59 dias;

- Jejum: peixes submetidos a jejum durante 45 dias e, posteriormente, realimentados com dieta comercial (36% PB – Laguna Onívoros) duas vezes ao dia (08h00 e 16h00), até saciedade aparente, durante 14 dias, totalizando 59 dias experimentais.

O experimento foi realizado utilizando-se um delineamento inteiramente casualizado (DIC), com dois tratamentos experimentais (controle e jejum) e cinco períodos de

amostragens (15, 30, 45, 52 e 59 dias experimentais, sendo que 52 e 59 dias corresponderam a 7 e 14 dias de realimentação no tratamento jejum, respectivamente.

2.3 Parâmetros sanguíneos, teciduais e índices biométricos

Coletas sanguíneas foram realizadas nos mesmos dias das biometrias. Cinco animais de cada tratamento (1 peixe de cada tanque) foram contidos em pano úmido (sem utilização de anestésico) e o sangue retirado por meio de punção da veia caudal, com acesso ventral, usando seringas heparinizadas e posteriormente transferidos para microtubos de 2ml heparinizadas com 10% do volume do sangue coletado (1ml). Uma alíquota do sangue total foi separada para determinação dos parâmetros hematológicos. O hematócrito (%) foi mensurado utilizando-se capilares preenchidos com 2/3 de sangue. Os tubos foram centrifugados por 10 minutos a 10000 rpm (Micro SPIN 1000) e o hematócrito lido em um micro-hematócrito usando uma escala apropriada. Os níveis de proteína plasmática foram determinados por meio de um refratômetro (RHC 200-ATC, Huake Instrument Co., Ltd) e as concentrações de hemoglobina mensuradas pelo método da reação de cianometahemoglobina utilizando-se kit comercial (Ref. No. K023-1 QUIBASA Química Basic Ltda. Bioclin).

A alíquota restante do sangue foi centrifugada durante 10 minutos a 4000 rpm para separação do plasma e determinação das variáveis de glicose, triglicerídeos e colesterol realizadas por método colorimétrico usando-se kits comerciais (Bioclin® - Belo Horizonte, Brasil - www.bioclin.com) e com leitura em espectrofotômetro (Biochrom Libra S22).

Após coleta sanguínea, os mesmos peixes foram eutanasiados em solução de sobredose de eugenol (285 mg/L) para retirada do fígado, gordura mesentérica, músculo branco da região dorsal e intestino anterior. O Fígado e a gordura mesentérica foram pesados para cálculo dos seguintes índices somáticos:

- Índice hepatossomático (%) = (peso fígado/peso corporal) x 100

- Índice de gordura mesentérica (%) = (peso gordura visceral/peso corporal) x 100.

2.4. Análises histológicas.

2.4.1 Histologia do intestino

A análise histológica foi realizada com amostras do intestino anterior coletadas dos mesmos animais dos quais foram coletados fígado e tecido adiposo mesentérico. As amostras de intestino foram fixadas em solução de Bouin por 24 h, em seguida lavadas em álcool 70% para desidratação em série alcoólica crescente, seguida de diafanização em série de xilóis, inclusão em parafina histológica e seccionamento na espessura de 2–3 µm. Foram feitas três lâminas para cada repetição. As lâminas foram coradas pela técnica de Hematoxilina-Eosina. Para a análise histométrica, o comprimento de 10 vilosidades intestinais foi medido por lâmina. As lâminas histológicas e as medidas foram mensuradas através do software Olympus CELLSens Standard, com uma câmera Olympus SC-30 acoplada a um microscópio Olympus - BX50.

2.4.2 Histologia do músculo

Os mesmos animais que foram submetidos a coletas dos tecidos anteriormente, foram os mesmos utilizados para retirada de amostras do músculo branco para análise histológica. As amostras de musculo branco foram fixadas em solução de Karnovsky (Paraformaldeído 8%, Glutaraldeído 2,5%, CaCb 25 mg/ml) por 24 h, em seguida lavadas em álcool 70% para desidratação em série alcoólica crescente, seguida de diafanização em série de xilóis, inclusão em parafina histológica e seccionamento na espessura de 2–3 µm. Foram feitas três lâminas para cada repetição. As lâminas foram coradas pela técnica de Hematoxilina-Eosina. Para a análise histométrica, o diâmetro de 20 fibras musculares transversais, foram medidos por lâmina. As lâminas histológicas e as medidas foram mensuradas através do software Olympus CELLSens Standard, com uma câmera Olympus SC-30 acoplada a um microscópio Olympus - BX50.

2.5 Desempenho

Biometrias foram realizadas aos 15, 30, 45, 52 e após 59 dias de experimento. Inicialmente os peixes foram cuidadosamente retirados dos tanques com um puçá, posteriormente pesados (Balança Marte – AD5002) e mensurados o comprimento total (Régua em poliestireno de 30cm). Foram determinados e calculados o ganho em peso e a taxa de crescimento específico em cada período de amostragem, de acordo com as seguintes fórmulas:

- Ganho em peso (g) = peso final – peso inicial;

- Taxa de crescimento específico (%) = $100 \times [(\ln \text{ peso final}) - (\ln \text{ peso inicial}) / \text{ dias entre amostragens}]$.

2.6. Análise estatística

Todos os dados foram analisados (SigmaPlot® Software, versão 12.0) em um delineamento inteiramente casualizado por ANOVA de duas vias. A normalidade dos dados e a homoscedasticidade das variâncias foram avaliadas pelos testes de Shapiro-Wilk e Levene, respectivamente, seguidos pelo teste post-hoc de Tukey, com 5% de probabilidade. Os dados são apresentados como média e erro padrão (S.E).

3. Resultados

3.1. Parâmetros hematológicos (Figura 1)

A hemoglobina do tratamento controle nos 30 dias de jejum apresentou valores estatisticamente maiores ($P=0,013$) em relação ao tratamento em jejum e posteriormente manteve semelhante até o final do experimento. O hematócrito não apresentou diferença significativa entre os tratamentos, porém em comparação com o tratamento basal, houve diferença ($P<0,005$) nos 15, 45 dias de jejum e nos 7 e 14 dias de realimentação.

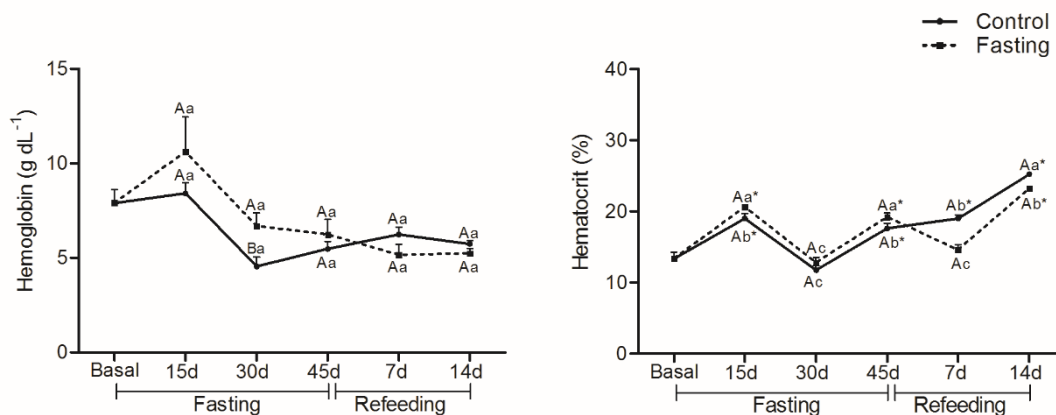


Figura 1. Hemoglobina (A), Hematócrito (B) em *C. Macropomum* submetidos ao jejum prolongado seguido de realimentação. Letras maiúsculas evidenciam as diferenças entre os tratamentos controle (15 a 45 dias de controle). Diferentes letras minúsculas indicam diferença de cada tratamento (Controle ou Jejum) ao longo dos tempos de diferença. O asterisco compara os tratamentos de jejum e controle com o tratamento basal. Valores médios \pm desvio padrão. Todas as comparações foram estatisticamente diferentes em $P < 0,05$ pelo teste de Tukey.

3.2. Parâmetros bioquímicos do sangue (Figura 2)

A glicose plasmática aumentou ($P=0,008$) para os peixes em jejum em relação aos peixes do tratamento controle nos primeiros 30 dias, depois diminuíram ($P=0,010$) em relação ao controle e tratamento basal em 45 dias de jejum e no período de realimentação retornou a níveis semelhante entre o tratamento controle e basal.

Os níveis de triglicerídeos diminuíram ($P < 0,001$) para peixes em jejum em relação aos tratamentos controle e basal durante o período de jejum, na fase de realimentação os peixes em jejum aumentaram ($P=0,006$) os níveis de triglicerídeos em relação aos tratamentos controle e basal, mas no fim do período de realimentação mantém semelhante os valores do tratamento jejum e do tratamento controle. O colesterol não apresentou diferença significativa entre o controle e jejum, mas apresenta diferença estatística quando comparada ao tratamento basal em todos os tempos de jejum e nos 14 dias de realimentação.

A proteína plasmática apresentou valores menores ($P < 0,001$) do tratamento em jejum em comparação ao tratamento controle nos 30 dias de jejum e ambos os

tratamento (controle e jejum) difere do basal nos tempos de jejum, e depois permaneceu semelhante até o final do experimento.

3.3. Parâmetros de tecido e índice hepatossomático (Figura 2)

O índice hepatossomático diminuiu ($P < 0,001$) para peixes em jejum em relação ao tratamento controle nos 15 dias de jejum e posteriormente fica semelhante até o final dos 59 dias de experimento.

O índice de gordura mesentérica nos 30 dias de jejum apresentou valores maiores do tratamento controle em relação ao tratamento jejum ($P = 0,001$) e no período de 7 dias de realimentação o tratamento controle permanece maior que o tratamento em jejum ($P = 0,010$), mas nos 14 dias de realimentação apresenta resultados semelhantes entre os tratamentos. Em relação ao tratamento basal, difere do tratamento em jejum nos 15 e 45 dias de jejum e mantém a diferença nos 14 dias de realimentação e o tratamento controle também apresenta diferença sobre o basal nos 30 e 45 dias de jejum e em 7 dias de realimentação.

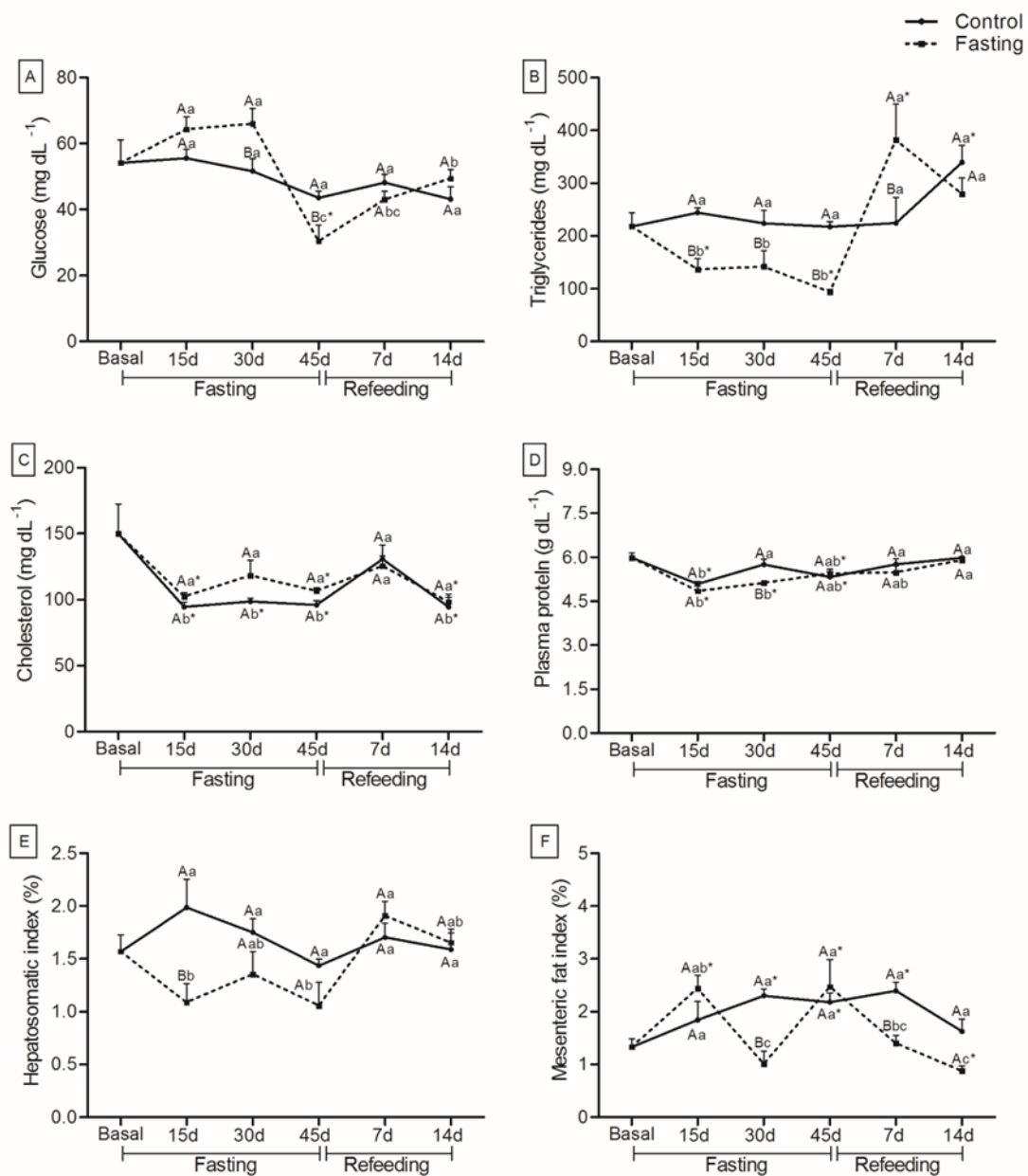


Figura 2. Glicose (A), triglicerídeos (B), colesterol (C), proteína total (D), lipídeo muscular (E), índice hepatossomático (F) e índice de gordura mesentérica (H), em *C. Macropomum* submetidos ao jejum prolongado seguido de realimentação. Letras maiúsculas evidencia as diferenças entre os tratamentos controle (15 a 45 dias de controle). Diferentes letras minúsculas indicam diferença de cada tratamento (Controle ou Jejum) ao longo dos tempos de diferença. O asterisco compara os tratamentos de jejum e controle com o tratamento basal. Valores médios \pm desvio padrão. Todas as comparações foram estatisticamente diferentes em $P < 0,05$ pelo teste de Tukey.

3.4. Parâmetros histológicos

3.4.1 Histologia do intestino (Figura 3)

Histologicamente, não foram observadas alterações morfológicas nos tecidos intestinais quando comparados aos animais submetidos ao jejum prolongado e os animais controle. O comprimento das vilosidades intestinais apresentou valores significativamente inferiores para o tratamento de jejum aos 30 ($P=0,0216$) e 45 ($P<0,0001$) dias de jejum e nos 7 ($P=0,0403$) primeiros dias do período de realimentação, comparado ao tratamento controle, e não apresentou diferenças entre os demais tempos e tratamentos.

3.4.2 Histologia do músculo (Figura 4)

Não foram observadas alterações morfológicas muscular quando comparados com os animais submetidos ao jejum prolongado e os animais controle. A espessura da fibra muscular também apresentou valores diferentes entre os tempos do tratamento jejum em relação aos demais tratamentos do experimento. Sendo o tratamento em jejum com menores valores nos 15 ($P<0,05$), 30 ($P<0,001$) e 45 ($P<0,005$) dias em comparação ao tratamento controle.

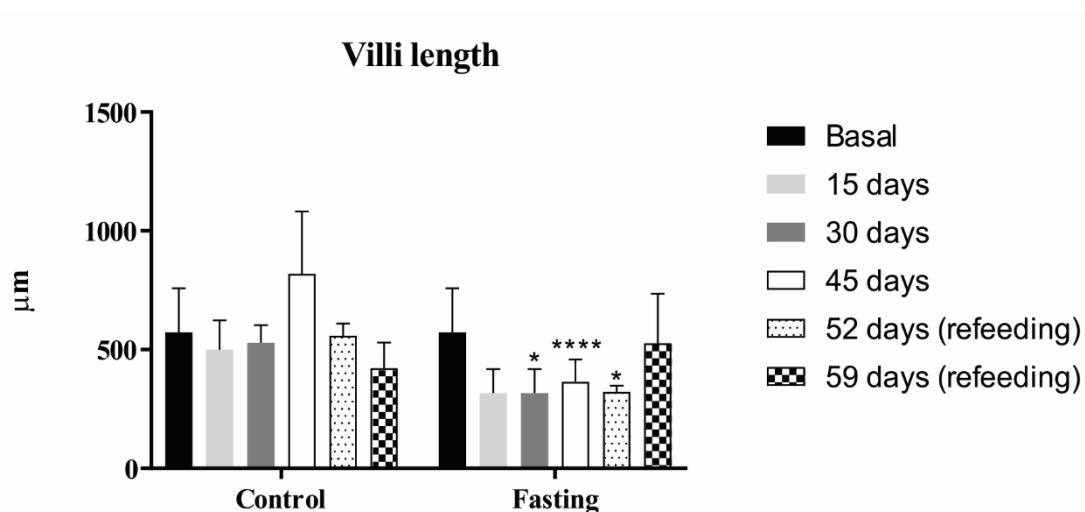


Figura 3. Porção do intestino anterior de *C. Macropomum* em aumento de 100x em microscópio óptico acoplado a um sistema analisador de imagem para medir o comprimento do vilão em coloração HE. O asterisco compara os tratamentos de jejum e controle. Valores médios \pm desvio padrão. Todas as comparações foram estatisticamente diferentes em $P < 0,05$ pelo teste de Tukey.

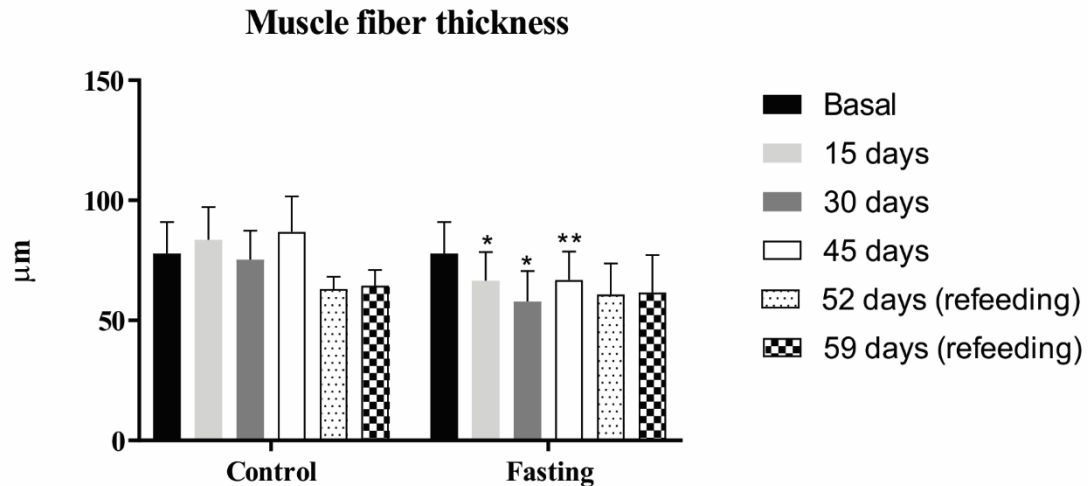


Figura 4. Porção do musculo branco de *C.Macropomum* em microscópio óptico acoplado a um sistema analisador de imagem.. O asterisco compara os tratamentos de jejum e controle. Valores médios \pm desvio padrão. Todas as comparações foram estatisticamente diferentes em $P < 0,05$ pelo teste de Tukey.

3.5. Desempenho (Figura 5)

Não foram registradas mortalidades durante todo o período experimental. Para peso final, em 45 dias de jejum o tratamento controle apresentou valor maior ($P < 0,001$) que o tratamento jejum, essa diferença permanece nos 7 dias ($P < 0,001$) e 14 dias ($P = 0,030$) de realimentação. O ganho de peso também diferiu o tratamento jejum do tratamento controle nos 45 dias de jejum ($P < 0,001$) e nos 7 dias ($P < 0,001$) e 14 dias ($P < 0,030$) de realimentação. Já para taxa de crescimento específico o tratamento em jejum apresentou menores valores quando comparado ao tratamento controle nos 15 dias de jejum ($P < 0,001$) e nos 45 dias de jejum ($P < 0,001$) e no período de realimentação apresenta valores semelhantes para ambos os tratamentos. Para Ingestão de alimento o tratamento em jejum apresenta menores valores em comparação ao tratamento controle nos períodos de jejum ($P < 0,001$) e mantém semelhante no período de realimentação.

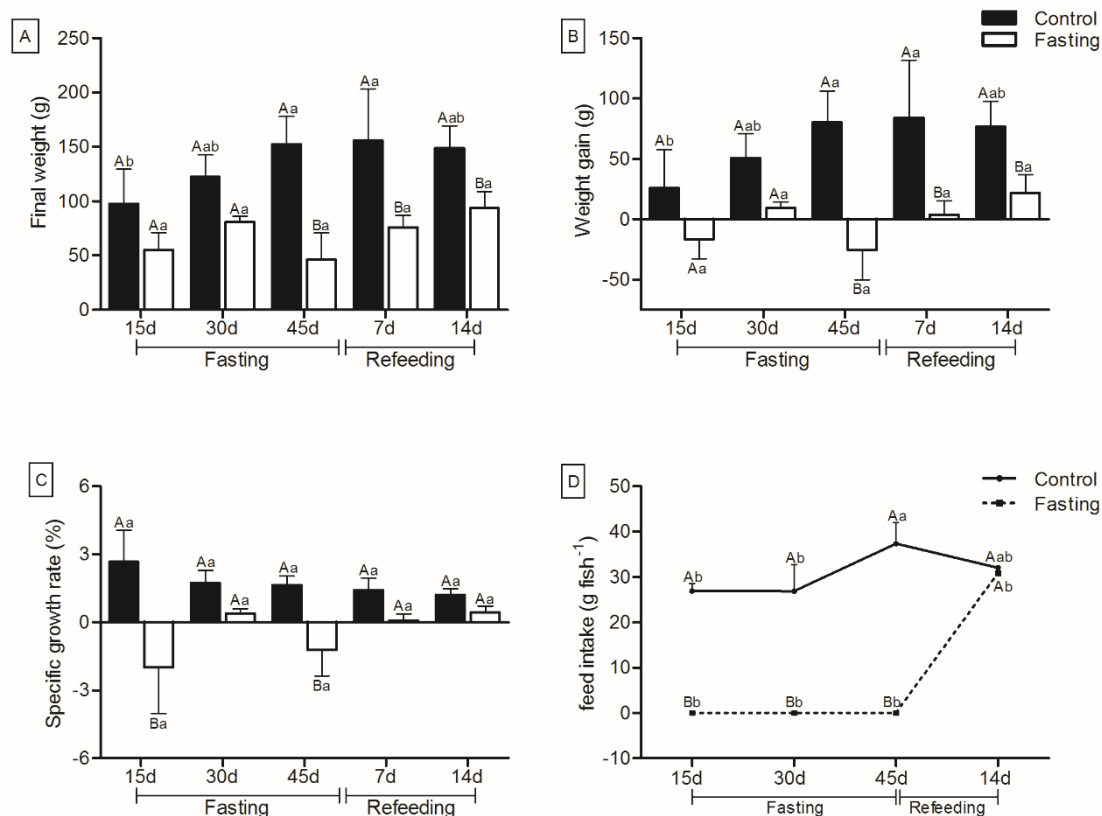


Figura 5. Peso final (A), ganho de peso (B), taxa de crescimento específico (C) e consumo de ração (D) em *C. Macropomum* submetidos a jejum prolongado seguido de realimentação. Letras maiúsculas diferentes indicam diferença entre os tratamentos controle e jejum em cada tempo de amostragem (15, 30 e 45 dias de jejum e 14 dias de realimentação). Letras minúsculas diferentes indicam diferença de cada tratamento (controle ou jejum) nos tempos de amostragem. Os valores são médias \pm desvio padrão. Todas as comparações foram estatisticamente diferentes em $P < 0,05$ pelo teste de Tukey.

4. Discussão

Nosso estudo avaliou a estratégia alimentar composta por 45 dias de jejum e 14 dias de realimentação em juvenis de tambaqui permitindo monitorar o desempenho, a utilização de reservas corporais, histologia do intestino e espessura das fibras musculares.

Para o tambaqui, espécie pertencente ao tratamento de peixes redondos do Brasil (Fernandes et al., 2004), o jejum de 45 dias apresentou efeito sobre as concentrações de hemoglobina, onde os peixes em jejum apresentaram um aumento nos 30 dias de jejum em relação ao tratamento controle, Nikinmaa et al. (1984) afirmam que alterações na concentração de hemoglobina podem estar relacionadas com a necessidade do organismo em melhorar a manutenção de oxigênio, o que foi observado neste estudo desafiando o *C. macropomum* com 45 dias de jejum (período longo), o oposto foi relatado por Assis et al. (2020) em juvenis de *C. macropomum* submetidos a períodos curtos de um ou dois

dias de restrição alimentar. Roa et al., (2019) utilizando ciclos curtos de jejum e posteriormente realimentação com tambaqui obtiveram como resposta uma baixa concentração da hemoglobina.

A concentração do hematócrito não apresentou diferenças entre os tratamentos diferente do estudo feito por Assis et al. (2020) utilizando a mesma espécie, porém com períodos curtos de jejum, no qual os níveis de hematócrito apresentaram uma diminuição no tratamento com restrição de 2 dias de alimentação. O hematócrito também apresentou baixa concentração no tratamento jejum no trabalho de Roa et al. (2019) com tambaqui utilizando protocolos curtos e realimentação. Outro estudo, porém, com períodos longos de jejum com a espécie *L. alexandri*, também apresentou uma redução nos níveis de hematócrito (Silva et al., 2019). Em relação a essas diferenças entende-se que o hematócrito responde de forma diferente em peixes submetidos a restrição alimentar, incluindo reduções (Roa et al., 2019; Silva et al., 2019; Assis et al., 2020), aumento (Favero et al., 2019; Rios et al., 2011) e sem alterações como descrito neste estudo (Jafari et al., 2019), o que pode ser devido a condições experimentais e diversidade das espécies.

Os níveis de glicose apresentaram aumento aos 30 dias de jejum, quando comparados ao tratamento controle, depois diminui em relação ao tratamento controle e basal e nos dias de realimentação retorna a apresentar níveis maiores. Diferente do que foi relatado por Assis et al., (2020) com a mesma espécie, no qual os níveis de glicose permaneceram inalterados após 28 dias em ambos os tratamentos submetidos à restrição alimentar (F6R1 e F5R2). De acordo com Gomes et al., (2001) a restrição alimentar pode afetar os níveis de glicose nos peixes, pois há uma menor disponibilidade de alimento proporcionado pela condição de jejum. Roa et al., (2019), também tiveram os níveis de glicose sem alterações para tambaqui submetidos a restrição alimentar/ realimentação de acordo com esses autores é possível que esses peixes mantiveram seus índices glicêmicos regulares utilizando como fonte de energia os triglicerídeos, diferenciando -se do presente estudo. Quando ocorre períodos longos ou curtos de restrição alimentar, pode ocorrer a diminuição dos níveis de glicose e o organismo do animal se organiza através de liberação hormonal (glucagon) e diminuição dos níveis de insulina, a partir da quebra de glicogênio hepático (glicogenólise), ou formação gliconeogênese, a partir dos aminoácidos e glicerol (Polakof et al., 2012; Polakof e Panserat, 2016) para liberação da glicose na corrente sanguínea e sanar a necessidade do organismo (Lehninger, 2006; Favero et al., 2018). Estudos com *P. mesopotamicus* observado por Favero et al. (2018) utilizando 15 dias de restrição e 5 de realimentação, observaram a mobilização das reservas energéticas, por

meio da glicogenólise, lipólise e gliconeogênese na realização dos ajustes metabólicos em razão da hipoglicemia.

A concentração de triglicerídeos diminuíram para peixes em jejum em relação aos tratamentos controle e basal, na fase de realimentação os peixes em jejum aumentaram os níveis de triglicerídeos em relação aos tratamentos controle e basal. Li et al. (2018) relataram que o jejum pode inibir a lipogênese e induzir à mobilização de reservas lipídicas através da lipólise e β -oxidação de ácidos graxos. Em nosso estudo, o tambaqui mobilizou reservas de lipídios do tecido adiposo, observada pela diminuição do índice de gordura mesentérica aos 30 dias de jejum (Fig. 2). Porém, a mobilização dessa reserva pode não ter sido suficiente para promover a manutenção dos níveis de triglicerídeos durante o jejum, porém no período de 14 dias de realimentação, o tambaqui apresentou recuperação dos níveis sanguíneos de triglicerídeos, sendo semelhante ao tratamento controle.

Os lipídios são oriundos de hidrocarbonetos e tem como uma de suas funções o armazenamento de ácido graxos (energia), podendo ser estocados no fígado, músculo e no tecido adiposo (Hoseini et al., 2014). Lehninger (2006), afirma que os triglicerídeos são os lipídios mais simples, formados por três moléculas de ácidos graxos e glicerol. A energia fornecida durante a sua oxidação produz energias em maiores que os carboidratos. De acordo com Plisetskaya, 1980, o consumo de glicose hepática entra em desuso quando na mobilização energética é utilizado os ácidos graxos como mecanismo energético. Favero et al., 2018, com *Piaractus mesopotamicus* submetidos a restrição alimentar apresentaram baixos níveis de triglicerídeos, e após a realimentação foi observado aumento nos níveis semelhante ao que ocorreu no presente estudo, isso pode ocorrer em razão dos animais em restrição apresentarem poucos estoques energéticos de triglicerídeos devido a disponibilidade de alimento, e assim, ocorre a mobilização do lipídio através da síntese de ácidos graxos e glicerol, obtendo estoques de triglicerídeos, os quais são degradados, e é realizada a lipólise para obtenção de novas fontes energéticas (Hung et al., 1997; Lehninger, 2006; Takahashi, 2011; Hoseini et al., 2014).

No presente estudo, não foram observadas alterações nos níveis de colesterol plasmáticos em todo período experimental, semelhante aos estudos com *Siberian sturgeon* (Jafari et al., 2019) e *Oreochromis niloticus* (Nebo et al., 2018) submetidas a diferentes estratégias de jejum e realimentação. O colesterol também é classificado como esteróis, sendo um dos principais esteróis presente nos organismos dos animais, mesmo quando o colesterol não é disponibilizado na dieta, estes são sintetizados pelo organismo

com auxílio de precursores, como o Acetil-CoA. (Lehninger, 2006). O metabolismo do colesterol, é controlado pelos níveis de colesterol endógeno, que através de hormônios (insulina e glucagon) auxiliam na regulação da síntese do colesterol pelo organismo animal (Lehninger, 2006). Normalmente após a alimentação os níveis de insulina aumentam e os níveis do colesterol também, com este aumento o colesterol fica regulado por proteínas (SREBPs) que se tornam inativas devido as condições de alimentação e são ativadas quando os níveis de colesterol estão baixos (Berg et al., 2002).

A proteína total no plasma normalmente é um componente bastante estável, e poucos fatores relacionados a dieta podem causar alterações nos níveis plasmáticos dos peixes (Nakagawa et al., 2007). Embora tenha havido uma diminuição dos níveis de proteínas totais plasmáticas aos 30 dias de jejum, em relação ao tratamento controle, a realimentação promoveu uma recuperação geral dos estoques. De acordo com Sala-Rabanal et al. (2003) as concentrações de proteínas plasmáticas podem diminuir através de jejum induzido, situações de estresse ou falha dos hepatócitos devido ao acúmulo de lipídios. Favero et al., 2018 estudando a restrição de 15 dias e 5 de realimentação com *Piaractus mesopotamicus* não obteve alterações nos valores de proteína total plasmática nos dias de restrição, mas no período de realimentação apresentou um aumento nas concentrações.

As medidas das vilosidades intestinais de peixes são utilizadas como parâmetros da integridade da mucosa intestinal e parâmetros morfológicos das vilosidades, evidenciando as capacidades digestivas e de absorção alimentar do intestino dos peixes (Ferreira et al. 2014). Esses parâmetros são diversos e variam de acordo com a idade, hábitos alimentares de cada espécie e o ambiente onde vivem, além de apresentar uma resposta à dieta disponível e auxiliar na compreensão do processo fisiológico dos animais (Baldiserotto et al. 2014). No presente estudo, a redução do comprimento das vilosidades esteve diretamente relacionada ao jejum, pois os peixes do tratamento em jejum podem não ter desenvolvido suas vilosidades intestinais tanto quanto o tratamento controle. De acordo com Ostaszewska et al. (2006) o jejum causa alterações que podem comprometer a atividade digestiva, causando redução no comprimento das vilosidades e reduzindo a área do epitélio, o que, como consequência, diminui a capacidade de absorção (Segner et al. 1987; Hall e Bellwood, 1995; Shaibani et al. 2013).

Os resultados de desempenho de crescimento para juvenis de do *Colossoma macropomum* mostraram que 45 dias de jejum promoveram uma diminuição no peso final, ganho de peso, taxa de crescimento específicos e ingestão de alimento dos animais

em comparação ao tratamento controle, porém no período de 14 dias de realimentação ambos os tratamentos apresentaram valores semelhantes, demonstrando que o crescimento final não foi afetado e os peixes em jejum foram capazes de atingir o mesmo peso corporal e taxa de crescimento específico ao final do período experimental que os peixes controle alimentados diariamente. Resultados semelhantes foram observados por Ituassú et al. (2004) para juvenis de *C. macropomum* submetidos a quatro períodos de jejum (0, 14, 21 e 28 dias) e por Soares et al. (2007) para alevinos de tucunaré (*Cichla monoculus*), utilizando um dia de restrição alimentar e seis dias de realimentação.

Outras consequências da restrição alimentar podem ser observadas sobre o desenvolvimento muscular dos peixes, a espessura das fibras musculares, essas fibras estão distribuídas em áreas, diferentemente do padrão de fibras em mosaico em mamíferos (Carani, 2011). Nosso estudo apresenta valores reduzidos na espessura dessas fibras no período de jejum, de acordo Forgati (2011) em um estudo com a espécie carpa (*Cyprinus carpio*) eles analisaram que o jejum provoca alterações nas fibras musculares, promovendo alteração nas células da musculatura da carpa, redução na espessura das fibras e redução da densidade das fibras menores, provavelmente degradadas durante a privação para a manutenção do animal. Para Bower et al. (2009), o período de jejum está diretamente relacionado a uma maior degradação de proteínas musculares, enquanto a realimentação desencadeia uma síntese proteica mais exacerbada. Os resultados do nosso estudo sugerem melhores conhecimentos dos limites fisiológicos dessa espécie quando submetida a um período prologado de jejum, a fim de verificar os efeitos que a restrição alimentar pode causar no desenvolvimento do tambaqui, considerando principalmente as respostas de crescimento muscular e vilosidade intestinal, justo que os peixes possuem alta capacidade de adaptação frente as condições impostas.

5. Conclusão

No presente estudo a utilização do protocolo 45 dias de jejum e 14 de realimentação permitiu que os juvenis de tambaqui sobrevivessem e mobilizassem parte de suas reservas corporais, exceto a mobilização de colesterol, durante um período prolongado de jejum. Este estudo evidenciou a relação de alimentação e absorção de nutrientes com o menor desempenho, menores espessuras das fibras musculares e menor comprimento intestinal, quando o tambaqui está em situação de restrição alimentar. No entanto, em geral, a realimentação foi suficiente para que esses animais restaurassem suas necessidades

corporais, mas não o suficiente para a recuperação dos parâmetros de desempenho, como peso final e ganho em peso.

6. Acknowledgements

The present research was funded by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq-Brazil) and Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES-Brazil - Procad 88887.200588/2018-00). LUZ, R.K. received a research grant from the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq No. 308547/2018-7).

7. References

Araújo-Lima, C.A.R.M., Gomes, L.C., 2010. Tambaqui (*Colossoma macropomum*). In: BALDISSEROTTO, B., GOMES, L.C. Espécies nativas para piscicultura no Brasil. Santa Maria: UFSM.175-204.

Araújo-Dairiki, T. B., Chaves, F. C. M., Dairiki, J. K., 2018. Seeds of sacha inchi (*Plukenetia volubilis*, Euphorbiaceae) as a feed ingredient for juvenile tambaqui, *Colossoma macropomum*, and matrinxã, *Brycon amazonicus* (Characidae). Acta Amazonica. 48, 32-37. <https://doi.org/10.1590/1809-4392201700753>.

Assis, Y. P. A. S., de Assis Porto, L., de Melo, N. F. A. C., Palheta, G. D. A., Luz, R. K., Favero, G. C., 2020. Feed restriction as a feeding management strategy in *Colossoma macropomum* juveniles under recirculating aquaculture system (RAS). Aquaculture, 735689. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.73>.

Baldisserotto, B., 2013. Respiração e circulação. In: BALDISSEROTTO, B. Fisiologia de peixes aplicada à piscicultura. 3ª ed. 53-75.

Berg, J. M., Tymoczko, J., Stryer, L., 2002. The complex regulation of cholesterol biosynthesis takes place at several levels. Biochemistry. 5th edn. W.H.Freeman, New York.

- Blasco, J., Fernández, J., Gutiérrez, J., 1992. Fasting and refeeding in carp, *Cyprinus carpio* L.: the mobilization of reserves and plasma metabolite and hormone variations. J. Comp. Physiol. B. 162, 539-546. <https://doi.org/10.1007/bf00264815>.
- Bower, N.I., Taylor, R.G., Johnston, I.A., 2009. Phasing of muscle gene expression with fasting-induced recovery growth in Atlantic salmon. *Frontiers in Zoology*. 6-18. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-6-18>.
- Carani, F.R., 2011. Expressão Gênica e protéica de fatores reguladores miogênicos e damiostatina no músculo esquelético do pirarucu (*Arapaima gigas*) durante o crescimento. 1-143.
- Dar, S.A., Srivastava, P.P., Varghese, T., Rasool, S.I., Anand, G., Gupta, S., Gireesh-Babu, P., Krishna, G., 2018. Regulation of compensatory growth by molecular mechanism in *Labeo rohita* juveniles under different feeding regimes. *Gen. Comp. Endocrinol.* 261, 89-96. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2018.01.029>.
- Domeneghini, C., Arrighi, S., Radaelli, G., Bosi, G., Veggetti, A., 2005. Histochemical analysis of glycoconjugates secretion in the alimentary canal of *Anguilla anguilla* L. *Acta Histochemica*. 106,477-487. <https://doi.org/10.1016/j.acthis.2004.07.007>.
- Farbridge, K.J., Leatherland, J.K., 1992. Temporal changes in plasma thyroid hormone, growth hormone and free fatty acid concentrations, and hepatic 5-monodeiodinase activity, lipid and protein content during chronic fasting and re-feeding in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Fish Physiology and Biochemistry*. 10, 245-257. <https://doi.org/10.1007/bf00004518>.
- Faria, R. H. S., Moraes, M., Soranna, M. R. G. S., Sallum, W. B., 2013. Manual de criação de peixes em viveiro. Brasília: Codevasf. 136.
- Favero, G.C., Santos, F.A.C., Júlio, G.S.C., Batista, F.S., Bonifácio, C.T., Torres, I.F.A., Paranhos, C.O, Luz, R.K., 2022. Effects of water temperature and feeding time on growth performance and physiological parameters of *Piaractus brachypomus* juveniles. *Aquaculture*. 548, 737716. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2021.737716>.
- Favero, G.C., Gimbo, R.Y., Montoya, L.N.F., Zanuzzo, F.S., Urbinati, E.C., 2018. Fasting and refeeding lead to more efficient growth in lean pacu (*Piaractus mesopotamicus*). *Aquacult. Res.* 49, 359-366. <https://doi.org/10.1111/are.13466>.

- Fernandes, J. B. K., Lochmann, R., Bocanegra, F. A., 2004. Apparent digestible energy and nutrient digestibility coefficients of diet ingredients for pacu *Piaractus brachipomus*. Journal of the World Aquaculture Society. 35(2). <https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.2004.tb01080.x>.
- Ferreira, C. M., Antoniassi, N. A. B., Silva, F. G., Povi, J. A., Potência, A., Moraes, T. C. H., Silva, T. K. S. T., Abreu, J. S., 2014. Características histomorfométricas do intestino de juvenis de tambaqui após uso de probiótico na dieta e durante transporte. Pesq. Vet. Bras. 34,1258-1264. <https://doi.org/10.1590/S0100-736X2014001200020>.
- Ferreira, A.H.C., Alencar Araripe, M.N.B., Guerra, S.P.L., Lopes, J.B., Araripe, H.G.A., Andrade, F.T., Santana Juniro, H.A., 2013. Anatomia do aparelho digestório do tambatinga. Nutritime. 203, 2501 – 2512.
- Figueiredo, F. M., Bonfim, S. C., Lima, R. A., Pontes, W. P., Pontuschka, R. R., Hurtado, F. B., 2018. Exploratory study of limnological parameters during the cycle of tambaqui fingerlings. Revista Eletrônica em Gestão, Educação e Tecnologia Ambiental. 22, 1-14. <https://doi.org/10.5902/2236117034580>
- Fogati, M., 2011. Crescimento muscular compensatório e metabolismo energético de *Cyprinus carpio* realimentados após privação de alimento. 76p., Dissertação (Mestrado em Biologia Celular e Molecular) Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Furné, M., Morales, A.E., Trezado, C.E., García-gallego, M., Hidalgo, M.C., Domezain, A., Rus, A.S., 2012. The metabolic effects of prolonged starvation and refeeding in sturgeon and rainbow trout. J. Comp. Biochem. Physiol. B. 182, 63-76. <https://doi.org/10.1007/s00360-011-0596-9>.
- Gomes, L. C., Chippari-Gomes, A. R., Lopes, N.P., Roubach, R., Araujo-Lima, C.A.R.M., 2001. Efficacy of benzocaine as an anesthetic in juvenile tambaqui *Colossoma macropomum*. Journal of the World Aquaculture society. 32 (4), 426-431. <https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.2001.tb00470.x>
- Grau, A., Crespo, S., Sarasquete, M.C., Gonzales de canales, M.L., 1992. The digestive tract of the amberjack *Seriola dumerili* Risso: a light and scanning electron microscope study. Journal of Fish Biology. 41, 287–303. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1992.tb02658.x>

- Hall, K.C., Bellwood, D.R., 1995. Histological effects of cyanide, stress and starvation on the intestinal mucosa of *Pomacentrus coelestis*, a marine aquarium fish species. *J. Fish. Biol.* 47,438-454. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1995.tb01913.x>.
- Hernández, C., Hurtado-Oliva, M.A., Pena, E., 2019. Effect of short-term starvation on hematological and blood biochemical parameters in juvenile spotted rose snapper *Lutjanus guttatus* (Steindachner, 1869). *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 47, 9-17. <http://dx.doi.org/10.3856/vol47-issue1-fulltext-2>
- Hornick, J.L., Van Eenaeme, C., Gérard, O., Dufrasne, I., Istasse, L., 2000 Mechanisms of reduced and compensatory growth. *Domestic Animal Endocrinology.* 19, 121-132. [https://doi.org/10.1016/S0739-7240\(00\)00072-2](https://doi.org/10.1016/S0739-7240(00)00072-2)
- Hoseini, S. M., Yousefi, M., Rajabiesterabadi, H. e Paktinat, M., 2014. Effect of short-term (0–72 h) fasting on serum biochemical characteristics in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *Journal of applied ichthyology.* 30, 569-573. <https://doi.org/10.1111/jai.12221>
- Hung, S. S., Liu, W., Li, H., Storebakken, T., Cui, Y., 1997. Effect of starvation on some morphological and biochemical parameters in white sturgeon, *Acipenser transmontanus*. *Aquaculture.* 151, 357-363. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(96\)01506-2](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(96)01506-2)
- Ituassú, D.R., Santos, G.R.S., Roubach, R., Filho, M.P., 2004. Desenvolvimento de tambaqui submetido a períodos de privação alimentar. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira.* 39, 1199–1203. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2004001200006>.
- Jafari, N., Falahatkar, B., Sajjadi, M.M., 2019. The effect of feeding strategies and body weight on growth performance and hematological parameters of Siberian sturgeon (*Acipenser baerii*, Brandt 1869): preliminary results. *J. Appl. Ichthyol.* 35, 289–295. <https://doi.org/10.1111/jai.13824>.
- Johansson, M., Morgenroth, D., Einarsdottir, I.E., Gong, N., Björnsson, B.T., 2016. Energy stores, lipid mobilization and leptin endocrinology of rainbow trout. *J. Comp. Physiol. B.* 186, 759-773. <https://doi.org/10.1007/s00360-016-0988-y>.
- Li, H., Xu, W., Jin, J., Yang, Y., Zhu, X., Han, D., Liu, H., Xie, S., 2018. Effects of starvation on glucose and lipid metabolism in gibel carp (*Carassius auratus gibelio* var. CAS III). *Aquaculture.* 496, 166–175. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.07.015>.

- Lehninger, A. L., 2006. Princípios de Bioquímica; coordenação da tradução Arnaldo Antônio Simões, Wilson Roberto Navega Lodi.
- Maia, E.L., Rodriguez-Amaya, D.B., 1992. Fatty acid composition of the total, neutral and phospholipids of the Brazilian freshwater fish *Colossoma macropomum*. Dev. Food Sci. 29, 633-642. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-88834-1.50057-0>.
- Marqueze, A., Garbino, C.F., Trapp, M., Kucharski, L.C., Fagundes, M., Ferrreira, D., Koakoski, G., Rosa, J.G.S., 2018. Protein and lipid metabolism adjustments in silver catfish (*Rhamdia quelen*) during different periods of fasting and refeeding. Braz. J. Biol. 78, 464-471. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.169333>.
- Mommsen, T.P., Moon, T.W., Plisetskaya, E.M., 2001. Effects on arginine on pancreatic hormones and hepatic metabolism in rainbow trout. Physiol Biochem Zool. 74, 668–678. <https://doi.org/10.1086/322924>
- Nakagawa, H., Sato, M., Gatlin, D. M., 2007. Dietary supplements for the health and quality of cultured fish. Cabi.
- Navarro, I., Gutierrez, J., 1995. Fasting and starvation. Biochemistry and molecular biology of fishes. 4, 394 – 434. [https://doi.org/10.1016/S1873-0140\(06\)80020-2](https://doi.org/10.1016/S1873-0140(06)80020-2).
- Nikinmaa, M., Cech, Jr., Joseph, J., McEnroe, M., 1984. Blood oxygen transport in stressed striped bass (*Morone saxatilis*): role of beta-adrenergic responses. J. Comp. Physiol. B. 154, 365–369. <https://doi.org/10.1007/BF00684443>.
- Nebo, C., Gimbo, R.Y., Kojima, J.T., Overturf, K., Dal-Pai-Silva, M., Portella, M.C., 2018. Depletion of stored nutrients during fasting in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) juveniles. J. App. Aquac. 30, 157-173. <https://doi.org/10.1080/10454438.2017.1420516>.
- Ostaszewska, T., Korwin-kosakowski, M., Wolnicki, J., 2006. Morphological changes of digestive structures in starved tench *Tinca tinca* (L.) juveniles. Aquacult, Int. 14, 113-126. <https://doi.org/10.1007/s10499-005-9016-z>.
- PEIXEBR da Piscicultura., 2022. Piscicultura Brasileira, uma atividade em constante expansão. <https://www.peixebr.com.br/Anuario2019/AnuarioPeixeBR2022.pdf>? (acesso em 01 de janeiro de 2023).
- Piñeyro, J.I.G., Alexandre, R.L.S., Sousa, R.G.C., 2020. Aspectos histológico das vilosidades intestinais de Tambaquis (*Colossoma macropomum*, Cuvier, 1818) selvagens

e de cultivo. Brazilian Journal of Development. 6, 51832-51839. <https://doi.org/10.34117/bjdv6n7-723>.

Plisetskaya, E., 1980. Fatty acid levels in blood of cyclostomes and fish. Environmental Biology of Fishes. 5, 273-290. <https://doi.org/10.1007/BF00005363>.

Polakof, S., Panserat, S., 2016. How Tom Moon's research highlighted the question of glucose tolerance in carnivorous fish. Comp. Biochem. Physiol. B. 199, 43–49. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2015.11.001>.

Polakof, S., Panserat, S., Soengas, J., Moon, T.W. 2012. Glucose metabolism in fish: a review. J. Comp. Physiol. B. 182, 1015–1045. <https://doi.org/10.1007/s00360-012-06587>.

Rios, F. S. A., Carvalho, C. S., Pinheiro, G. H., Donatti, L., Fernandes, M. N. & Rantin, F. T., 2011. Utilization of endogenous reserves and effects of starvation on the health of *Prochilodus lineatus* (Prochilodontidae). Environmental biology of fishes 91, 87-94. <https://doi.org/10.1007/s10641-010-9762-2>.

Roa, F. G. B., Silva, S.S., Hoshiba, M.A., da Silva, L.K.S., Barros, A.F., Abreu, J.S., 2019. Production performance of tambaqui juveniles subjected to short feed-deprivation and refeeding cycles. Boletim do Instituto de Pesca. 45, 4. <https://doi.org/10.20950/1678-2305.2019.45.4.466>.

Rodriguez, L., Landines-Parra, M.A., 2018. Desempeno productivo y fisiologico de juveniles de *Piaractus brachypomus* sometidos a restriccion de alimento. Orinoquia. 22 (1), 57-67. <https://doi.org/10.22579/20112629.480>.

Rodriguez, L., Landines, M.A., 2011. Evaluacion de la restriccion alimenticia sobre el desempeño productivo y fisiológico en juveniles de cachama blanca, *Piaractus brachypomus*, en condiciones de laboratorio. Rev. Med. Vet. Zootec. 58, 141–155.

Rueda, F.M., Martinez, F.J., Zamora, S., Kentouri, M., Divanachi, P., 1998. Effect of fasting and refeeding on growth and body composition of red porgy (*pagrus pagrus l*). Aquaculture Research. 29, 447-452. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2109.1998.00228.x>.

Sala-Rabanal, M., Sánchez, J., Ibarz, A., Fernández-Borràs, J., Blasco, J., Gallardo, M.A., 2003. Effects of low temperatures and fasting on hematology and plasma composition of

gilthead sea bream (*Sparus aurata*). *Fish Physiol. Biochem.* 29, 105–115. <https://doi.org/10.1023/B:FISH.0000035904.16686.b6>.

Santos, E. L., Soares, A. C. L., Tenório, O. L. D., Soares, E. C., Silva, T. J., Gusmão Júnior, L. F., Santos, E. L., 2018. Desempenho de tambaquis (*Colossoma macropomum*) submetidos a restrição alimentar e a realimentação em tanques-rede. *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia.* 70, 931–938. <https://doi.org/10.1590/1678-4162-9891>.

Segner, H., Berkhardt, P.A. J.V., Juario, Storch, V., 1987. Nutrition related histopathology of the intestine of milkfish *Chanos chanos* fry. *Dis. Aquat. Org.* 2, 99-107.

Shaibani, M.E., Amiri, B.M., Khodabandeh, S., 2013. Starvation and refeeding effects on pyloric caeca structure of Caspian salmon (*Salmo trutta caspius*, Kessler 1877) juvenile. *Tissue & Cell.* 45, 204-210. <https://doi.org/10.1016/j.tice.2013.01.001>.

Silva, W.S., Hisano, H., Mattioli, C.C., Torres, I.F.A., Paes-Leme, F.O., Luz, R.K., 2019. Effects of cyclical short-term fasting and refeeding on juvenile *Lophiosilurus alexandri*, a carnivorous Neotropical catfish. *Aquaculture.* 505, 12–17. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.02.047>.

Soares, C.E., Pereira filho, M., Roubach, R., Silva, R.C.S., 2007. Condicionamento alimentar no desempenho zootécnico do tucunaré. *Rev. Bras. Eng. Pesca.* 2,35-48. <https://doi.org/10.18817/repesca.v2i3.50>.

Souza, V.L., Urbinati, E.C., Martins, M.I.E.G., Silva, P.C., 2003. Avaliação do crescimento e do custo da alimentação do pacu (*Piaractus mesopotamicus* Holmberg, 1887) submetido a ciclos alternados de restrição alimentar e realimentação. *R. Bras. Zootec.* 32, 19-28. <https://doi.org/10.1590/S1516-35982003000100003>.

Takahashi, L.S., Biller, J.D., Criscuolo-Urbinati, E., Urbinati, E.C., 2011. Feeding strategy with alternate fasting and refeeding: effects of farmed pacu production. *J. Anim. Physiol. An.* 95, 259-266. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0396.2010.01050.x>.

Urbinati, E.C., Sarmiento, S.J., Takahashi, L.S., 2014. Short-term cycles of feed deprivation and refeeding promote full compensatory growth in the Amazon fish matrinxã (*Brycon amazonicus*). *Aquaculture* 433, 430-433. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2014.06.030>.

Woynárovich, A., Anrooy, R.V., 2019. Field guide to the culture of tambaqui (*Colossoma macropomum*, Cuvier, 1816). FAO – Fisheries and Aquaculture Technical Paper, Ed. 624.

Xiao, J-X., Zhou, F., Yin, N., Zhou, J., Gao, S., Li, H., Shao, Q-J., Xu, J., 2013. Compensatory growth of juvenile black sea bream, *Acanthopagrus schlegelii* with cyclical feed deprivation and refeeding. Aquacult. Res. 44, 1045-1057. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2012.03108.x>.

7. CONSIDERAÇÕES FINAIS

O protocolo de alimentação utilizado neste estudo permitiu aos juvenis de pirapitinga e tambaqui sobreviver e mobilizar parte de suas reservas corporais, durante um período prolongado de jejum, evidenciando que, para as espécies estudadas, os períodos de realimentação foram suficientes para o reestabelecimento das suas necessidades corporais e integridade intestinal e muscular. Além disso, este estudo mostra ainda mais a importância de ampliar os conhecimentos fisiológicos e metabólicos para o desenvolvimento de um pacote tecnológico para ambas as espécies.