

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL ALTIPLANO-PUNO
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
ESCUELA PROFESIONAL DE BIOLOGÍA



**EFFECTO DE LA RESTRICCIÓN ALIMENTICIA SOBRE EL
CRECIMIENTO COMPENSATORIO DE TRUCHAS “ARCO IRIS”
(*Oncorhynchus mykiss*), EN ETAPA DE ENGORDE EN JAULAS
FLOTANTES, SECTOR CHARCAS LAGO TITICACA – 2017**
TESIS

PRESENTADA POR:

Br. EDWIN RAÚL, MAMANI LINO

PARA OPTAR EL TÍTULO PROFESIONAL DE:

LICENCIADO EN BIOLOGÍA

PUNO – PERÚ

2018

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL ALTIPLANO - PUNO
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
ESCUELA PROFESIONAL DE BIOLOGÍA

EFFECTO DE LA RESTRICCIÓN ALIMENTICIA SOBRE EL CRECIMIENTO
COMPENSATORIO DE TRUCHAS “ARCO IRIS” (*Oncorhynchus mykiss*), EN
ETAPA DE ENGORDE EN JAULAS FLOTANTES, SECTOR CHARCAS LAGO
TITICACA – 2017

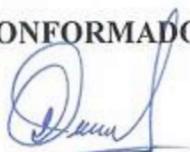
TESIS PRESENTADA POR:
Br. EDWIN RAÚL MAMANI LINO



PARA OPTAR EL TÍTULO PROFESIONAL DE:
LICENCIADO EN BIOLOGÍA

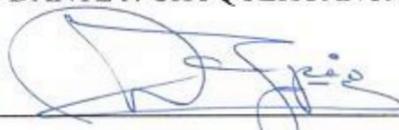
APROBADA POR EL JURADO REVISOR CONFORMADO POR:

PRESIDENTE:



Dr. DANTE J. CHOQUEHUANCA PANCLAS

PRIMER MIEMBRO:



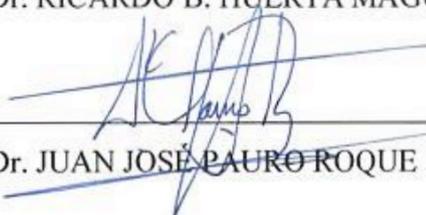
Dr. Cs. BUENAVENTURA O. CARPIO
VASQUEZ

SEGUNDO MIEMBRO:



Dr. RICARDO B. HUERTA MAGUIÑA

DIRECTOR / ASESOR:



Dr. JUAN JOSÉ PAURO ROQUE

TEMA: Nutrición y alimentación de especies acuícolas

ÁREA: Ciencias Biomédicas

Fecha de sustentación: 19 de diciembre del 2018.

DEDICATORIA

A Nuestro Señor.

Por haberme dado la vida, salud, inteligencia y fortaleza en los momentos en que lo necesite; para seguir siempre adelante.

A mis padres

Don Flavio F. Mamani Aguilar y

Doña Gloria Lino Quispe

Por todo el apoyo incondicional que me brindan y con mucho cariño les dedico este mi esfuerzo en reconocimiento a todo el sacrificio que hicieron por mí.

Finalmente, de manera muy especial a Yulisa y a mi hija Amaia quien me alentó y apoyo para terminar con esta tesis.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional del Altiplano, y a los docentes de la Facultad de Ciencias Biológicas, por sus conocimientos, enseñanzas y consejos transmitido durante mi formación universitaria.

A la empresa Piscifactorías de los Andes S. A. por dar las facilidades para la ejecución del presente trabajo de investigación.

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE DE FIGURAS	
ÍNDICE DE TABLAS	
ÍNDICE DE ACRÓNIMOS	
RESUMEN	10
I. INTRODUCCIÓN	12
II. REVISIÓN DE LITERATURA	14
2.1 Antecedentes	14
2.2 Marco teórico	17
2.2.1 Trucha “arco iris” (<i>Oncorhynchus mykiss</i>)	17
2.2.2 Crecimiento compensatorio	21
2.2.3 Restricción alimenticia	23
2.2.4 Indicadores biológicos de producción (Morales & Quiróz, 2007)	23
2.2.5 Alimento balanceado	24
2.2.6 Necesidades energéticas para la trucha	25
2.2.7 Metabolismo de peces durante el ayuno	26
2.2.9 Regulación neuroendocrina del metabolismo	37
2.2.10 Forma de suministro de alimento.....	41
2.2.11 Cálculo de ración alimentaria	41
2.2.12 Jaulas flotantes	41
2.2 Marco conceptual	42
III. MATERIALES Y MÉTODOS	44
3.1. Ámbito de estudio	44
3.2. Tipo de estudio	44
3.3. Población y muestra	44
3.4. Metodología	45
3.4.1 Evaluación del crecimiento compensatorio de la trucha arco iris en etapa de engorde con 1 y 2 días de restricción alimenticia.....	45
3.4.2 Determinación del efecto de la restricción alimenticia mediante el factor de conversión de alimento (FCA), la tasa específica de crecimiento (SGR), el factor de condición corporal (K) y el porcentaje de mortalidad (%M) en truchas con restricción alimenticia	50
IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	52

4.1	Crecimiento compensatorio de la trucha “arco iris” (<i>Oncorhynchus mykiss</i>) en etapa de engorde con 1 y 2 días de restricción alimenticia.	52
4.2	Restricción alimenticia en truchas, mediante el factor de conversión alimenticia (FCA), la tasa específica de crecimiento (SGR), factor de condición corporal (K) y % mortalidad	58
V.	CONCLUSIONES	76
VI.	RECOMENDACIONES	77
VII.	REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	78
VIII	ANEXOS	91

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Principales relaciones metabólicas entre órganos de peces durante el ayuno (Machado et al., 1988).	34
Figura 2. Zona de ejecución de la investigación, sector Charcas, abril - julio del 2017 (Googlemap).	44
Figura 3. Armado de las jaulas e instalado de las bolsas de cultivo, en el sector Charcas, abril – julio del 2017.	45
Figura 4. Medición de la temperatura en el sector Charcas, abril - julio del 2017.	47
Figura 5. Pesado de alimento balanceado, en el sector Charcas, abril – julio del 2017.	47
Figura 6. Pesado de individuos de trucha “arco iris”, realizado en el centro de producción de Charcas, abril – julio del 2017.	48
Figura 7. Medida de la longitud total de la trucha, en el sector Charcas, abril – julio del 2017.	49
Figura 8. Crecimiento compensatorio de la trucha “arco iris” en etapa de engorde según administración alimentaria, sector Charcas, abril – julio del 2017.	53
Figura 9. Crecimiento compensatorio de trucha “arco iris” en etapa de engorde según días de alimentación en el sector Charcas, abril – julio del 2017.	53
Figura 10. Prueba de Tukey del factor de conversión alimenticia de la trucha “arco iris” (transformada a raíz cuadrada) según el tipo de alimentación en el sector Charcas, abril – julio del 2017.	59
Figura 11. Prueba de Tukey del factor de conversión alimenticia de la trucha “arco iris” (transformada a raíz cuadrada) según el tiempo de alimentación en el sector Charcas, abril – julio del 2017.	59
Figura 12. Prueba de Tukey de la tasa específica de crecimiento de la trucha “arco iris” según el tipo de alimentación en el sector Charcas, abril – julio del 2017.	63
Figura 13. Prueba de Tukey de la tasa específica de crecimiento de la trucha “arco iris” según el tiempo de alimentación en el sector Charcas, abril – julio del 2017.	64
Figura 14. Prueba de Tukey del factor de condición corporal de la trucha “arco iris” según el tipo de alimentación en el sector Charcas, abril – julio del 2017.	68
Figura 15. Prueba de Tukey del factor de condición corporal de la trucha “arco iris” según el tiempo de alimentación en el sector Charcas, abril – julio del 2017.	69
Figura 16. Prueba de Tukey del porcentaje de mortalidad de trucha “arco iris” según los tipos de alimentación en el sector Charcas, abril – julio del 2017.	73
Figura 17. Prueba de Tukey del porcentaje de mortalidad de trucha “arco iris” según los tiempos de alimentación en el sector Charcas, abril – julio del 2017.	74

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Requerimientos nutritivos de la trucha arco iris para juveniles (FAO, 2014).	26
Tabla 2. Crecimiento compensatorio (%) de trucha “arco iris” en etapa de engorde con 1 y 2 días de restricción alimenticia, en el sector Charcas, abril – julio del 2017 (n = 3).....	52
Tabla 3. Factor de conversión alimenticia de la trucha “arco iris” en etapa de engorde con 1 y 2 días de restricción alimenticia en el sector Charcas, abril – julio del 2017.....	58
Tabla 4. Tasa específica de crecimiento de la trucha “arco iris” en etapa de engorde con 1 y 2 días de restricción alimenticia en el sector Charcas durante abril – julio del 2017...	62
Tabla 5. Factor de condición de corporal de la trucha “arco iris” en etapa de engorde con 1 y 2 días de restricción alimenticia en el sector Charcas, abril – julio del 2017.....	67
Tabla 6. Porcentaje de mortalidad de la trucha “arco iris” en etapa de engorde con 1 y 2 días de restricción alimenticia en el sector Charcas, abril – julio del 2017.....	72
Tabla 7. Matriz básica de datos	92

ÍNDICE DE ACRÓNIMOS

CC	: crecimiento compensatorio
% M	: porcentaje de mortalidad
°C	: grados Celsius
FCA	: factor de conversión de alimento
g	: gramos
GP	: ganancia de peso
h	: horas
IL	: incremento de longitud
K	: factor de condición corporal
kg	: kilogramos
l	: litros
mg	: miligramos
P	: probabilidad
pH	: potencial de hidrogeniones
ppm	: partes por millón
SGR	: tasa específica de crecimiento
t	: toneladas

RESUMEN

La investigación se realizó en jaulas flotantes ubicadas en el sector Charcas del lago Titicaca del distrito de Platería, provincia y región Puno, en la Empresa Piscifactorías de los Andes, de abril a julio del 2017. Los objetivos fueron: a) evaluar el crecimiento compensatorio de la trucha “arco iris” (*Oncorhynchus mykiss*) en etapa de engorde con 1 y 2 días de restricción alimenticia; b) determinar el efecto de la restricción alimenticia mediante el factor de conversión de alimento, tasa específica de crecimiento, factor de condición corporal y porcentaje de mortalidad. El diseño experimental constó de tres tratamientos, el primero sin restricción de alimento (A), con restricción de un día (B) y restricción de dos días (C), con tres réplicas cada tratamiento. La metodología constó de la evaluación de los parámetros de crecimiento y desarrollo en los tres tratamientos que fueron a los 15, 33, 53 y 83 días. El análisis estadístico fue el análisis de varianza y prueba de Tukey. Los resultados fueron: el crecimiento compensatorio (CC) de talla fue mayor en el tratamiento A, con un promedio de 35.13 cm, en comparación con el tratamiento B con 32.97 cm y el tratamiento C con 31.76 cm ($P < 0.05$). El CC del peso fue mayor en el tratamiento A con 632.34 g, siendo diferente a los tratamientos B con 507.90 g y en el tratamiento C con 452.65 g ($P < 0.05$). Los valores de FCA en el tratamiento B es el que otorgó menor costo en la alimentación, el mayor SGR fue en el tratamiento B con un valor de 1.30; el mayor K se obtuvo en el tratamiento B con 1.41; y el menor %M se dio en el tratamiento C con 0.44%; todos los tratamientos no presentaron diferencias estadísticas ($P > 0.05$). En conclusión el crecimiento compensatorio fue similar en los tratamientos experimentados, y la restricción alimenticia no altera los parámetros de FCA, la SGR, el K y el % M, luego de 83 días de tratamiento.

Palabras clave: Ayuno, crecimiento, ganancia de peso, nutrición de peces, restricción de alimento.

ABSTRACT

The research was carried out in floating cages located in the Charcas sector of Lake Titicaca in the district of Platería, province and region Puno, in the Piscifactorías de los Andes Company, from April to July 2017. The objectives were: a) to evaluate the compensatory growth of the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in the fattening stage with 1 and 2 days of food restriction; b) determine the effect of the food restriction by means of the feed conversion factor, specific growth rate, body condition factor and percentage of mortality. The experimental design consisted of three treatments, the first without food restriction (A), with one-day restriction (B) and two-day restriction (C), with three replications each treatment. The methodology consisted of the evaluation of growth and development parameters in the three treatments that were at 15, 33, 53 and 83 days. The statistical analysis was the analysis of variance and Tukey test. The results were: the compensatory growth (CC) of height was higher in treatment A, with an average of 35.13 cm, compared to treatment B with 32.97 cm and treatment C with 31.76 cm ($P < 0.05$). The weight CC was higher in treatment A with 632.34 g, being different than treatments B with 507.90 g and in treatment C with 452.65 g ($P < 0.05$). The values of FCA in treatment B is the one that gave the lowest cost in the diet, the highest SGR was in treatment B with a value of 1.30; the highest K was obtained in treatment B with 1.41; and the lowest % M occurred in treatment C with 0.44%; all treatments did not show statistical differences ($P > 0.05$). In conclusion, the compensatory growth was similar in the treatments experienced, and the food restriction does not alter the parameters of FCA, SGR, K and % M, after 83 days of treatment.

Key Words: Fasting, growth, weight gain, fish nutrition, food restriction.

I. INTRODUCCIÓN

La producción de trucha “arco iris” en el Perú ha tenido un sustancial crecimiento en los últimos años, siendo la especie más significativa de la acuicultura continental, con un volumen de 16313 t de producción para el año 2010, a pesar de que son poco relevantes comparados con la producción en Chile, país que produjo en el año 2010 más de 161000 t, siendo Chile y Noruega los que tienen este tipo de acuicultura más prósperos, representando cerca del 37.66% de la producción mundial, mientras tanto, en el departamento de Puno la producción de trucha se incrementó gradualmente en los últimos años, llegando a ubicarse como uno de los primeros productores de trucha con 17,739 t en el año 2012, debido a la dedicación e interés en su crianza convirtiéndose esta actividad como sustento económico de muchas familias que viven en el anillo circunlacustre del lago Titicaca. Sin embargo, muchos productores se ven limitados a desarrollarla debido a que el costo del alimento representa una alta inversión en sus producciones.

El alimento balanceado extruido es uno de los insumos productivos más influyentes en el tema del costo de producción. Una utilización más eficiente del alimento se puede traducir en una importante disminución en los costos de producción, debido a que el alimento representa entre el 50% y 60 % del costo de producción, es el mayor costo operativo en una crianza intensiva de trucha. Es esencial que el alimento sea suministrado de tal manera que proporcione un máximo de biomasa producida por cada unidad de alimento entregado. Los elevados costos del alimento empleado en la truchicultura intensiva han propiciado la experimentación de nuevas alternativas alimenticias, así como también la aplicación de estrategias de alimentación que reduzcan el costo por kilo de trucha.

Es por ello que los productores buscan nuevas estrategias de alimentación, para bajar costos de producción; como es el caso de someter en ayuno de uno o más de un día a la semana, con la finalidad de aminorar los costos, pero sin saber exactamente si esto va en favor o en perjuicio de sus indicadores productivos de su granja. La presente investigación es para conocer cuál es el efecto de someter en restricción de alimento a los peces en 1 y 2 días a la semana y si esto perturba su crecimiento normal y además si esta restricción puede ser o no compensado por los peces lo que en teoría se llama crecimiento compensatorio, y a partir de este trabajo se tendrá conocimiento del crecimiento,

indicadores productivos y el costos económico de producir con diferentes números de días de restricción alimenticia, teniendo en cuenta que la privación de alimentos seguido de una fase de realimentación ha sido indicada como una estrategia de alimentación económicamente viable en piscicultura debido a la capacidad de los peces de experimentar crecimiento compensatorio luego de un periodo variable de restricción de alimento (Perdomo *et al.*, 2013). Para qué en adelante de ser el caso se reduzca los números de días de alimentación a la semana sin que esto afecte el normal crecimiento y ganancia de biomasa de los peces y los beneficiados son los productores de trucha que podrán reducir su costo de alimentación.

Objetivo general:

Evaluar el efecto de la restricción alimenticia sobre el crecimiento compensatorio de la trucha “arco iris” (*Oncorhynchus mykiss*), en etapa de engorde en jaulas flotantes, en el sector Charcas lago Titicaca.

Objetivos específicos:

1. Evaluar el crecimiento compensatorio de la trucha “arco iris” (*Oncorhynchus mykiss*) en etapa de engorde con 1 y 2 días de restricción alimenticia.
2. Determinar el efecto de la restricción alimenticia en truchas, mediante el factor de conversión de alimento (FCA), tasa específica de crecimiento (SGR), factor de condición corporal (K) y porcentaje de mortalidad (%M) en cada uno de los tratamientos.

II. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 Antecedentes

Morales & Quirós (2007), en Argentina evaluaron el crecimiento de tres grupos de 5000 individuos de trucha “arco iris” bajo tres estrategias de alimentación: alimentación *ad libitum* (J1), ración de crecimiento (J2) y ración de mantenimiento (J3) y una longitud inicial de 19 cm, al cabo de 4 semanas de tratamiento se obtuvieron diferencias significativas para longitud, peso corporal y factor de condición ($J1 > J2 > J3$), J2 mantuvo un K similar al inicio y J3 sufrió una constante pérdida, y el factor de conversión alimentaria no resultó con diferencia significativa ($J1 = 1.32$ y $J2 = 1.13$); por otro lado, Nieto (2012), evaluó el efecto de estrategias de manejo alimenticio en la producción de “yamú” (*Brycon amazonicus*) con tratamientos de alimentación diaria (T1) y los restantes tratamientos entre días y semanas de ayuno, mostrando que no hubo diferencias significativas en la mayoría de los parámetros analizados (GP, SGR, IL, K), el peso final de los tratamientos T2, T3 y T4 presentaron los índices más bajos, sin mortalidad en los tratamientos.

Ortiz *et al.* (2005), evaluaron el crecimiento compensatorio de juveniles de “pacú” (*Piaractus mesopotamicus*) de pequeña talla a través de cuatro ciclos de no alimentación (NA)/re-alimentación (RA), comparándose dos tratamientos experimentales y un control con ciclos de 2 días NA/3 días RA (tratamiento A), 3 días NA/2 días RA (tratamiento B) y alimentación continua (control). No se observaron diferencias para el peso medio a lo largo de todo el experimento. La SGR, del tratamiento B fue menor que el control ($P > 0.05$), que sugiere que la respuesta compensatoria en juveniles de pacú de pequeña talla y que el tamaño de los peces afecta el desempeño de los mismos durante la etapa de compensación, a su vez, Riaño, Landines & Diaz (2011), evaluaron el efecto de la restricción alimenticia y la realimentación sobre la composición del músculo blanco de “cachama blanca” (*Piaractus brachypomus*), durante 84 días, aplicando una restricción alimenticia moderada (33.3%), y severa (50%), al finalizar el ensayo, ninguno de los tiempos de restricción alimenticia tuvo efectos significativos ($P > 0.05$) sobre el porcentaje de proteína del filete, concluyendo que la movilización de nutrientes musculares y su posterior restablecimiento, no afecta la integridad del músculo blanco.

Díaz *et al.* (2003), analizaron el fenómeno de crecimiento compensatorio en un cultivo de “dentón” (*Dentex dentex*) que tiene lugar como consecuencia de fases de ayuno y realimentación, realizadas en 3 o más ciclos, logrando comprobar que tras un periodo de ayuno, los peces aumentan la cantidad diaria de pienso ingerida, en los días siguientes al ayuno volviendo posteriormente a valores normales; asimismo, Flores & Vergara (2012), en Chile, evaluaron la disminución en la frecuencia de raciones de alimento y su efecto en la supervivencia, crecimiento, conversión y conducta de alimentación de los peces, con dos tratamientos, el control con 24 raciones/día y el ensayo (12 raciones/día), determinando que la disminución en la frecuencia de alimentación, no afectó la supervivencia de *Salmo salar*, ya que presentó un mayor crecimiento, mejor FCA, redujo el alimento depositado en el fondo de los estanques y se visualizó mejor apetito en los peces.

Gómez *et al.* (2016), ensayaron el crecimiento compensatorio en organismos de *Piaractus brachypomus* en diversas frecuencias de alimentación, semanal y ayuno, con tratamientos de T1 = alimentación a saciedad 5 días y ayuno de 2 días; T2 = alimentación a saciedad 6 días y ayuno de 1 día; T3 = alimentación a saciedad 7 días, donde los individuos del tratamiento T1 presentaron los resultados más bajos de peso final y tasa de crecimiento instantánea, respecto a los tratamientos T2 y T3, por tanto, ayunar dos días a la semana influyó negativamente sobre el crecimiento, pero el ayuno de un día (T2), no lo afectó; Martínez & Chávez (2017), con respecto a “tilapia gris” (*Oreochromis niloticus*) evaluaron la alimentación *ad libitum* al 100% (T1) y al 90% de ración (T2), ambas estrategias no presentaron diferencias en FCA 1.88 y 1.82 respectivamente, tampoco presentó diferencias en GP con 6.39 g en T1 y 6.16 g en T2.

Pepe *et al.* (2012), determinaron la influencia de la frecuencia de alimentación (4 a 6 veces día), en el crecimiento y la supervivencia de juveniles de “turbot” (*Psetta maxima*) durante 35 días, los resultados muestran que el crecimiento de los juveniles provenientes del nuevo protocolo de cultivo experimental ensayado es mayor y muestra una tasa específica de crecimiento, significativamente diferente respecto a los cultivados con el protocolo base, sin afectar la supervivencia, la que se mantiene en 99.8%. Perdomo *et al.* (2013), realizaron un experimento para evaluar el desempeño productivo de alevines de trucha arco iris afectados por restricción social de peces de mayor tamaño, a dos estrategias de alimentación: T1, 5 días de alimentación y 2 días de restricción (5A - 2NA)

y T2, 2 de alimentación y 1 de restricción (2A – 1 NA), evaluándose el peso (g) y la longitud (cm) de los peces, la FCA, la GP, la SGR y tasa de sobrevivencia (S). La FCA no varió entre tratamientos (T1: 1.28; T2: 1.37) aunque la GP y la SGR fue superior en T1 comparado con T2 (1.93 versus 1.68 para T1 y T2), ($P < 0.03$), la mayor sobrevivencia fueron en el grupo T2 ($P < 0.01$).

Rodríguez (2012), por un lado utilizó 177 juveniles de “cachama blanca” (212.58 g) en el Tratamiento 1 (T1): alimentación todos los días y Tratamiento 2 (T2): alimentación interdiaria por 84 días y obtuvo que las variables de peso y longitud, no presentaron diferencias significativas, y concluye en que los juveniles de “cachama blanca” son capaces de adaptarse metabólicamente a la carencia parcial de alimento, sin que esta afecte significativamente su condición fisiológica; además, Vega *et al.* (2011), además afirman que la alimentación en la tilapia representa del 50 al 75% de los costos de producción e indica que la frecuencia de alimentación en el crecimiento y supervivencia de la tilapia *Oreochromis aureus*, no presentó diferencias significativas ($P > 0.05$) en el crecimiento, ni en supervivencia, GP, SGR y FCA, por tanto, el alimento entregado en una sola ración o dividirlo en raciones de hasta siete frecuencias no tiene un efecto significativo en el crecimiento y supervivencia.

Vigliano *et al.* (2002)., afirmaron que la escasez o ausencia de alimento en los nichos ecológicos origina el ayuno de los peces, por lo que poseen una serie de mecanismos homeostáticos para subsanar los períodos de ayuno, modificando el metabolismo intermediario de hidratos de carbono, lípidos y proteínas bajo condiciones de restricción alimentaria, en los órganos como hígado, cerebro y músculo esquelético, además, las hormonas regulan la ingesta y el metabolismo intermediario bajo estas condiciones; por otra parte, Wicki *et al.* (2003), realizaron estudios en el crecimiento compensatorio de “pacú” (*Piaractus mesopotamicus*), luego de 923 días de retención obligada de crecimiento en sistema de cultivo extensivo, se comprobó una mejor utilización del alimento (FCA entre 1.48 y 1.58) y una mayor SGR (1.08 y 1.16), con respecto al control en fase de engorde, en tanto que los SGR mostraron valores entre 0.56 y 0.68, el K, mostró ser mayor para los lotes retenidos (2.19) que para los sin retención (2.04 y 2.09). La característica de compensación del crecimiento de la especie, permitieron obtener peces de talla comercial (> 1200 g) a partir de juveniles retenidos mayores a 100 g.

Zamudio (2014), evaluó el efecto de la restricción del alimento y posterior realimentación “yamú” (*Brycon amazonicus*), durante 12 semanas en 1115 juveniles, en los tratamientos C o control (alimentación todos los días); RM o restricción moderada (restricción por dos días y realimentación por tres), en las semanas 11 a 12 pasaron a ser alimentados diariamente; y RS (restricción severa), restricción total durante cinco semanas y realimentación a partir de la semana 6 hasta la 12, los resultados arrojaron que gran parte de los parámetros biométricos no tuvieron diferencias ($P > 0.05$), por lo que son capaces de adaptarse metabólicamente a la carencia parcial de alimento, sin que esta afecte significativamente su condición fisiológica y desempeño productivo; por otro lado, Gómez (2017), estudió el crecimiento de trucha arco iris en jaulas flotantes en la etapa de engorde alimentadas convencionalmente (extruidos comerciales) – T1, con alimento Ewos y Nicotiva y *ad libitum* (T2), obteniéndose que el T2 generó un incremento en peso de 532.4 g y de longitud de 13 cm en 90 días, concluyendo que la alimentación *ad libitum* es mejor en el crecimiento y los indicadores biométricos.

Egea *et al.* (2002), manifiestan que el crecimiento compensatorio es el crecimiento rápido provocado por un comportamiento hiperfágico después de un periodo de ayuno, dichos fenómenos fueron evaluados en *Diplodus puntazzo* Cetti 1777, mediante los tratamientos control alimentados a saciedad (LC) y lotes en ayuno, que luego fueron realimentados a saciedad (AR) y comprobaron que la tasa de crecimiento se duplicó en el periodo de realimentación para los lotes AR con respecto a los lotes LC, siendo mayor, también, la tasa de alimentación de los lotes AR, recuperando el factor de condición (K); así mismo, Morales (2014), evaluó el crecimiento de truchas “arco iris” bajo diferentes estrategias de alimentación (J1, alimentación *ad libitum*, J2, ración de crecimiento y J3, ración de mantenimiento”. Las truchas de J2 mantuvieron un K similar a la inicial y J3 sufrió una constante pérdida de condición corporal, el FCA resultó ser mayor para J1 (1.32) y menor para J2 (1.13) sin diferencia estadística, por tanto, cuando las temperaturas son óptimas para la especie, se debería alimentar *ad libitum* y no se recomienda aplicar raciones de mantenimiento por períodos prolongados.

2.2 Marco teórico

2.2.1 Trucha “arco iris” (*Oncorhynchus mykiss*)

a. Características

La trucha arco iris (*Oncorhynchus mykiss*), es una especie íctica miembro de la familia Salmonidae, es originaria de las costas del Pacífico de América del Norte, debido a su adaptación al cautiverio, fue criado ampliamente en todo el mundo (Patzí, 2013). En Sudamérica, la producción está distribuida en Argentina, Brasil, Bolivia Chile, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela y su ingreso al Perú fue en el año 1928, desde los Estados Unidos de Norteamérica, con una cantidad de 50000 ovas, que primeramente fueron instalados en criaderos en el río Tishgo en la Oroya (Junín), luego en los ríos y lagunas de Junín y Pasco (Patzi, 2013). En el año 1930, 50 truchas adultas fueron llevadas a la Estación Piscícola El Ingenio, luego en el año 1941 se transportaron 25000 ovas de trucha desde la Estación Piscícola El Ingenio a la Estación Piscícola de Chucuito (Puno), con ello se pobló toda la cuenca del lago Titicaca y lagunas como Languilayo (Cusco), donde inicialmente se llegaron a sembrar 2000 alevines de trucha arco iris, hasta llegar en los años 70 a construir estanques de concreto (CEDEP, 2009).

b. Etapas de desarrollo

Los individuos de trucha poseen un cuerpo ancho y no muy largo, alcanzan tamaños importantes de 50 cm en las formas sedentarias y mayores en las que viven en lagos o migran al mar, logran una longevidad de 16 años, poseen dimorfismo sexual, el individuo macho es más oscuro, delgado y pequeño, con la presencia de prognatismo inferior (mandíbula saliente) (Godoy, 2002), los individuos hembras son más robusta y tiene un desarrollo mayor que los machos, poseen mejor pigmentación poniéndose más vistosa en época de reproducción, sus escamas son cicloideas y su coloración obtiene un tono en los flancos que semeja un arco iris y posee una línea media casi visible (CIRNMA, 2004).

El desarrollo biológico de la trucha comprende 5 etapas:

Ova. Son huevos fertilizados, después de aproximadamente 30 días de incubación, eclosionan para convertirse en larva.

Dedinos. Son especímenes que finalizan la reabsorción del saco vitelino alcanzando los tres cm de talla.

Alevino. Son peces pequeños de 3 a 10 cm, poseen un peso entre 1.5 a 20 g.

Juvenil. Son peces con tamaños de 10 a 15 cm, con un peso entre 20 a 150 g.

Adultos. Son peces en proceso de engorde y en cultivo intensivo, alimentados con pigmentos para su comercialización, miden entre 15 a 22 cm con un peso de 150 g a más (Bretón, 2007).

c. Sistema digestivo de la trucha

El tracto digestivo de la trucha según (Bretón, 2007), está conformado por:

Boca. Esta compartida por la cavidad de respiración, con función digestiva destinada a seleccionar y dirigir el alimento hacia el estómago.

Esófago. Es un órgano corto, recto y musculoso, se inicia en la boca y termina en los cardias estomacales.

Estómago. Es un órgano con forma de saco extensible sigmoideo, recubierto con numerosos pliegues rica en glándulas secretoras de mucus, pepsina y ácido clorhídrico y paredes musculares muy desarrolladas, el interior de estómago se divide en las regiones cardias, fundus y porción pilórica.

Intestino. Es un órgano en forma de tubo sin dilatación y forma el colon, disponiéndose entre el píloro y el ano, se divide en ciegos pilóricos, intestino anterior o craneal, posterior o caudal y recto, los ciegos pilóricos son proyecciones digitiformes sencillas o con ramificaciones, con número variable hasta 70 en salmónidos.

Recto. Posee su pared muscular más gruesa que el intestino con una túnica interna, muy rica en glándulas mucosas y con una enorme capacidad de distensión.

Glándulas anexas.

Hígado. Órgano de color marrón rojizo, situado en la región anterior del abdomen, posee la vesícula biliar tapizada por un epitelio de transición.

Bazo. Órgano pequeño hematopoyético de tamaño y forma variable, próximo al estómago, de coloración rojo oscuro, no presenta separación entre las pulpas esplénicas roja y blanca, puede presentar melanomacrófagos (melanina y hemosiderina).

Páncreas. Forma nódulos de disposición variable, alrededor del intestino, mezclado con los lípidos mesentéricos que fija los ciegos pilóricos, se une al conducto biliar antes de desembocar en el intestino craneal (Bretón, 2007).

La descomposición del alimento se lleva a cabo en el intestino pequeño gracias a las enzimas digestivas (jugo pancreático), las sustancias auxiliares (bilis) y enzimas digestivas de la pared intestinal. Las fuertes contracciones del intestino provocan que el alimento se mezcle bien con los fluidos digestivos y se produce el tránsito, cuando las temperaturas del agua son más bajas, es más lento, pero no necesariamente menos efectivo, así como también el bajo nivel de oxígeno en el agua tiene un efecto negativo en la digestión (Orna, 2010).

d. Clasificación taxonómica, según (Camacho *et al.* 2000).

Dominio	: Eucarya
Reyno	: Animalia
Sub Reino	: Metazoa
Phylum	: Chordata
Sub Phylum	: Vertebrata
Súper Clase	: Pisces
Clase	: Actinopterygii
Orden	: Salmoniformes
Familia	: Salmónidae
Género	: <i>Oncorhynchus</i>
Especie	: <i>mykiss</i>
Nombre científico	: <i>Oncorhynchus mykiss</i> (Walbaum, 1792)
Nombre Común	: Trucha “arco iris”

e. Aspectos ecológicos

Hábitat. Son los ríos, lagos y lagunas de aguas frías, limpias y cristalinas, prefiriendo corrientes moderadas ocupando tramos medios con fondos pedregosos y con moderada vegetación, subsistiendo a temperaturas de 25 °C durante muchos días y cercanos a la congelación (Arregui, 2013).

Distribución. En casi todos los ecosistemas acuícolas de agua dulce de la sierra, en los ríos presenta gran movilidad, migrando de un lugar a otros según la estación del año, estadio biológico, horas del día, tipo de alimento, épocas de reproducción, entre otros (Arregui, 2013).

Predadores. Tienen a otros peces de mayor tamaño o cantidad como los pejerreyes, las gaviotas y la garza gris (Arregui, 2013).

Alimentación. Tiene la costumbre carnívora alimentándose de presas vivas (larvas de insectos, moluscos, crustáceos, gusanos, renacuajos y peces pequeños), en los ríos se alimenta de anfípodos e ispi (Dejoux & Iltis, 1991).

Competidores. Son los peces nativos, luego a medida que crece preda a los peces nativos ya que es muy voraz, territorial, ubicándose en lugares contrarios a la corriente del río, a medida que incrementan el tamaño son más agresivos expandiendo su territorio forzando a los pequeños a emigrar a otras partes del río (Arregui, 2013).

f. Tipos de crianza

Extensiva. Siembra de peces en un cuerpo de agua, donde la alimentación es sustentada por la productividad natural del ecosistema acuático, puede haber algún tipo de acondicionamiento y por lo general es en menor escala. (FONDEPES, 2004).

Semi intensiva. Cultivo de peces en ambientes naturales o artificiales, se brinda alimentación suplementaria adicionado a la alimentación natural, en él existe un mayor nivel de manejo, así como un acondicionamiento del medio (FONDEPES, 2004).

Intensiva. En ella se aplica una avanzada tecnología y mayor nivel de manejo y de control que permita la obtención alta de rendimiento por unidad de área, asimismo se emplea alimentación principal de dietas balanceadas y la producción es a mayor escala (FONDEPES, 2004).

g. Parámetros de cultivo

El cuerpo acuático a utilizar para la truchicultura, debe tener características adecuadas apropiadas a su cantidad (caudal) y su calidad (factores fisicoquímicos y biológicos), dichas propiedades (temperatura, pH, oxígeno, transparencia, turbidez, entre otros), están sometidas a variaciones por la influencia externa atmosférica y climática (REDESA, 2006); los aspectos biológicos está condicionada a presencia o la ausencia de organismos vivos y la presencia de agentes patógenos (Godoy, 2002).

Los rangos óptimos de los parámetros fisicoquímicos de un cuerpo de agua ideal para la truchicultura son: temperatura del agua de 10 – 16 °C, OD: 6.5 – 9 ppm, pH de 6.5 – 8.5, el CO₂ < 7 ppm, la alcalinidad de 20 – 200 mg/l CaCO₃, la dureza de 60 – 300 mg/l CaCO₃, NH₃ no mayor de 0.02 mg/l, el H₂S máximo aceptado de 0.002 mg/l, los nitratos no mayores de 100 mg/l, los nitritos no mayores de 0.055 mg/l, el nitrógeno amoniacal no mayor de 0.012 mg/l, los fosfatos mayores de 500 mg/l, los sulfatos mayor de 45 mg/l, el Fe menor a 0.1 mg/l, el Cu menores de 0.05 mg/l, el Pb de 0.03 mg/l y el Hg 0.05 mg/l (CIRNMA, 2004).

2.2.2 Crecimiento compensatorio

El crecimiento es un fenómeno de ganancia de peso y talla que logra el pez en el desarrollo de su vida, dependiendo este fenómeno de las características tanto fisicoquímicas, biológicas como del alimento que consigan y además de su condición en relación al medio que lo rodea, el crecimiento en longitud o talla es la ganancia del tamaño, mientras la

ganancia en peso, es la misma ganancia en longitud, pero expresada proporcionalmente a la tercera potencia (Wicki *et al.* 2003); por otro lado, el crecimiento compensatorio (CC), consiste en un desarrollo rápido a causa de la hiperfagia alimenticia después de un periodo de restricción, asimismo es definido como una fase de rápido crecimiento cuando se restaura las condiciones sub óptimas como el periodo de restricción de los alimentos (Turano *et al.* 2007).

En un cultivo piscícola, los individuos expuestos a un periodo de ayuno sufren una reducción en el crecimiento y probablemente se encuentren en desventaja respecto de aquellos peces que tienen una alimentación continua; por otro lado, el crecimiento compensatorio proporciona a los peces una respuesta para contrarrestar la falta de alimento y minimiza, de alguna manera, los efectos adversos provocados por periodos de restricción alimenticia (Perdomo *et al.*, 2013), donde la importancia del crecimiento compensatorio radica en que, por lo general, la velocidad de crecimiento durante la fase de compensación es superior o igual a la de aquellos individuos que han estado alimentándose constantemente, lo que permite que los tamaños de los peces subalimentados puedan alcanzar una compensación total o parcial y muchas especies de peces responden a ciertos periodos de restricción de alimento con el subsecuente aumento del consumo de la ración, conversión alimenticia y tasa de crecimiento (Zamudio, 2014).

Estos fenómenos son atribuidos a los cambios fisiológicos y metabólicos que tienen lugar en respuesta a la restricción de alimento, como la reducción drástica de la masa visceral y tamaño de órganos, los cambios en la glucosa plasmática y ácidos grasos libres, en los índices de ADN y ARN, de hormonas tiroideas y de proteasas digestivas, entre otros; mientras que para la recuperación del peso, el periodo de ayuno se basa en factores como la edad del animal, el estado nutricional, la temperatura y el peso, con periodos mínimo y máximo de ayuno y de realimentación para lograr el crecimiento compensatorio (Perdomo *et al.*, 2013), el crecimiento compensatorio (CC) es a causa de las condiciones ambientales, como sucede durante el invierno cuando se produce una reducción de la tasa metabólica determinada por las bajas temperaturas invernales que inducen a un bajo consumo de alimento (Wicki *et al.* 2003).

Los mecanismos que contribuyen para lograr el aumento de la tasa de crecimiento no están claros todavía, pero se sabe que la ingestión de alimento, calidad de la ración y secreción hormonal, al igual que la edad y la genética del animal son factores que rigen

el proceso, balanceándose las raciones para un CC más eficaz en la realimentación, siendo importante para el piscicultor porque reduce las diferencias entre las tallas de los peces de su cultivo, al mismo tiempo que disminuye el uso de alimento y la cantidad de nitrógeno vertido al medio acuático (Zamudio, 2014), dicho CC, puede ser completo, cuando el pez logra alcanzar el mismo peso para el mismo tiempo que aquellos que no fueron restringidos; es parcial cuando el pez incrementa la ganancia de peso durante la realimentación, pero no en el mismo periodo de tiempo de aquellos animales no restringidos; y no se presenta compensación cuando se realiza la restricción de nutrientes a una edad muy temprana (Gómez, 2017).

2.2.3 Restricción alimenticia

La restricción alimenticia es el fenómeno mediante el cual se disminuye en el animal las posibilidades de adquirir alimento, la restricción puede darse en términos de cantidad y/o calidad de la dieta (Perdomo *et al.*, 2013), cuando los peces son sometidos a restricciones severas de alimento, su metabolismo se adapta respondiendo a los cambios endocrinos, modificando la movilización de reservas y empleando mecanismos para limitar el gasto energético, el comportamiento del pez a la inanición ha sido resumida en tres fases con cambios químicos: fase corta (24 h), donde aumenta su esfuerzo en la búsqueda de alimento; fase de transición, cuando el pez reduce gradualmente el nado y por ende el gasto de energía y la fase de adaptación con poca actividad metabólica que persiste hasta que el pez encuentra alimento (Morales, 2014).

Por otro lado, es conocido que los periodos de privación de alimento inducen a cambios en las reservas principalmente de lípidos, cuando se empiezan a agotar las reservas de grasa, el organismo empieza a usar la proteína (del músculo blanco protegiendo el corazón o del músculo rojo), y por último los carbohidratos (CHO) (Bello, 2000), no obstante, generalmente los individuos muestran una marcada tendencia hacia el mantenimiento de la proteína como unidad estructural de su organismo, finalmente, hay un incremento de la actividad inter renal y de la producción de cortisol, dirigiendo algunos de los cambios metabólicos (Guillaume *et al.*, 2004).

2.2.4 Indicadores biológicos de producción (Morales & Quiróz, 2007)

2.2.4.1 Factor de conversión de alimento (FCA)

Esta es una medida derivada de una razón matemática, que expresa en general, la cantidad de alimento suministrado y la biomasa generada.

$$FCA \text{ biológico} = \frac{\text{Alimento suministrado (Kg)}}{\text{Biomasa ganada (Kg)}}$$

2.2.4.2 Tasa específica de crecimiento (SGR)

Este indicador, tasa de crecimiento específico diario (SGR, *specific growth rate*) permite evaluar el crecimiento promedio expresado en gramos que se evidencia en una unidad de tiempo y se calcula con la siguiente fórmula.

$$SGR = \frac{\ln(Pf) - \ln(Pi)}{t} \times 100$$

Dónde: Ln (pf) = logaritmo natural del peso final expresado en gramos, Ln(pi) = logaritmo natural del peso inicial expresado en gramos y t = tiempo en días.

2.2.4.3 Factor de condición (K)

Indica el estado de nutrición del pez, interpretándose teóricamente, si el K es menor a 1 el pez está delgado, si K es igual a 1 el pez está creciendo normalmente, y si el K es mayor a 1 el pez está robusto. Si el K alcanza valores mayores a 1.5, indica que se está consumiendo mayor cantidad de alimento (sobrealimentación). En Puno muchos productores obtienen K entre 1.6 - 1.7. Si el K está debajo de 1 están relativamente delgados, en estos casos se estaría aplicando días de ayuno, raciones incompletas o la digestibilidad del alimento no es buena.

$$K = \frac{\text{Peso (g)}}{\text{Longitud}^3 \text{ (cm)}} \times 100$$

2.2.4.4 Porcentaje de mortalidad

Es la proporción entre número de peces muertos y número total de peces.

$$\% \text{ Mortalidad} = \frac{N^{\circ} \text{ peces muertos}}{N^{\circ} \text{ total de peces}} \times 100$$

2.2.5 Alimento balanceado

Es un alimento elaborado con la combinación de distintos ingredientes o insumos de origen animal como harina de pescado, harina de huesos, aceite de pescado entre otros y de origen vegetal como harina de maíz, harina de soya, sub producto de trigo, entre otros; este alimento está elaborado con una formulación determinada en función a los

requerimientos nutritivos de la trucha (CIRNMA, 2004), la que debe ser similar al alimento natural en su composición nutricional, al fin de lograr el máximo crecimiento y desarrollo en el menor tiempo posible, en la producción de truchas se utilizan alimentos con diferentes tenores de proteína, según la fórmula o el tipo, el tiempo que se debe utilizar cada tipo de alimento, tiene relación directa con el tamaño del pez en sus diferentes estadios (FONDEPES, 2004).

Las truchas son peces con hábitos carnívoros, son aptos para consumir alimentos balanceados elaborados y no tienen exigencias de ningún otro alimento en su dieta, puesto que los alimentos balanceados son ricos en componentes dietéticos constituidos por múltiples ingredientes como los carbohidratos, grasas, proteínas, minerales y vitaminas (Bretón, 2007), es así que el alimento Salmofood, es una dieta con mayor energía que incrementa el aprovechamiento de la proteína y reduce el tiempo de cultivo, reduce el factor de conversión alimenticia, influyendo directamente en el costo – beneficio del productor, dichos cambios han permitido contar hoy en día con un alimento que nos entregue la cantidad óptima de proteína en cada etapa de crecimiento con la cantidad de energía expresada en lípidos necesaria para metabolizar cada unidad proteica (Botero, 2004).

2.2.6 Necesidades energéticas para la trucha

La trucha es muy eficiente para usar proteína de la dieta y lípidos para su energía, pero asimila pobremente los carbohidratos, incrementando los depósitos de glucógeno en el hígado, reduciendo el apetito y su crecimiento, se recomienda que no tenga más del 12% en la dieta, un 5% o más de aceite de peces marinos en la dieta usualmente proveen suficientes cantidades de ácidos grasos n-3 (Guillaume *et al.*, 2004), asimismo requieren de trece vitaminas en su dieta para asegurar un buen crecimiento y óptima salud, varios minerales, los cuales son utilizados para propósito estructural, osmorregulación, y como cofactores muchos minerales que incluyen el fósforo, manganeso, zinc, cobre, entre otros (Arregui, 2013).

Tabla 1. Requerimientos nutritivos de la trucha arco iris para juveniles (FAO, 2014).

Nutrientes	Composición en alimentos
Proteínas	40 – 45%
Carbohidratos	9 – 12%
Lípidos	8 – 10%
Minerales	2% P 0.45-0.8%; Mg 0.05-0.07%; Zn 15-30 ppm; Mn 2.4-13 ppm; Cu 3-5 ppm; Co 0.1 ppm; Se 0.25 ppm
Vitaminas	Vitamina A: 2.500-3.500 U.I./kg; Vitamina D 2.400-3.000 U.I./kg; Vitamina E 30-100 U.I./kg; Vitamina K ₃ 10-15 mg/kg; Vitamina C 100-300 mg/kg; Tiamina: 10 mg/kg; Riboflavina: 20 mg/kg; Piridoxina: 10 mg/kg; Biotina: 0.1-0.4 mg/kg; Ácidonicotínico: 150 mg/kg; Ácidopantoténico: 40-60 mg/kg; Ácidofólico: 5 mg/kg; Inositol: 400 mg/kg; Colina: 3.000 mg/kg; Cianocobalamina (vitamina B ₁₂): 0.01-0.02 mg/kg
Aminoácidos	Arginina 4.0%; Histidina 1.8%; Isoleucina 2.8%; Leucina 5.0%; Lisina 6.0%; Metionina+Cistina/2 53.3%; Fenilalanina + Tirosina 6.0%; Treonina 4.1%; Triptófano y Valina 36%.

2.2.7 Metabolismo de peces durante el ayuno

El metabolismo de los procesos del ayuno es variable en las distintas especies, donde se priorizan distintas vías metabólicas según el tiempo del ayuno y el contenido de reservas energéticas que posee el pez, durante los primeros días se lleva a cabo una movilización del glucógeno en todos los órganos, y medida que aumenta el tiempo de ayuno se consumen tanto lípidos y proteínas como sustratos para la síntesis energética mediante los ciclos metabólicos intermediarios como la cetogénesis y la gluconeogénesis, teniendo gran relevancia el uso de proteínas endógenas como fuentes energéticas, asimismo se encuentran disminuidas varias vías anabólicas como la síntesis de glucógeno, lípidos, proteínas y precursores de ácidos nucleicos (Vigliano *et al.* 2002).

Las modificaciones del entorno condujeron en la vía evolutiva de las especies al desarrollo de una serie de cambios metabólicos y de comportamiento con el fin de adaptarse a las condiciones imperantes (Bastrop *et al.* 1991; Méndez & Wieser, 1993) de tal manera que algunas especies puedan sobrevivir varios meses o incluso años sin ingerir alimento (Shimeno *et al.* 1990; Olivereau & Olivereau, 1997). Las respuestas metabólicas

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

Causas extrínsecas como la temperatura también pueden tener incidencia en la respuesta metabólica (Brett, 1974; Méndez & Wieser, 1993). Otro factor importante a tener en cuenta en la dinámica de adaptación es la duración del período de ayuno y realimentación, ya que esto condiciona la priorización de una u otra vía metabólica. Las pautas de alimentación de las distintas especies también influyen en la respuesta adaptativa. Así, las especies herbívoras y detritívoras ingieren alimento en forma continua, mientras que las carnívoras lo hacen con menos frecuencia y por tanto se encuentran mejor adaptadas a períodos de restricción alimentaria (Bond, 1996).

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

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

a. Modificaciones metabólicas a nivel del hígado

De todos los órganos de la economía de un pez, el hígado presenta una importancia superlativa ya que en él se centralizan el tratamiento y distribución del metabolismo y se proporciona a los demás órganos y tejidos una mezcla adecuada de nutrientes a través del torrente sanguíneo. Los estudios de Machado *et al.* (1988) en *Rhamdia hilarii* - bagre

sapo -, Segner & Braunbeck (1988) en *Leuciscus idus* – cacho o cachuelo - y Shimeno *et al.* 1990, en juveniles de *Cyprinus carpio* - carpa - establecen una disminución en los niveles de glucógeno y lípidos hepáticos en peces con 30 días de ayuno respecto a los valores registrados al inicio de la experimentación. Si bien estos resultados indicarían que existe una tendencia marcada en el descenso de tales constituyentes hepáticos, la proporción en que lo hacen varía según las especies, lo que podría deberse a una capacidad diferencial para priorizar la utilización de las distintas sustancias de reserva en condiciones de ayuno.

En particular, los niveles de glucógeno disminuyeron rápidamente durante las primeras etapas del estudio. Este resultado concuerda con los descritos por Doraswamy *et al.* (1988) en “tilapia” *Sarotherodon mossambicus*, y Soengas *et al.* (1996) en “salmón atlántico” *Salmo salar*. La conservación de las reservas de glucógeno durante el ayuno prolongado, aún en mínimas cantidades, parecería ser esencial para el mantenimiento de la integridad de los tejidos, al menos en mamíferos (Phan *et al.* 1974). Por otra parte Segner & Braunbeck (1988) determinaron mediante técnicas enzimoquímicas que además del incremento global en la actividad de GP descrito por otros autores en peces en ayuno, se produce un aumento de las zonas del lobulillo hepático positivas a la actividad de la enzima. Así los peces controles (alimentados) presentan positividad a la enzima solo alrededor de las áreas vasculares, mientras que después de 14 días de ayuno todos los hepatocitos son positivos a la misma.

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

Paralelamente, Shimeno *et al.* (1990), observaron que las concentraciones séricas de proteínas y lípidos disminuían mientras que los niveles de aminoácidos y ácidos grasos libres aumentaban. El aumento de las concentraciones de aminoácidos en suero se acompañó de un incremento en la actividad enzimática de la ASAT (a partir del séptimo día) y por una actividad sostenida de la G6PT y la ALAT hepáticas durante el ayuno (Shimeno *et al.* 1990). Sánchez *et al.* (1998) determinaron un incremento significativo en la actividad de la GDH y la ALAT en truchas arco iris en ayunas. Estos datos indicarían el aumento de la actividad gluconeogénica en el hígado utilizando aminoácidos como sustrato para la síntesis de glucosa. Además, Soengas *et al.* (1996) observaron un descenso en los niveles plasmáticos de lactato asociado a un incremento significativo en la actividad de LDH (a partir del séptimo día) y FBPT (desde el día 14°).

La reducción de la concentración sérica de lactato también fue descrita para otras especies como *Gadus morhua* “bacalao”, (Hemre *et al.*, 1990) y *Cyprinus carpio* (Blasco *et al.* 1992) y podría relacionarse con la mayor demanda de sustratos gluconeogénicos en el hígado, lo cual es compatible con el incremento de la actividad de las enzimas que intervienen en este proceso descrita por Soengas *et al.* (1996). Así, el hígado utiliza dos sustratos fundamentales para la neosíntesis de glucosa, los aminoácidos y el lactato. El incremento sérico de los ácidos grasos libres junto con un descenso de los triglicéridos indicaría un aumento de la lipólisis en los tejidos (Shimeno *et al.* 1990). Como resultado de este proceso también aumentan los niveles de glicerol, otro sustrato para la vía gluconeogénica.

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

frecuentemente se asocia a los procesos gluconeogénicos hepáticos en la mayoría de los vertebrados (Morata *et al.*, 1982).

Existe también una marcada disminución en la actividad de las enzimas de la vía de las pentosas fosfato, G6PDH y 6PGDH, a partir del séptimo (Shimeno *et al.* 1990) y hasta el día 28° de ayuno (Tranulis *et al.*, 1991). Esto conllevaría a una disminución general en los procesos de transcripción debido a un descenso en la producción de precursores de nucleótidos (ribosa-5-fosfato) con la subsiguiente reducción en la síntesis de proteínas. Tal aseveración se confirma con los resultados de (Bastrop *et al.* 1991), quienes observaron una reducción significativa en los niveles de ARN hepático tras 14 y 28 días de ayuno respectivamente. Otra de las consecuencias de la reducción de la actividad de la vía de las pentosas fosfato es un descenso en la síntesis de lípidos por no contar la célula con suficiente poder reductor debido a la menor producción de NADPH. Esta influencia negativa del ayuno sobre la síntesis de lípidos fue reportada previamente en salmónidos (Jurss *et al.* 1986).

El decremento en la actividad de estas vías anabólicas parece ser compatible con la condición de ayuno. Doraswamy *et al.* (1988) describieron un descenso en la actividad de FBPA y Soengas *et al.* (1996) demostraron una disminución de la actividad de la PFK a partir del séptimo día de ayuno en peces lo que indica depresión de la vía glucolítica. Otra de las vías metabólicas estudiadas por Shimeno *et al.* 1990 y Bastrop *et al.* 1991, en carpas en ayuno, fue la ruta oxidativa del ciclo de Krebs, a través de la determinación de la actividad de la IDH y la MDH. Ambas mostraron un descenso en su actividad hacia el final de la primera semana de ayuno, relacionado con la derivación de los productos intermediarios del ciclo hacia la gluconeogénesis.

Las variaciones en los niveles de glucógeno, lípidos y proteínas en el hígado se reflejan en el peso relativo del órgano, el cual desciende drásticamente hacia el séptimo día de ayuno (41% de los valores iniciales), manteniéndose estable hacia el final de la experimentación (30 días). El comienzo de la realimentación produce un rápido incremento del peso del órgano, superando los valores iniciales (Shimeno *et al.* 1990). Segner & Braunbeck (1988) observaron un patrón similar en el índice hepatosomático (peso del hígado x 100 / peso corporal) determinando que la reducción significativa del mismo se produce a los 14 días de ayuno. Los valores de dicho índice observados por Soengas *et al.* (1996) indican un descenso significativo más tardío, hacia el día 42° de ayuno.

En resumen, durante el ayuno se producen a nivel hepático aumentos en la actividad de la vía glucogenolítica (fundamentalmente en la primera semana) y gluconeogénica (a partir del séptimo día en adelante) tendientes a aumentar la glicemia. Al mismo tiempo se observa un incremento en la capacidad cetógena del hígado con el fin de producir sustratos energéticos alternativos para su utilización potencial en órganos como el cerebro. En contrapartida, hacia el final de la primera semana de ayuno se registra una marcada disminución de la actividad del ciclo de Krebs y las vías glucolítica y de las pentosas fosfato y, consecuentemente, de la síntesis de lípidos y proteínas (Vigliano *et al.* 2002).

b. Modificaciones metabólicas a nivel del cerebro

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

Bajo condiciones de restricción alimentaria total, Soengas *et al.* (1998), determinaron que se produce un descenso estadísticamente significativo de la glucemia a partir del cuarto día de ayuno, que se mantiene al menos hasta el día 14^o (finalización del experimento). Esta hipoglucemia produce cambios en el metabolismo celular del cerebro tales como incremento en la movilización de glucógeno, reflejado por un descenso en los niveles de glucógeno y un incremento en la actividad de la GP, un aumento en la actividad de la β HBDH y en la utilización del β – Hidroxiacetirato como sustrato energético del 1700% respecto de los peces control (alimentados) hacia el final del estudio y una disminución en la actividad de la HK y PFK. De esto se desprende que existe una marcada depresión en la vía glucolítica, probablemente debido a la necesidad de mantener otras vías metabólicas vitales como la de las pentosas fosfato (Soengas *et al.* 1998) utilizando entonces otros sustratos como el β – hidroxiacetirato para la obtención de energía. Esta

mayor incidencia de los cuerpos cetónicos en el metabolismo cerebral se contrapone a la hipótesis propuesta por Zammit & Newsholme (1979) quienes postularon que los cuerpos cetónicos poseían escasa importancia en el metabolismo de los teleósteos durante períodos de ayuno.

Soengas *et al.* (1996) describieron tendencias similares en los niveles de glucógeno, actividad de GP, HK, PFK y β HBDH en cerebro de salmón atlántico sometido a un régimen de restricción alimentaria total. Además, observaron un incremento significativo en los niveles cerebrales de lactato y en la actividad de la LDH lo que podría indicar la capacidad gluconeogénica del cerebro en esta especie. Si bien son escasos los estudios realizados a la fecha sobre las modificaciones de las rutas metabólicas en cerebro de peces sometidos a situaciones de restricción alimentaria, se puede concluir que durante estos períodos se produce una depresión de la vía glucolítica y existe una mayor utilización de los cuerpos cetónicos como sustratos energéticos a partir del séptimo día de ayuno. Además, resulta llamativa la capacidad gluconeogénica de este órgano, ya que en animales solo presenta importancia en órganos como hígado y corteza renal (Lehninger *et al.* 1993).

c. Modificaciones metabólicas a nivel los músculos

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

Con relación al descenso en los niveles de proteínas musculares en peces en ayuno, Bastrop *et al.* 1991, reportan una disminución del 43% en el cociente ARN/ADN en fibras musculares durante el ayuno, lo que indicaría una reducción en la actividad de síntesis proteica, al igual que en el hígado. Además, Beaulieu & Guderley (1998) sostienen que esta respuesta adaptativa al ayuno compromete más al músculo blanco glucolítico que al

músculo rojo oxidativo. Se postula que este agotamiento preferencial de las proteínas del músculo blanco tiene escaso impacto sobre la actividad locomotriz de rutina, ya que las fibras rápidas son utilizadas solo esporádicamente para la aceleración o movimientos natatorios rápidos durante los períodos de ausencia de alimento. Respecto a la actividad enzimática en el músculo de peces en ayuno, Lowery *et al.* (1987) demostraron en *Paralabrax nebulifer* “cabrilla de arena” una reducción en las enzimas glucolíticas. Esto es apoyado por los estudios de Méndez & Wieser (1993) en *Rutilus rutilus* “rutilo”, quienes reportan un descenso en la actividad de enzimas de la vía glucolítica (PK3 y PFK4), del ciclo de Krebs (CS4), de la vía gluconeogénica (FBPT4 y LDH3) y glucogenolítica (GP3), mientras que algunas permanecen invariables como la ASAT y la ACoAAT, enzima interviniente en la oxidación de lípidos. Como contrapartida, a partir de la tercera semana de ayuno se registra un incremento del 70% en la actividad de ALAT.

Estas diferencias podrían indicar la utilización de aminoácidos como fuente energética a nivel muscular durante el ayuno, al contrario de lo que sucede en el hígado, en donde se los utiliza para la neosíntesis de glucosa. A la luz de estos resultados y coincidiendo con los datos aportados por estudios previos (Lim & Ip, 1989), Méndez & Wieser (1993) plantean para los peces en ayuno un modelo metabólico muscular caracterizado por un rápido consumo de las reservas de glucógeno durante los primeros días, luego una transición hacia la utilización de lípidos endógenos y en períodos prolongados de ayuno, la degradación de proteínas como fuente principal de energía. Las disminuciones de los distintos componentes de las fibras musculares durante el ayuno se ven reflejadas en una reducción del crecimiento y muchas veces, dependiendo del período de ayuno, en una pérdida de peso debido a que el músculo representa entre el 60 y el 70% del peso corporal (Machado *et al.*, 1988).

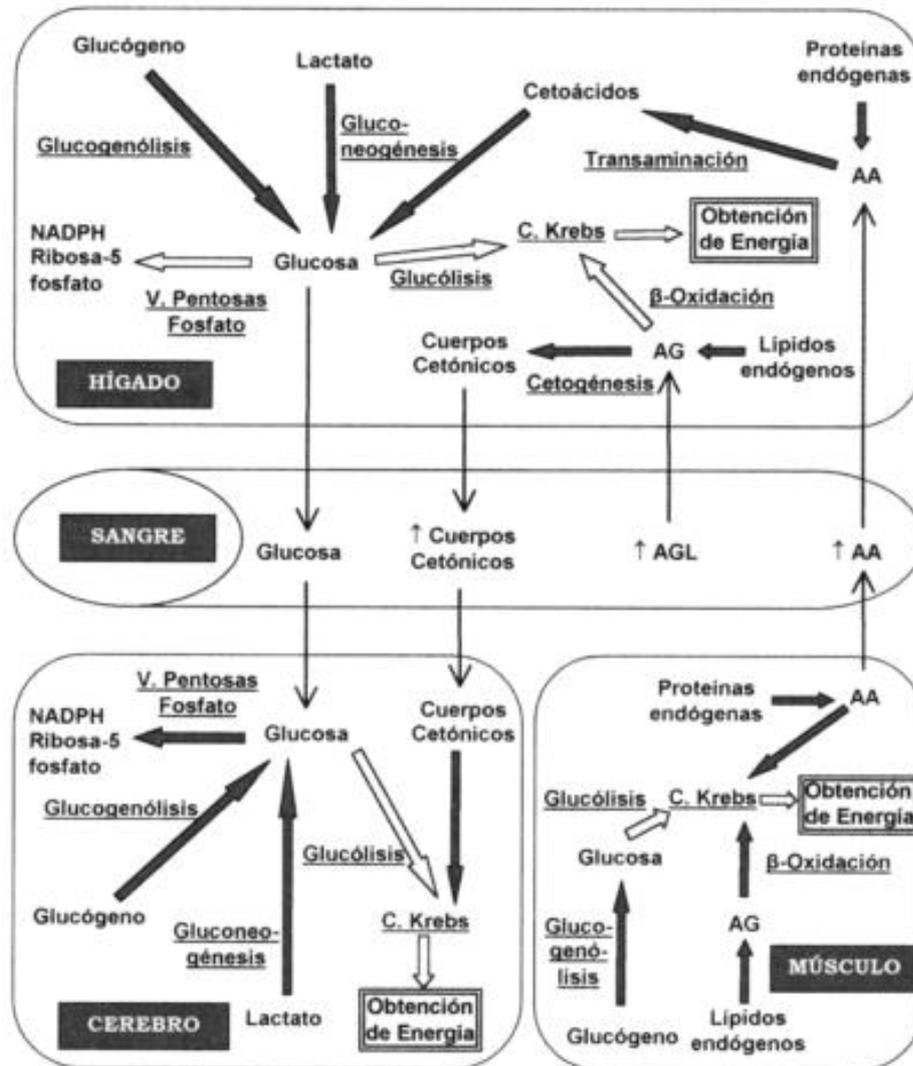


Figura 1. Principales relaciones metabólicas entre órganos de peces durante el ayuno (Machado *et al.*, 1988).

AA: aminoácidos; AG: ácidos grasos; AGL: AG libres.

Tranporte de metabolitos → Vías metabólicas de descenso ⇌ y aumento de actividad.

2.2.8 Metabolismo de peces durante el ayuno

a. Modificaciones metabólicas a nivel del hígado

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

al período de ayuno. Existe una gran variabilidad en la recuperación de los niveles de glucógeno hepático tras la realimentación en las distintas especies estudiadas. Según Shimeno *et al.* 1990, los valores registrados luego del período de realimentación superaron ampliamente los niveles preayuno observándose registros del 205% respecto de los valores iniciales luego de 7 días de realimentación.

Estos resultados son similares a los obtenidos por Machado *et al.* (1988). Por otra parte, Soengas *et al.* (1996) observaron que tras un período de realimentación de 14 días los niveles de glucógeno no diferían significativamente de los controles. Las diferencias entre estos resultados pueden explicarse en términos de las variaciones en el diseño experimental entre ambos estudios. Esto último puede ser apoyado por los resultados de Méndez & Wieser (1993) quienes observaron que los valores máximos de glucógeno corporal se presentaban a los 7 días de realimentación, descendiendo hacia valores normales tras un período de 14 días de realimentación. Como contrapartida, Doraswamy *et al.* 1988, informan una reducción respecto de los valores control del 35% y 30% en tilapias sometidas a 30 días de ayuno tras 15 y 30 días de realimentación respectivamente, por lo que concluyen que en esta especie el ayuno prolongado podría tener efectos deletéreos sobre el metabolismo de hidratos de carbono.

En cuanto a la recuperación de las reservas lipídicas del hígado, Machado *et al.* (1988) demostraron un incremento en las mismas del orden del 300% respecto de valores control, en peces sometidos a un tratamiento de 30 días de ayuno + 2 días de realimentación. Esta acumulación de reservas por encima de los valores pre ayuno podría estar relacionada con una estrategia para una rápida captación de la energía contenida en los alimentos para su posterior redistribución en el organismo. A la fecha existen escasas publicaciones sobre los efectos que la realimentación tiene sobre el metabolismo cerebral de peces en ayunas. Soengas *et al.* (1996) determinaron que tanto las concentraciones de metabolitos como la actividad de las enzimas estudiadas (detallados en la sección correspondiente de Cambios Metabólicos en Condiciones de Ayuno) en peces tratados (28 días de ayuno + 14 días de realimentación) retornaban a valores similares a los de los peces control hacia el final del experimento. En otro estudio se observó que tras el período de realimentación existe un descenso del potencial glucolítico cerebral (Soengas *et al.*, 1996) por lo que el ayuno prolongado podría presentar efectos deletéreos sobre la actividad de algunas vías metabólicas.

b. Modificaciones metabólicas a nivel del cerebro

Si bien en principio parecería que las diferencias no significativas en la recuperación de esta sustancia de reserva observadas por Machado *et al.* (1988) pueden deberse al breve período de realimentación utilizado en su estudio, sí es suficiente para restituir los depósitos de grasa muscular. Estas diferencias podrían deberse a un efecto deletéreo del ayuno sobre las enzimas de la glucogenogénesis o a una mayor eficiencia en el depósito de lípidos. Por otra parte, Shimeno *et al.* 1990, describieron un incremento del 150% en los niveles de glucógeno muscular luego de 7 días de normalización de la ingesta.

Otro dato interesante reportado por Méndez & Wieser (1993) al respecto es que, a medida que aumenta la duración del período de ayuno, la recuperación del glucógeno muscular tras la realimentación es más rápida y de mayor intensidad. Esta característica también fue observada en otra especie como *Esox lucius* “lucio”, (Ince & Thorpe, 1976), *Pollachius virens* “carbonero” (Beardall & Johnston, 1985) y *Gadus morhua* (Black & Love, 1986). De esta manera se utiliza una vía rápida para almacenar la energía contenida en el alimento, para ser posteriormente redistribuida en la resíntesis de otros metabolitos musculares (Méndez & Wieser, 1993). Con relación al restablecimiento de los niveles de lípidos, Machado *et al.* (1988) reportan un incremento del 300% respecto de los valores observados en los peces control luego de 48 horas de realimentación.

Según Méndez & Wieser (1993) los niveles de actividad enzimática retornan a valores normales tras 7 días (PFK, CS y FBPT) y 14 días de realimentación (GP, LDH y PK). Estas diferencias en el tiempo de normalización de la actividad enzimática parecerían estar relacionadas con la dinámica de las mismas durante el período de ayuno, ya que aquellas enzimas que presentan un descenso lento y sostenido recuperan rápidamente sus niveles de actividad mientras que aquellas que declinan su actividad drásticamente durante la primera semana de ayuno restablecen sus valores normales de actividad más tardíamente. La actividad de ALAT vuelve a valores normales después de 14 días de realimentación en peces sometidos a períodos de ayuno no mayor a 22 días. Con períodos más prolongados de ayuno, si bien se reduce la actividad enzimática tras la realimentación, nunca alcanzan los valores controles.

La reducción del crecimiento y la pérdida de peso producto del catabolismo proteico a nivel muscular durante el ayuno prolongado es rápidamente revertida tras el período de realimentación. Este conduce a un crecimiento compensatorio correlacionado

positivamente con la duración de la fase de ayuno (Wieser *et al.* 1992) y que ha demostrado mejorar la tasa de crecimiento y la eficiencia de conversión alimenticia (Nicieza & Metcalfe, 1997). Los sucesos de pérdida y recuperación de peso son determinados por la relación de procesos catabólicos y anabólicos (Jobling, 1993) que según se ha descrito anteriormente, varían dependiendo de la disponibilidad de alimento.

2.2.9 Regulación neuroendocrina del metabolismo

a. Neuropeptidos

Existe una gran diversidad de neuropeptidos que, si bien no presentan efectos directos en las vías metabólicas descritas, modulan la ingesta de alimento y por tanto condicionan la eventual respuesta frente a condiciones de ayuno y realimentación. Entre ellos se encuentran la colecistoquinina (CCK), el neuropeptido Y (NPY), la galanina y la orexina. La CCK es producida en células endocrinas de la mucosa intestinal (Holmgren *et al.* 1982) y en neuronas asociadas a los centros nerviosos que regulan la ingesta de alimento (Himick & Peter, 1995). Estos autores describieron una inhibición de la ingesta tras la administración intraperitoneal o intracerebrovascular de CCK lo que evidencia la acción reguladora de este neuropeptido. Gelineau & Boujard (2001) indicaron resultados similares, observando un incremento significativo del consumo de alimento tras el tratamiento con antagonistas de la CCK.

El NPY, producido en diversas regiones del encéfalo, presenta un marcado efecto estimulador sobre el consumo de alimento (Narnaware & Peter, 2001). En peces sometidos a períodos variables de ayuno (3 a 21 días), se observó un incremento en los niveles cerebrales del ARNm que codifica al NPY (Silverstein & Plisetskaya, 2000), mientras que solo 3 horas de realimentación normalizaron sus valores (Narnaware & Peter, 2001). Esto demuestra la existencia de un mecanismo de retroalimentación negativa en la regulación de la ingesta de alimento. De Pedro *et al.* (1995) y Volkoff *et al.* (1999), observaron un incremento en el apetito y la cantidad total de alimento ingerido tras la inyección intracerebroventricular de galanina y orexina, lo que evidencia la participación de ambas moléculas en la regulación de la conducta alimentaria. Asimismo, existe una interdependencia funcional entre los tres neuropeptidos orexigénicos descritos. Se ha demostrado que la acción del NPY y la galanina, sobre la inducción del comportamiento de búsqueda de alimento y la ingesta, es incrementada por los efectos sinérgicos de la orexina (Volkoff & Peter, 2001).

b. Leptina

En mamíferos, esta proteína secretada por el tejido adiposo por estimulación de niveles elevados de insulina, reduce la ingesta de alimento mediante la inhibición de los centros reguladores hipotalámicos (Havel, 2000). Johnson *et al.* (2000), describieron por primera vez la expresión de leptina en peces, observando además un descenso significativo en los valores plasmáticos de peces sometidos a dos semanas de ayuno. Esto guardaría relación con la reducción concomitante de la insulinemia (Larsen *et al.* 2001). A diferencia de la CCK que regula la cantidad de comida consumida durante una toma, la leptina actuaría como un regulador a largo plazo (Havel, 2000).

c. Insulina

Este polipéptido es secretado por las células β del páncreas endócrino en períodos posprandiales, estimulado fundamentalmente por el aumento en los niveles de glucosa y aminoácidos séricos (Murat *et al.* 1981). Asimismo, se ha sugerido la posibilidad de una estimulación neural de su secreción durante la fase cefálica de la digestión (Papatriphon *et al.*, 2001) como sucede en mamíferos. Su acción es principalmente anabólica induciendo la captación de glucosa y aminoácidos por el hígado y el músculo esquelético y promoviendo la lipogénesis y síntesis proteica en ambos órganos, y la glucogenogénesis sobre todo en el hígado (Wenderlaar, 1993).

Por tanto, esta hormona se libera principalmente durante los períodos de realimentación según lo demostraron Thorpe & Ince (1976), existiendo una reducción significativa de su secreción durante el ayuno (Larsen *et al.*, 2001). Se ha propuesto que la insulina tendría un efecto estimulador a corto plazo sobre la ingesta de alimento (Le Bail & Boeuf, 1997). Recientemente, Roy *et al.* (2003) demostraron la expresión del gen de insulina y la secreción de esta hormona en tejido adiposo de *Cyprinus carpio*, aunque se desconoce la respuesta de los adipocitos frente a condiciones de ayuno y realimentación.

d. Glucágon

Esta hormona se sintetiza en el páncreas y células endocrinas del intestino de algunas especies. Promueve la glucogenólisis, gluconeogénesis y lipólisis hepática (Moon, 1998). Navarro, Gutierrez & Planas, (1992), demostraron un incremento significativo en los niveles de glucagón sérico desde el tercer y hasta el octavo día de ayuno, a partir del cual comenzaron a descender. Esto último coincide con lo descrito por Sundby *et al.* (1991)

quienes observaron un descenso significativo en los niveles de glucagón sérico en *Salmo salar* y *Gadus morhua* a las 7 y 4 semanas de ayuno, respectivamente. Existe evidencia sobre la secreción de un péptido análogo al glucagón (GLP5) que presenta la misma actividad biológica pero con mayor intensidad (Mosjov, 2000).

e. Somatostatina

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

f. Hormona de crecimiento

Es producida en la adenohipófisis en la mayoría de los peces. Bajo condiciones de alimentación normal los efectos metabólicos de esta hormona están relacionados con un aumento de la síntesis proteica, mejorando la eficiencia en la conversión alimenticia, incrementando el uso y la oxidación de grasas y aumentando los niveles plasmáticos de glucosa. Se ha sugerido también que la hormona de crecimiento podría estimular la ingesta de alimento (Le Bail & Boeuf, 1997). Su acción parece estar mediada, al igual que en vertebrados superiores, por factores de crecimiento análogos a la insulina (IGF6) (Uchida *et al.*, 2003).

Small *et al.* (2002) observaron un incremento significativo en las concentraciones séricas de esta hormona desde la segunda y hasta la cuarta y sexta semana de ayuno, respectivamente. Estos registros se realizaron al finalizar el estudio y parecería que la liberación de esta hormona se prolongaría en el tiempo, ya que Olivereau & Olivereau (1997) demostraron un incremento de más del 100% del área inmunorreactiva a hormona del crecimiento de la hipófisis tras dos años de ayuno. Por otra parte, los niveles plasmáticos de los IGF descienden significativamente (Uchida *et al.*, 2003), por lo que su producción sería modulada además por otros factores. Con este perfil hormonal (elevados

valores séricos de hormona de crecimiento y descenso de los niveles de insulina e IGF) se favorecería la lipólisis como mecanismo adaptativo que permite la utilización de ácidos grasos por los tejidos periféricos (Uchida *et al.*, 2003).

g. Hormonas tiroideas

Son sintetizadas en los folículos tiroideos, los cuales pueden presentar una distribución variable en el organismo dependiendo de las especies (Bond, 1996). Bajo condiciones normales producen un incremento en la movilización de lípidos corporales mientras que pueden inducir tanto procesos catabólicos como anabólicos a nivel proteico, dependiendo de factores como la edad y la concentración de hormona en sangre (Plisetskaya *et al.*, 1983). Bajo regímenes de restricción alimentaria completa, los niveles de T3 y T4 se reducen significativamente a partir del tercer y hasta el séptimo día de ayuno, retornando a valores normales tras 48 horas de la reanudación del suministro de alimento (Gaylord *et al.*, 2001).

h. Catecolaminas

Son producidas por las células cromafines situadas en la porción anterior del riñón y liberadas bajo condiciones de estrés. En peces teleósteos tanto la adrenalina como la noradrenalina estimulan la glucogenólisis y la gluconeogénesis, y son por tanto hiperglucemiantes (Le Bail & Boeuf, 1997). Asimismo, la potencia relativa de ambas catecolaminas difiere entre especies (Wenderlaar, 1993). Además, se ha asociado a estas hormonas con un aumento en la movilización de los lípidos corporales aunque los datos no son concluyentes (Fabbri *et al.*, 1998). Reid *et al.* (1994) no observaron variaciones en el proceso de liberación de catecolaminas en peces sometidos a un período de dos meses de ayuno.

i. Cortisol, Corticosterona y Cortisona

Estos corticoesteroides se producen en las células interrenales, que en la mayoría de los teleósteos se ubican en las cercanías de la vena cardinal posterior del pronefros (Bond, 1996). Básicamente presentan un efecto hiperglucemiante ya que promueven la gluconeogénesis hepática a partir de fuentes proteicas y lipídicas (Wenderlaar, 1993). Los niveles de cortisol plasmático no parecen ser muy afectados por el ayuno (Sumpter *et al.*, 1991).

De acuerdo a lo descrito, durante la respuesta metabólica a condiciones de ayuno, los perfiles hormonales varían en función del tiempo. Así, el glucagón alcanza los niveles máximos durante los primeros 3 a 8 días (Sundby *et al.*, 1991), mientras que la hormona del crecimiento modularía la respuesta frente a ayunos prolongados de meses o incluso años de duración, si bien sus niveles se incrementan ya a partir de la segunda semana de restricción alimentaria (Small *et al.*, 2002). Por otra parte, la somatostatina reforzaría la acción de las dos anteriores, ya que su secreción comienza en los estadios iniciales del ayuno, junto con el glucagón y se extiende hasta aproximadamente un mes (Pesek & Sheridan, 1996), cuando la hormona de crecimiento ha alcanzado incrementos significativos.

2.2.10 Forma de suministro de alimento

La distribución del alimento se hace al boleó (esparciéndolo al aire), es recomendable distribuir el alimento desde el almacén, de acuerdo a la ración diaria que corresponde a cada una de las jaulas y es importante distribuir el alimento por raciones al día, dar el alimento por intervalos, esperando que los peces lo consuman íntegramente (Godoy, 2002).

2.2.11 Cálculo de ración alimentaria

Se calcula la cantidad de alimento a suministrar, utilizando las tablas comerciales (REDESA, 2006). Para el uso de las tablas se necesita conocer la temperatura del agua, la cantidad de peces por jaula, peso y talla promedio de peces por jaula, biomasa total y el porcentaje de peso corporal, para el cálculo de ración alimentaria diaria se usa la siguiente fórmula (Bretón, 2007):

$$Racion\ diaria = \frac{\% \text{ peso corporal} \times Biomasa}{100}$$

2.2.12 Jaulas flotantes

Una jaula flotante es una estructura compuesta por estructuras rígidas, sobre la que se apoya un sistema de flotación, que a su vez sostiene una bolsa, confeccionado de redes y que tiene como objetivo confinar a una población de peces que se cría, en un ambiente controlado, y que cae hacia el fondo, cerrando por los lados, todo este sistema se encuentra anclado al fondo con templadores y lastres, en algunos casos lleva un techo

para protección contra predadores como aves ictiófagas, así como también, tratar de evitar la fuga por parte de los peces en cultivo en situaciones de oleaje (FONDEPES, 2004), los recintos cerrados semi sumergidos, que flotan en un medio acuático, con flujo permanente de agua, donde se cultiva peces en forma controlada, tiene como función fundamental retener los peces, permitiendo el intercambio de agua entre la jaula y el ambiente que lo rodea, y esta función esta principalmente influenciada por el volumen, la forma y el material que se emplea en el montaje y construcción de la infraestructura piscícola (Santiago *et al.*, 2004).

2.2 Marco conceptual

Alimentación. Es el proceso de adquisición de energía y nutrientes necesarios para cubrir los mecanismos de crecimiento, regeneración, la reproducción y todas las funciones metabólicas de cada individuo (FAO, 2014).

Biomasa. Cantidad de kilos de peces que se mantienen en un estanque o unidad de cultivo (estanque, sala, entre otros) (Guillaume *et al.*, 2004).

Crecimiento. Es el cambio de la masa corporal a través del tiempo por incremento de la masa corporal (Guillaume *et al.*, 2004).

Crecimiento compensatorio. El crecimiento compensatorio es una fase de desarrollo acelerado que se evidencia cuando las condiciones favorables son restablecidas después de un periodo de disminución del crecimiento (Guillaume *et al.*, 2004)).

Digestión. Es el rompimiento del alimento por acción de secreciones enzimáticas en el aparato digestivo, para que éste pueda ser asimilado (Guillaume *et al.*, 2004).

Eficiencia. Es la capacidad de disponer de alguien o de algo para conseguir un efecto determinado (Orna, 2010).

Factor de Conversión (FC). Es la relación entre el alimento suministrado y el incremento en peso, en palabras más simples es la relación entre lo que el pez come y cuanto aumenta en peso (Guillaume *et al.*, 2004).

Frecuencia de alimentación. Es la cantidad de veces en que se divide la ración de alimento (es el número de comidas diarias) (Guillaume *et al.*, 2004).

Jaulas flotantes. Recintos cerrados por redes que flotan en un medio acuático, con un flujo permanente de agua, donde se mantienen o cultivan peces en forma controlada (Guillaume *et al.*, 2004).

Metabolismo. Es la velocidad con la cual suceden los procesos en los peces (respiración, crecimiento, excreción de heces u orina, y está asociada a la temperatura

debido a que los peces son poiquiloterms es decir tienen la temperatura del medio ambiente que los rodea (Egea *et al.*, 2002).

Mortalidad. Se refiere a la proporción de peces con una característica particular que mueren respecto al total de peces que tienen esa característica (Orna, 2010).

Mortandad. Tasa de muertes producidas en una población durante un tiempo dado en general o por una causa determinada (Orna, 2010).

Ración. Es la cantidad de alimento que se administra a una unidad (se obtiene al multiplicar el %PC por la biomasa (Guillaume *et al.*, 2004).

Regímenes. Es el conjunto de reglas que regulan la alimentación (Guillaume *et al.*, 2004).

III. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Ámbito de estudio

El trabajo experimental se realizó en el sector Charcas perteneciente al distrito de Platería y provincia y región de Puno a una altitud de 3820 msnm, situado a una latitud 15°54'18''S y una longitud 69°43'36.33''O (Figura 2), dentro de la concesión que pertenece a la empresa Piscifactorías de los Andes S. A. en el lago Titicaca (Canales, 2015).

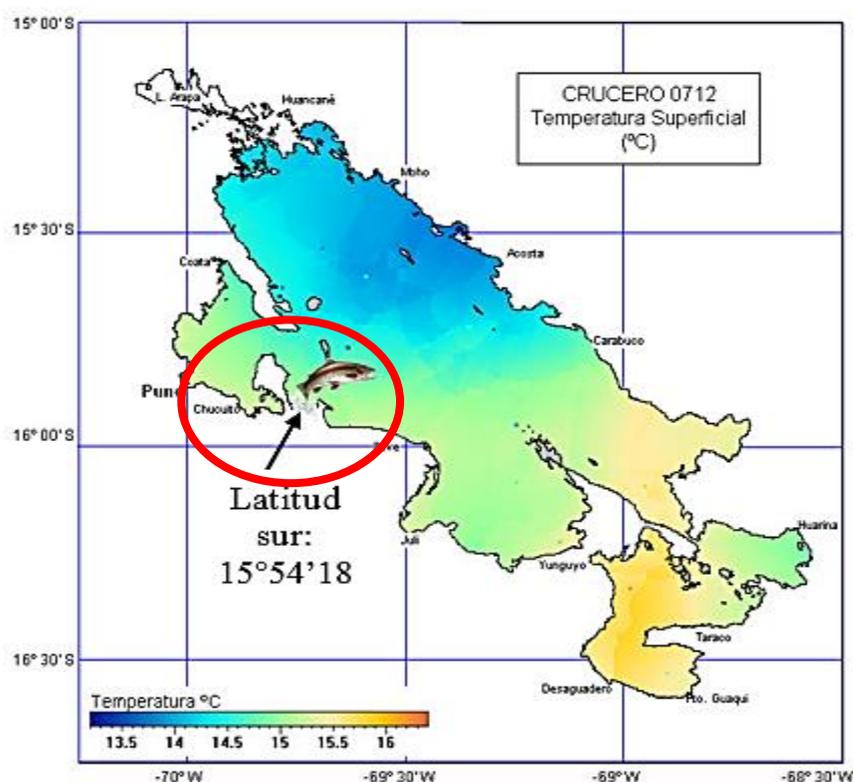


Figura 2. Zona de ejecución de la investigación, sector Charcas, abril - julio del 2017 (Googlemap).

3.2. Tipo de estudio

El trabajo fue de tipo descriptivo y experimental.

3.3. Población y muestra

Se trabajó con un tamaño de muestra de 385 truchas y con peso promedio inicial de 150 g, la cual fue calculada de la siguiente manera:

$$n = \frac{Z^2(p \cdot q)}{E^2}$$

Donde: n = tamaño de muestra inicial; Z = Nivel o límite de confianza; E = Error experimental (0.05); $p.q$ = Campo de variabilidad de los aciertos y errores; P = proporción de aciertos (0.5), q = proporción de errores (0.5); Nivel de confianza: 95% entonces, Z = 1.96. Reemplazando a la fórmula:

$$n = \frac{1.96^2(0.50)(0.50)}{(0.05)^2} = 384.16$$

Las 384.16 unidades de peces ha sido redondeado a 385 unidades por jaula experimental.

3.4. Metodología

3.4.1 Evaluación del crecimiento compensatorio de la trucha arco iris en etapa de engorde con 1 y 2 días de restricción alimenticia

- Se armó una jaula con 9 divisiones y cada división de 2.0 x 2.0 m de lado a base de tubos galvanizados toda la estructura fue rígida y en los cuatro extremos se colocó flotadores consistentes en cilindros sujetos con cabos de $\frac{3}{4}$ " y $\frac{1}{4}$ " para que tengan flotabilidad la jaula.



Figura 3. Armado de las jaulas e instalado de las bolsas de cultivo, en el sector Charcas, abril – julio del 2017.

- Seguidamente se instalaron las bolsas de malla alquitranada de 1" sin nudo, en las 9 jaulas debidamente rotuladas (Figura 3).
- Una vez que se instalaron las bolsas, se estabularon a los peces, que se encontraban previamente seleccionadas y que pertenecían al grupo denominado cuerpo y que

en cada jaula o división se pusieron 385 peces de forma aleatoria, los peces tenían un peso promedio inicial de 186.08 g en etapa de engorde.

- Luego se cubrió las jaulas con una tapa de malla de 1 ½”, para evitar la pérdida de peces por predadores por parte de aves ictiófagas.
- Se utilizó un tipo de alimento balanceado extruido de marca salmofood de origen chileno e importado por Vitapro – Perú y se alimentó de la siguiente manera:
 - **Tratamiento A (TA).** En este tratamiento la alimentación se llevó a cabo sin ninguna restricción alimenticia durante todo el periodo experimental.
 - **Tratamiento B (TB).** El suministro de alimento se llevó a cabo con 1 día de restricción y 6 días de alimentación durante la semana de forma intermitente.
 - **Tratamiento C (TC).** El suministro de alimento se llevó a cabo con una intermitencia de 2 días de restricción y 5 días de alimentación durante la semana de forma intermitente.
- Para calcular la ración diaria de alimento, se hizo uso de la siguiente fórmula:

$$Racion\ diaria = \frac{\% \text{ peso corporal} \times Biomasa}{100}$$

- Para obtener el porcentaje de peso corporal, se necesitaron datos de temperatura, la cual se midió diariamente con un termómetro digital (marca Oxi guard – Handy polaris v. 2.51) como se muestra en la Figura 4 y también se necesitó el peso promedio de los peces, con ambos datos se recurrió a la tabla comercial para truchas de la marca Salmofood, la cual se muestra en el Anexo 1, y al hacer una intersección entre temperatura y peso promedio obtuvimos el dato del porcentaje del peso corporal.
- Para obtener la biomasa se utilizó la siguiente formula se multiplicó el peso promedio de los peces de cada jaula por el número de peces, según la siguiente fórmula:

$$Biomasa = peso\ promedio\ (g) \times número\ de\ peces$$

- Una vez obtenidos los datos de porcentaje de peso corporal y biomasa, estos datos se multiplicaron y este resultado se dividió entre 100 obteniendo así la ración de alimento diario.



Figura 4. Medición de la temperatura en el sector Charcas, abril - julio del 2017.

- Las raciones de alimento balanceado, se pesaron diariamente (Figura 5) en una balanza digital de capacidad 5000 g.



Figura 5. Pesado de alimento balanceado, en el sector Charcas, abril – julio del 2017.

- Se alimentó a los peces diariamente, con el tratamiento que le correspondía a cada jaula.
- Se registró la cantidad de alimento que se suministró diariamente a cada jaula.
- Para evaluar el crecimiento compensatorio de las truchas se aplicó el método biométrico y la formula de crecimiento compensatorio (CC).

• **Biometría**

Fundamento. Cálculo del peso y talla de la población de peces que permite controlar mediante muestreos como va desarrollando el pez a través del tiempo de crianza, es recomendable que estos muestreos sean quincenal o mensualmente, de acuerdo a la población y biomasa.

Uso de anestésicos para realizar biometría

Para realizar la biometría de los peces, se usó esencia de clavo de olor (eugenol) como anestésico y en una tina de 50 l, se preparó una solución con esencia de clavo de olor, 1 ml de esencia por 20 l de agua, ningún otro compuesto más, luego se mezcló hasta que tenga una apariencia uniforme y después se pusieron los peces a la solución para anestesiarlo, pasado un minuto el anestésico hizo efecto a los peces y con la ayuda de un ictiómetro y una balanza se registró longitud total y peso uno por uno y a medida que fueron biometrados los peces fueron devueltos a su respectiva jaula (Canales, 2015).

Procedimiento

Se evaluó el crecimiento (biometría) de truchas tomando muestras de peces de diferentes profundidades de la jaula al azar y se efectuó cada 15 días, afín de no generar stress en los peces en crianza, en un número de 38 unidades por jaula que representa el 10% de la población por jaula, se registró los datos de cada evaluación. Se midió en un ictiómetro de 50 cm la longitud total de las truchas, poniendo la mandíbula en la base del ictiómetro y la aleta caudal del otro extremo (Figura 7). Después de ser medidas la longitud, se pesaron las truchas en forma individual en una balanza digital con capacidad de 5000 g (Figura 6), previamente taradas y puestas en cero una por una fue biometrada y devueltas a su respectiva jaula.



Figura 6. Pesado de individuos de trucha “arco iris”, realizado en el centro de producción de Charcas, abril – julio del 2017.



Figura 7. Medida de la longitud total de la trucha, en el sector Charcas, abril – julio del 2017.

- **Crecimiento compensatorio (CC).** Una vez obtenidos los datos de biometría, se procedió a aplicar la fórmula del crecimiento compensatorio, para tener un control adecuado del crecimiento de las truchas. Bajo la premisa que cuando un organismo acuático en cultivo es sometido a una restricción alimenticia, puede crecer rápidamente una vez que dispone de una dieta apropiada; este fenómeno es conocido como crecimiento compensatorio. El CC se calculó mediante la siguiente ecuación matemática:

$$CC = \frac{Pf - Pi}{Pi} \times 100$$

Donde: CC = crecimiento compensatorio; Pf = peso final; Pi = peso inicial.

- **Análisis estadístico de datos**

El análisis estadístico de los datos obtenidos en el ensayo y los parámetros biológicos fueron calculados con el paquete estadístico InfoStat (versión libre). Para la confrontación de los resultados y verificación de diferencias entre los tratamientos en longitud total, peso corporal, factor de condición corporal al inicio y al final del ensayo y entre los parámetros biológicos calculados fue el análisis de varianza y prueba de Tukey. Los resultados se presentaron como la media y con un intervalo de confianza al 95%, y se tomaron como diferencias significativas aquellos que posean un valor de probabilidad $P < 0.05$.

3.4.2 Determinación del efecto de la restricción alimenticia mediante el factor de conversión de alimento (FCA), la tasa específica de crecimiento (SGR), el factor de condición corporal (K) y el porcentaje de mortalidad (%M) en truchas con restricción alimenticia

- Factor de conversión de alimento (FCA).

Permite medir matemáticamente en forma simple el nivel de incremento en peso de la población de peces en relación al alimento consumido en un rango de tiempo determinado, se calculó mediante la fórmula:

$$FCR \text{ biológico} = \frac{\text{Alimento suministrado (Kg)}}{\text{Biomasa ganada (Kg)}}$$

El factor de conversión alimenticia se calculó cada 15 días, primero se sumó la cantidad de alimento consumido en 14 días.

Luego se calculó el incremento de peso (diferencia del peso final menos el peso inicial de las dos últimas biometrías), una vez que se obtuvimos el resultado de los dos datos, se dividió el resultado del alimento consumido entre el resultado del incremento de peso.

Esto se repitió en las tres jaulas de prueba.

Cada vez que se determinó el FCA se registraron los resultados, quincenalmente.

- Tasa específica de crecimiento (SGR). Este indicador permite evaluar el crecimiento promedio que se evidencia en una unidad de tiempo y se calculó con la siguiente formula:

$$SGR = \frac{\text{Ln (Pf)} - \text{Ln (Pi)}}{t} \times 100$$

Donde: Ln (pf): logaritmo natural del peso final expresado en g; Ln (pi): logaritmo natural del peso inicial expresado en g; y t: tiempo en días.

- Factor de condición corporal (K). se calculó mediante la fórmula:

$$K = \frac{\text{Peso (g)}}{(\text{Longitud, cm})^3} \times 100\%$$

Primero se multiplicó el peso individual de cada pez por 100, seguidamente se elevó al cubo el dato de longitud total de cada uno de los peces. Se dividió el (resultado del peso del pez multiplicado por 100) entre el (resultado de la talla del

pez elevada al cubo). Se aplicó el mismo procedimiento para las 3 jaulas con diferentes tratamientos. Esos resultados fueron registrados, quincenalmente.

- **Porcentaje de mortalidad (%M).** Es la proporción entre número de peces muertos y número total de peces y se determinó mediante la fórmula:

$$\% \text{Mortalidad} = \frac{N^{\circ} \text{ peces muertos}}{N^{\circ} \text{ total de peces}} \times 100$$

Análisis estadístico de datos

El análisis estadístico de los datos obtenidos en el ensayo y los parámetros biológicos fueron calculados con el software estadístico InfoStat (versión libre). Para la confrontación de los resultados y verificación de diferencias entre los tratamientos en longitud total, peso corporal, factor de condición corporal al inicio y al final del ensayo y entre los parámetros biológicos calculados fue el análisis de varianza y prueba de Tukey. Los resultados se presentaron como la media y con un intervalo de confianza al 95%, y se tomaron como diferencias significativas aquellos que posean un valor de probabilidad $P < 0.05$.

IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1 Crecimiento compensatorio de la trucha “arco iris” (*Oncorhynchus mykiss*) en etapa de engorde con 1 y 2 días de restricción alimenticia.

Tabla 2. Crecimiento compensatorio (%) de trucha “arco iris” en etapa de engorde con 1 y 2 días de restricción alimenticia, en el sector Charcas, abril – julio del 2017 (n = 3).

Tiempo	Alimentación		
	Sin restricción (TA)%	1 dR / 6 dA (TB)%	2 dR / 5 dA (TC)%
15 días	55.56	42.43	37.30
33 días	87.32	62.60	59.30
53 días	149.58	97.45	97.25
83 días	239.82	172.95	143.26

Donde: dR = día (s) de restricción; dA = días de alimentación.

El crecimiento compensatorio (CC), evaluado en trucha “arco iris” osciló entre 55.56% a los 15 días llegando a 239.82% a los 83 días en el tratamiento TA (sin restricción); de 42.42% a los 15 días y 172.95% a los 83 días de tratamiento en el TB (1 dR / 6 dA) y entre 37.30% a los 15 días y 143.26% a los 83 días de tratamiento en el TC (2 dR / 5 dA) (Tabla 2). El trabajo se realizó en condiciones de una temperatura promedio de 13.83 °C, durante el periodo de ejecución.

Existió diferencia estadística significativa entre los tratamientos ($F = 86.38$; $gl = 2$; $P < 0.0001$), siendo mayor en el tratamiento A y menor en los tratamientos A y C (Figura 8). Asimismo, se observa que los CC, se incrementan en el transcurrir de los días de tiempo de experimentación, en la alimentación sin restricción iniciaron con 55.56% a los 15 días y llegaron a 239.82% a los 83 días; mientras tanto, que, en truchas con 1 día de restricción y 6 días de alimentación (1 dR/6 Da), variaron entre 42.43% a los 15 días y 172.95% a los 83 días; y en truchas con 2 días de restricción y 5 días de alimentación (2 dR/5 dA), variaron entre 37.30% a los 15 días llegando y 143.26% a los 83 días, existiendo diferencia estadística significativa entre los tiempos de experimentación ($F = 461.05$; $gl = 3$; $P < 0.0001$), siendo mayor a los 83 días y menor a los 15 días (Figura 9).

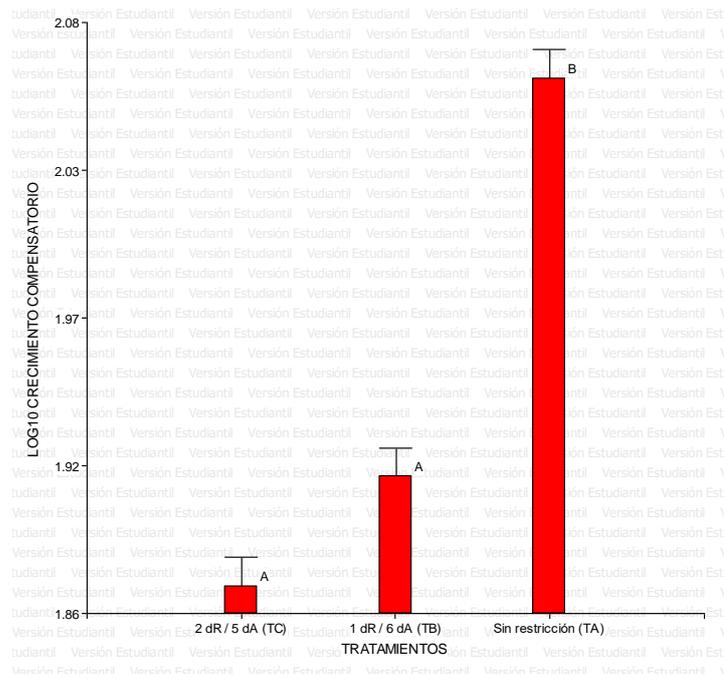


Figura 8. Crecimiento compensatorio de la trucha “arco iris” en etapa de engorde según administración alimentaria, sector Charcas, abril – julio del 2017.

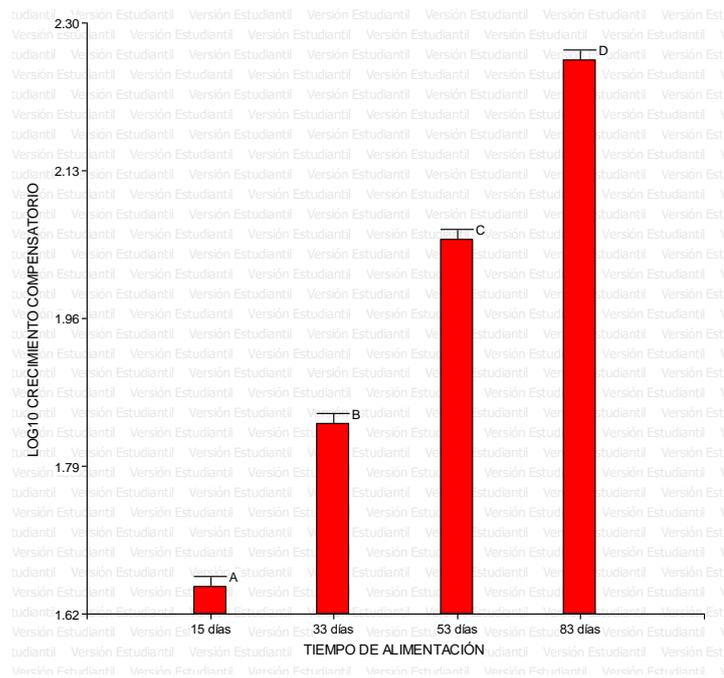


Figura 9. Crecimiento compensatorio de trucha “arco iris” en etapa de engorde según días de alimentación en el sector Charcas, abril – julio del 2017.

Los resultados obtenidos en la investigación concuerdan con los resultados obtenidos por Morales & Quirós (2007), quienes en Argentina al cabo de cuatro semanas, reportan que la alimentación *ad libitum*, presentó las mejores promedios de longitudes y peso corporal

en truchas arco iris; Egea *et al.* (2002), manifiestan que en el crecimiento compensatorio en *Diplodus puntazzo*, la tasa de crecimiento se duplicó en el periodo de realimentación, luego del ayuno con respecto a los lotes alimentados a saciedad, asimismo, Gómez (2017), generó un incremento en peso de 532.4 g y de longitud de 13 cm en 90 días al ser alimentados *ad libitum* en truchas arco iris cultivadas en jaulas flotantes y Perdomo *et al.* (2013), obtuvieron ganancia de peso superior en cinco días de alimentación y dos de restricción, que en 2 días de alimentación y 1 día de restricción.

Asimismo, son similares a los resultados obtenidos por Flores & Vergara (2012), quienes evaluaron las frecuencias de raciones de alimento y determinaron que la disminución en la frecuencia de alimentación (12 raciones en lugar de 24 raciones por día) en juveniles de salmón del Atlántico, presentaron un mayor crecimiento; Díaz *et al.* (2003), obtuvieron que el crecimiento compensatorio en *Dentex dentex*, se incrementó con alimentación diaria de pienso ingerido, volviendo en los días siguientes al ayuno a sus valores normales; Wicki *et al.* (2003), en “pacú” (*Piaractus mesopotamicus*), luego de 923 días, comprobaron una mejor característica de compensación del crecimiento, obteniendo peces de talla comercial mayor a 1200 g a partir de juveniles de 100 g; y Gómez *et al.* (2016), obtuvieron un menor peso final y tasa de crecimiento en individuos *Piaractus brachypomus*, en tratamientos con cinco días de alimentación a saciedad y dos días de ayuno.

Sin embargo, fueron diferentes a los resultados de la investigación, los estudios realizados por Martínez & Chávez (2017), en “tilapia gris” (*Oreochromis niloticus*) quienes no encontraron diferencias al alimentarlas *ad libitum* al 100% y 90% en la ganancia de peso; Rodríguez (2012), en juveniles de cachama blanca, las variables peso y longitud no presentaron diferencias al alimentarlas todos los días y aquellas con alimentación interdiaria por 84 días, pudiéndose adaptar metabólicamente a la carencia parcial de alimento, sin afectar significativamente su condición fisiológica, de igual modo, Vega *et al.* (2011), en la frecuencia de alimentación de una ración y raciones divididas en “tilapia” *Oreochromis aureus*, el crecimiento no presentó diferencias significativas.

Por otro lado, fueron diferentes a los reportados por Ortiz *et al.* (2005), quienes en juveniles de “pacú” (*Piaractus mesopotamicus*) el peso final no presentó diferencias entre el tratamiento control y los tratamientos de 2 días sin alimentación y 3 días

realimentación, y 3 días sin alimentación y 2 días de realimentación; por otro lado, Nieto (2012), en la producción de “yamú” obtuvo ganancia de peso y el incremento de longitud sin diferencias estadísticas al alimentarlos en forma diaria, días y semanas de ayuno; asimismo, Zamudio (2014), en “yamú” (*Brycon amazonicus*), determinó que la alimentación diaria, la restricción moderada y la restricción severa, no afectan los parámetros biométricos ($P > 0.05$), por lo que son capaces de adaptarse metabólicamente a la carencia parcial de alimento, sin que esta afecte significativamente su condición fisiológica y desempeño productivo; sin embargo, Morales & Quirós (2007), en Argentina, determinaron que, la trucha “arco iris” bajo tres estrategias de alimentación (alimentación *ad libitum*, ración de crecimiento y ración de mantenimiento, no presentaron diferencias significativas para longitud y peso corporal; y Riaño, Landines & Diaz, (2011), en cachama blanca, aplicando restricción alimenticia moderada y severa, no tuvo efectos significativos, concluyendo que la movilización de nutrientes musculares y su posterior restablecimiento, no afecta la integridad del músculo blanco.

En realidad, luego de que los peces entran a un proceso de ayuno, debe de haber el crecimiento compensatorio, tal como lo manifiesta Egea *et al.* (2002), quienes aseveran que el crecimiento compensatorio es un crecimiento rápido provocado por un comportamiento hiperfágico después de un periodo de ayuno, y los peces tienen una serie de acontecimientos homeostáticos cuya finalidad es la de subsanar períodos de ayuno, variando su metabolismo intermediario de carbohidratos, lípidos y proteínas bajo condiciones de restricción alimentaria, en los órganos como hígado, cerebro y músculo esquelético, además, las hormonas regulan la ingesta y el metabolismo intermediario bajo estas condiciones (Vigliano *et al.* 2002).

El CC, Delgado *et al.*, (2009), también lo definen como la fase de crecimiento rápido cuando las condiciones favorables han sido restablecidas después de un periodo de restricciones sin llegar a afectar la integridad física de manera letal o subletal. En la investigación, es notorio el incremento del CC en el transcurrir del tiempo de experimentación, debiéndose probablemente a la sobrecompensación o compensación total, involucrando factores como especie de pez, la competencia, la variación ambiental, la alimentación entre otros factores, donde los peces atraviesan dos fases, una de estrés cuando el crecimiento es reprimido y otra cuando desaparecen los depresores del

crecimiento y dejan que se restablezca este, pero a una tasa más baja de lo que tiene el potencial fisiológico del animal.

Ortiz *et al.* (2005), afirma que los tratamientos de restricción no presentaron diferencia estadística, indicando que quizás la respuesta fisiológica no es suficiente para contrarrestar la escasa de alimentación a través del crecimiento compensatorio y que cuando el alimento es escaso, la competencia jerárquica se aumenta y el individuo dominante consume una cantidad exagerada de alimento y crece más rápido; Vigliano *et al.* (2002), indican que los días de restricción alimentaria en peces no presentaron diferencias estadísticas significativas, y fisiológicamente se debería a que la hormona glucagón promueve la glucogenólisis, gluconeogénesis y lipólisis hepática desde el tercer y hasta el octavo día de ayuno, a partir del cual descienden; por otro lado, Rodríguez (2012) manifiesta los niveles plasmáticos de somatostatina se elevan a partir del cuarto día hasta el final de los días de ayuno, con marcados efectos catabólicos durante la restricción alimentaria, donde el hígado induciendo la activación de las vías glucogenolítica y lipolítica.

Por otro lado, las hormonas tiroideas (T3, triyodotironina y T4, tiroxina) en procesos de restricción alimentaria, se reducen ampliamente a partir del tercer día hasta el séptimo día de ayuno, volviendo a la normalidad después de 48 horas del suministro de alimento, y la hormona glucagón alcanza niveles máximos entre los primeros 3 a 8 días (Saz, 2017); sin embargo la hormona del crecimiento regularía la respuesta frente a ayunos prolongados de meses o incluso años de duración, incrementándose a partir de la segunda semana de restricción alimentaria, y dicha acción sería reforzada por la somatostatina, ya que también se secreta en los estadios iniciales del ayuno (junto con el glucagón) por un tiempo de aproximadamente un mes, cuando la hormona de crecimiento alcanzó incrementos significativos (Zamudio, 2014).

En la investigación se obtuvo los mejores resultados en el tratamiento control con la alimentación normal, esto se debe probablemente a la retención neta de proteína, lípidos u otro constituyente químico del cuerpo en sus respectivos tejidos, el cual es controlado por factores ambientales, nutricionales y genéticos, o las calorías (energía) que contienen los tejidos de un cuerpo (Wang *et al.* (2006); la ganancia de peso fresco se incrementa en tratamientos de ayuno, debido al grado de hiperfagia, logrando tamaños superiores en

peces con ciclos de ayuno – realimentación (Díaz *et al.*, 2003), estos resultados fueron diferentes a los obtenidos en la investigación, en el que la alimentación sin ninguna restricción fue superior a los tratamientos con restricción alimentaria de 1 o 2 días de restricción, esta diferencia se debería probablemente a que en las zonas templadas, la estacionalidad no afecta a la compensación en peso pero si en longitud, tal como sucedió con *Salmo salar* quien exhibió compensaciones en peso y longitud, en otoño, compensaron completamente el peso pero no la longitud (Metcalf *et al.* (2002).

Las alteraciones originadas por los procesos de restricción alimentaria en trucha arco iris, ser atribuirían a los cambios fisiológicos y metabólicos que originan una reducción radical de la masa visceral y tamaño de órganos, las alteraciones de la glucosa plasmática y los ácidos grasos libres, los índices de ADN y ARN, de hormonas tiroideas y las proteasas digestivas, entre otros; por otro lado la recuperación del peso, se llevará a cabo según la edad del animal, el estado nutricional, la temperatura y el peso (Perdomo *et al.*, 2013), el crecimiento compensatorio (CC) es a causa de las condiciones ambientales, como sucede durante el invierno cuando se produce una reducción de la tasa metabólica determinada por las bajas temperaturas invernales que inducen a un bajo consumo de alimento (Wicki *et al.*, 2003).

Una tasa de crecimiento en peces, es influenciada por la densidad de siembra, densidades altas ocasionan problemas en el crecimiento y reducen la sobrevivencia de la población (Gilmour *et al.*, 2005); Vergara *et al.* (1998), manifiestan que una dieta expandida y otra peletizada, lograron ganancia diaria de peso entre 2.1 y 1.8 g/d respectivamente, en este caso, el procesamiento de extrusión permite una mayor disponibilidad y aprovechamiento del alimento y como consecuencia, mejor ganancia diaria de peso en el grupo que recibió este tipo de alimento, en tal sentido, la densidad de siembra de los peces y el tipo de dieta serían factores importantes en los procesos de crecimiento compensatorio.

Por todo lo analizado e interpretado se acepta la hipótesis planteada el cual se afirma que el crecimiento de la trucha “arco iris” (*Oncorhynchus mykiss*) será afectado por la restricción alimenticia, y lo que se observa en la investigación es la disminución del crecimiento compensatorio en los tratamientos 1dR/6dA (172.95%) y 2 dR/5dA (143.26%) frente al tratamiento control o sin restricción (239.82%).

4.2 Restricción alimenticia en truchas, mediante el factor de conversión alimenticia (FCA), la tasa específica de crecimiento (SGR), factor de condición corporal (K) y % mortalidad

4.2.1 Factor de conversión alimenticia (FCA)

Tabla 3. Factor de conversión alimenticia de la trucha “arco iris” en etapa de engorde con 1 y 2 días de restricción alimenticia en el sector Charcas, abril – julio del 2017.

Tiempo	Tratamiento	Réplicas	Mínimo	Máximo	Media	D. E.
15 días	Control	3	0.51	0.75	0.59	0.14
	1 dR	3	0.72	0.95	0.84	0.11
	2 dR	3	0.62	1.29	0.94	0.34
33 días	Control	3	1.22	1.96	1.62	0.38
	1 dR	3	1.53	1.63	1.79	0.99
	2 dR	3	0.91	1.46	1.87	1.39
53 días	Control	3	0.85	0.97	0.92	0.06
	1 dR	3	1.09	1.86	1.59	0.44
	2 dR	3	1.00	1.33	1.16	0.16
83 días	Control	3	0.86	1.28	1.04	0.22
	1 dR	3	1.05	1.24	1.16	0.10
	2 dR	3	1.31	1.33	1.72	0.54

Dónde: dR = día (s) de restricción; D. E. = desviación estándar.

A los 15 días de evaluación se obtuvo el FCA mínimo en el tratamiento control con 0.51, el FCA máximo se obtuvo en el tratamiento con dos días de restricción de alimento (2 dR) con 1.29, la media del FCA fue menor en el tratamiento control con 0.59, seguida de la restricción de un día (1 dR) con 0.84 y por último el grupo con dos días de restricción (2 dR) con 0.94. A los 33 días el menor FCA se estableció al alimentar con 2 dR un valores de 0.91, el mayor FCA se obtuvo en el tratamiento 1 dR con 1.46, las medias del FCA fueron de 1.62 en el tratamiento control, 1.79 en el tratamiento 1 dR y 1.87 con 2 dR. A los 53 días de evaluación el FCA mínimo se prescribió en el tratamiento control con 0.85, el FCA máximo en el tratamiento 1 dR con 1.86, la media del FCA fue menor en el tratamiento control con 0.92 seguida de 2 dR con 1.16 y por último el tratamiento 1 dR con 1.59. A los 83 días el FCA mínimo se obtuvo en el tratamiento control con 0.86, el FCA máximo se obtuvo en el tratamiento 2 dR con 1.33, la media del FCA fue menor

en el tratamiento control con 1.04 seguida del tratamiento 1 dR con 1.16 y por último el tratamiento 2 dR con 1.72 (Tabla 3).

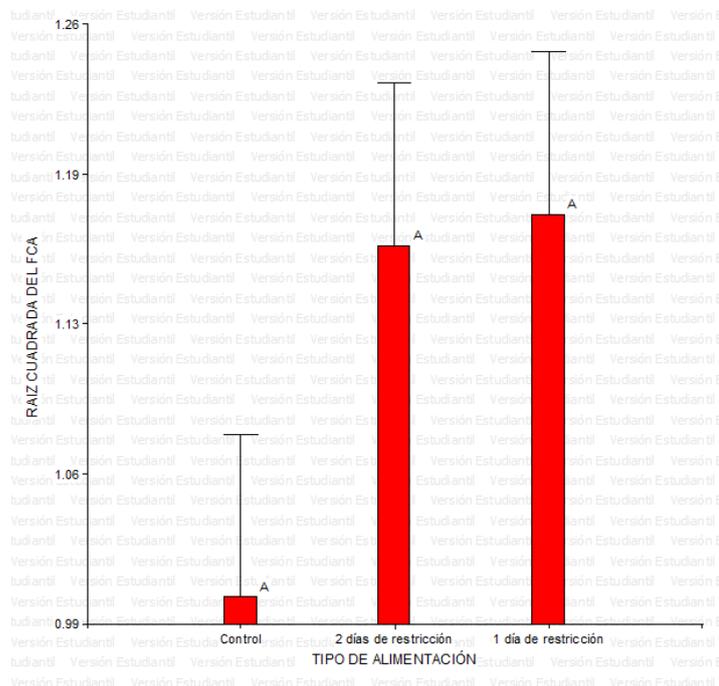


Figura 10. Prueba de Tukey del factor de conversión alimenticia de la trucha “arco iris” (transformada a raíz cuadrada) según el tipo de alimentación en el sector Charcas, abril – julio del 2017.

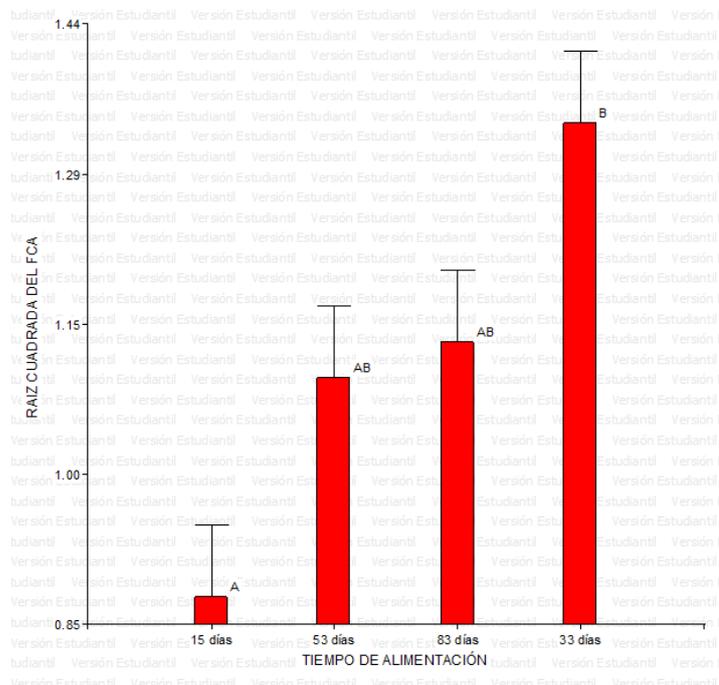


Figura 11. Prueba de Tukey del factor de conversión alimenticia de la trucha “arco iris” (transformada a raíz cuadrada) según el tiempo de alimentación en el sector Charcas, abril – julio del 2017.

A pesar de que numéricamente el mayor FCA se obtuvo en los tratamientos con 1 y 2 dR, no presentaron diferencia estadística entre el tipo de alimentación ($F = 1.72$; $gl = 2$; $P = 0.1946$) (Figura 10); mientras tanto que si existió diferencia estadística entre los tiempos de alimentación ($F = 7.49$; $gl = 3$; $P = 0.0006$), siendo mayor el FCA a los 33 días (1.34), seguido de 83 (1.13) y 53 días (1.10), y finalmente a los 15 días (0.88) (Figura 11).

Los resultados obtenidos en la investigación fueron similares con respecto a los mencionado por Perdomo *et al.* (2013), ya que al experimentar en truchas dos estrategias de alimentación (T1 cinco días de alimentación y 2 días de restricción y T2, 2 días de alimentación y 1 día de restricción), el FCA no varió entre los tratamientos, esto resultados nos apoyan en afirmar que los tiempos de restricción alimentaria se constituiría en una forma de ahorrar costos de producción, tal como lo afirma Vega *et al.* (2011), al indicar que la alimentación de la tilapia representa del 50 al 75% de los costos de producción y que la frecuencia de alimentación en el crecimiento y supervivencia en peces como la “tilapia” *Oreochromis aureus*, no presentó diferencias significativas ($P > 0.05$) en el FCA, siendo los resultados similares a los obtenidos en la investigación.

Los valores obtenidos de FCA fueron similares a los obtenidos también por Wicki *et al.* (2003), quienes estudiaron el crecimiento compensatorio en el “pacú” (*Piaractus mesopotamicus*), y luego de 923 días de retención obligada de crecimiento en sistema de cultivo extensivo, se comprobó una mejor utilización del alimento obteniéndose FCA entre 1.48 y 1.58; asimismo Morales (2014), evaluó el crecimiento de truchas “arco iris” bajo diferentes estrategias de alimentación (J1 alimentación *ad libitum*, J2 ración de crecimiento y J3 ración de mantenimiento), y determinó que el FCA resultó ser mayor para J1 (1.32) y menor para J2 (1.13) sin diferencia estadística, por tanto, cuando las temperaturas son óptimas para la especie, se debería alimentar *ad libitum* y no se recomienda aplicar raciones de mantenimiento por períodos prolongados.

Otro estudio que afirma que la restricción alimentaria no afecta el FCA, es el realizado por Zamudio (2014), quien evaluó el efecto de la restricción del alimento y posterior realimentación “yamú” (*Brycon amazonicus*), durante 12 semanas en 1115 juveniles, en los tratamientos C o control (alimentación todos los días), RM o restricción moderada (restricción por dos días y realimentación por tres), en las semanas 11 a 12 pasaron a ser alimentados diariamente y RS (restricción severa) o restricción total durante cinco

semanas y realimentación a partir de la semana 6 hasta la 12, luego de los experimentos los resultados arrojaron que gran parte de los parámetros biométricos no tuvieron diferencias ($P > 0.05$), por lo que son capaces de adaptarse metabólicamente a la carencia parcial de alimento, sin que esta afecte significativamente su condición fisiológica y desempeño productivo; y Flores & Vergara (2012), en Chile, evaluaron la disminución en la frecuencia de raciones de alimento y su efecto en la supervivencia, crecimiento, conversión y conducta de alimentación de los peces, con dos tratamientos, el control con 24 raciones/día y el ensayo (12 raciones/día), determinando que la disminución en la frecuencia de alimentación, presentó un mejor FCA, redujo el alimento depositado en el fondo de los estanques y se visualizó mejor apetito en los peces.

Las condiciones ambientales entre ellos la disminución de la temperatura del ecosistema acuático donde se realizó el experimento serían favorables para el incremento de los valores del FCA, ya que por cada $^{\circ}\text{C}$ de aumento o disminución de la temperatura, la temperatura de 15°C , la tasa metabólica se reduce en un 8.5%, lo que repercute en una disminución de la ganancia de peso (Klontz, 1991), se sabe que las cantidades suministradas superiores a las demandadas por el crecimiento, se reflejan en el valor en el FCA, en tal sentido una cantidad menor de alimento no afectaría la tasa de crecimiento, reduciendo así los costos de producción (Arredondo *et al.*, 1996).

A 33 días de experimento con 1 dR y 2 dR se obtuvieron los mayores promedios del FCA con 1.79 y 1.87 respectivamente, estos resultados concuerdan con los señalado por Ribeyro (2013), quien obtuvo valores de FCA aparente entre 1.57 y 1.63, siendo constantes durante todo el experimento; en contraste los resultados de Rodríguez (2005), obtuvieron valores inferiores con un FCA de 0.7; así también superiores a los de Hernández *et al.* (2010), quienes obtuvieron un FCA de 1.16, mientras que Ribeyro *et al.* (2009) obtuvieron valores de FCA entre 1.26 y 1.46, es importante aclarar que los peces a edades tempranas poseen una tasa metabólica muy elevada, sin embargo comparando con el paiche, que al igual que la arahuana es un pez carnívoro (OSPPA, 2005), presenta valores de FCA de 3 (Padilla *et al.*, 2005), siendo estos últimos mayores a los obtenidos en la investigación.

Las diferencias entre los FCA mayores o inferiores a los obtenidas en la investigación, se debería a que se trabajaron con diferentes peces a diferentes edades, en razón de que a edades tempranas poseen una tasa metabólica muy elevada; así se reporta a Morales

(2014), quien obtuvo la mejor tasa de eficiencia alimentaria (1.1), mediante el régimen alimentario *ad libitum*, de esta manera, los resultados nos estarían indicando que cuando se trabaja con temperaturas cercanas al óptimo de la especie, no habría diferencias en la eficiencia alimentaria al suministrar alimento *ad libitum* o a tasas levemente menores, a partir de ello se podría formular la hipótesis que explique la falta de diferencias entre las conversiones alimentarias en grupos de truchas arco iris, podría ser que, durante la estación cálida, donde las temperaturas se encuentran cerca del óptimo de la especie, las truchas tienen su metabolismo lo suficientemente activo como para que la digestión del alimento sea completa, a pesar de las altas tasas de consumo que se observaron en las truchas alimentadas *ad libitum*.

4.2.2 Tasa específica de crecimiento (SGR)

Tabla 4. Tasa específica de crecimiento de la trucha “arco iris” en etapa de engorde con 1 y 2 días de restricción alimenticia en el sector Charcas durante abril – julio del 2017.

Tiempo	Tratamiento	Réplicas	Mínimo	Máximo	Media	D. E.
15 días	Control	3	2.48	3.51	3.15	0.58
	1 dR	3	2.14	2.66	2.40	0.26
	2 dR	3	1.64	3.10	2.34	0.73
33 días	Control	3	0.83	1.26	1.03	0.22
	1 dR	3	0.57	1.10	0.88	0.28
	2 dR	3	0.52	1.88	1.25	0.68
53 días	Control	3	1.34	1.55	1.44	0.11
	1 dR	3	0.87	1.46	1.08	0.33
	2 dR	3	1.26	1.58	1.42	0.16
83 días	Control	3	0.87	1.24	1.06	0.19
	1 dR	3	1.22	1.40	1.30	0.09
	2 dR	3	0.75	1.23	1.00	0.24

Donde: dR = día (s) de restricción; D. E. = desviación estándar.

A los 15 días de evaluación se obtuvo la SGR mínima en el tratamiento 2 dR con 1.64, la SGR máxima se obtuvo en el tratamiento control con 3.51, la media de la SGR fue menor en el tratamiento 2 dR con 2.34, seguida del tratamiento 1 dR con 2.40 y mayor a ambos el tratamiento control con 3.15. A los 33 días la menor y mayor SGR se estableció al alimentar con 2 dR con valores de 0.52 y 1.88 respectivamente, las medias de la SGR

fueron de 0.88 en el tratamiento 1 dR, 0.22 en el tratamiento control y 0.68 en el tratamiento 2 dR. A los 53 días la SGR mínima se presentó en el tratamiento 1 dR con 0.87, la SGR máxima en el tratamiento 2 dR con 1.58, la media de la SGR fue menor en el tratamiento 1 dR con 1.08 seguida de 2 dR con 1.42 y en el tratamiento control con 1.44. A los 83 días la SGR mínima se obtuvo en el tratamiento 2 dR con 0.75, la SGR máxima se obtuvo en el tratamiento 1 dR con 1.40, la media de la SGR fue menor en el tratamiento 2 dR con 1.00 seguida del tratamiento control con 1.06 y el mayor en el tratamiento 1 dR (Tabla 4).

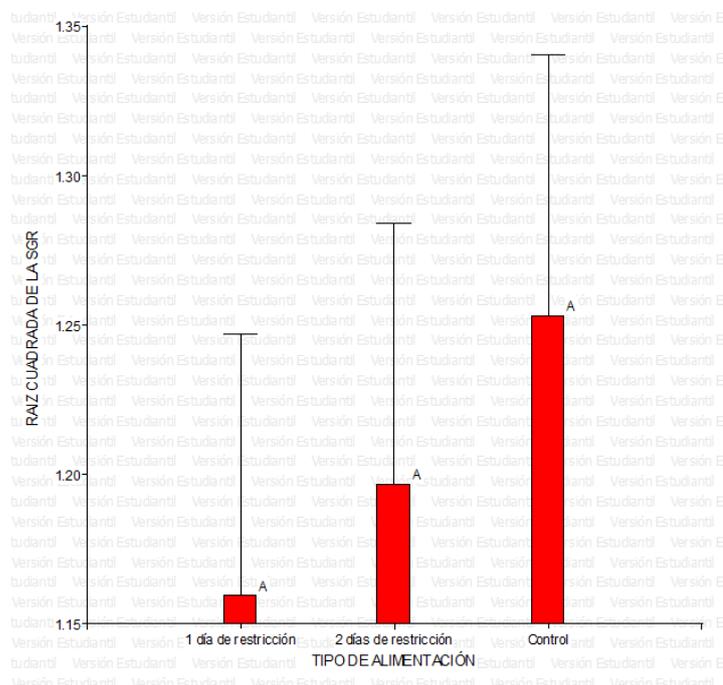


Figura 12. Prueba de Tukey de la tasa específica de crecimiento de la trucha “arco iris” según el tipo de alimentación en el sector Charcas, abril – julio del 2017.

A pesar de que numéricamente la mayor SGR se obtuvo en el tratamiento control, no presentaron diferencia estadística entre los tipos de alimentación ($F = 0.29$; $gl = 2$; $P = 0.7495$) (Figura 12); mientras tanto que si existió diferencia estadística entre los tiempos de alimentación ($F = 26.86$; $gl = 3$; $P < 0.0001$), siendo mayor la SGR a los 15 días (1.61), seguido de 53, 83 y 33 días, con valores de SGR 1.14, 1.05 y 1.01 (Figura 13).

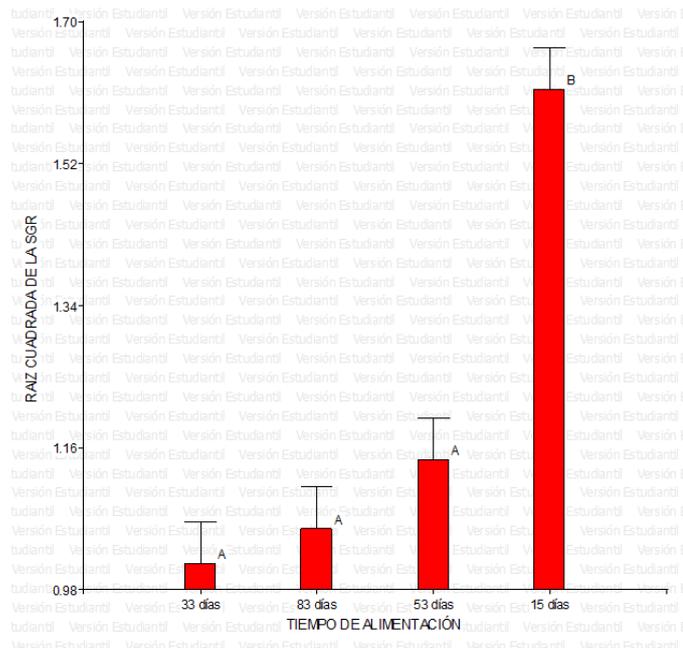


Figura 13. Prueba de Tukey de la tasa específica de crecimiento de la trucha “arco iris” según el tiempo de alimentación en el sector Charcas, abril – julio del 2017.

Las mayores tasas de crecimiento se presentó con mayor frecuencia a los 15 días del experimento siendo mayor en el tratamiento control con una tasa de crecimiento de 3.15, tratamiento 1 dR con 2.40 y tratamiento 2 dR con 2.34, estos resultados concuerdan con lo manifestado con Pepe *et al.* (2012), quienes determinaron la influencia de la frecuencia de alimentación (cuatro a seis veces día), en el crecimiento de juveniles de “turbot” (*Psetta maxima*) durante 35 días, mostrando una tasa específica de crecimiento mayor, significativamente diferente respecto a los cultivados con el protocolo base; la no existencia de diferencia estadística en los tratamientos de ayuno, concuerdan con lo registrado por Zamudio (2014), evaluó el efecto de la restricción del alimento y posterior realimentación “yamú” (*Brycon amazonicus*), durante 12 semanas en 1115 juveniles, los resultados arrojaron que gran parte de los parámetros biométricos no tuvieron diferencias ($P > 0.05$), por lo que son capaces de adaptarse metabólicamente a la carencia parcial de alimento, sin que esta afecte significativamente su condición fisiológica y desempeño productivo.

Los tratamientos de restricción alimentaria en la investigación no tuvieron diferencia estadística significativa, concuerda con los mencionado por Vega *et al.* (2011), quienes al alimentar a tilapias (*Oreochromis aureus*), no presentó diferencias significativas ($P > 0.05$) en SGR, por tanto, el alimento en una sola toma o dividirlo en raciones de hasta siete frecuencias no tiene un efecto significativo en el crecimiento y supervivencia; por

otro lado, fueron superiores a los reportados por Wicki *et al.* (2003), quienes estudiaron el crecimiento compensatorio en el “pacú” (*Piaractus mesopotamicus*), luego de 923 días de retención obligada de crecimiento en sistema de cultivo extensivo, y comprobaron que los SGR mostraron valores entre 0.56 y 0.68; asimismo, Ortiz *et al.* (2005), evaluaron el crecimiento compensatorio de juveniles de “pacú” (*Piaractus mesopotamicus*) de pequeña talla a través de cuatro ciclos de no alimentación (NA)/re-alimentación (RA), comparándose dos tratamientos experimentales y un control con ciclos de 2 días NA/3 días RA (tratamiento A), 3 días NA/2 días RA (tratamiento B) y alimentación continua (control), se obtuvo que la SGR del tratamiento B fue menor que el control ($P > 0.05$), que sugiere que la respuesta compensatoria en juveniles de pacú de pequeña talla y que el tamaño de los peces afecta el desempeño de los mismos durante la etapa de compensación.

En contraste Perdomo *et al.* (2013), al realizar un experimento en alevines de trucha “arco iris” afectados en dos estrategias de alimentación (T1 cinco días de alimentación y 2 días de restricción, 5 dA – 2 RT y T2, 2 dA y 1 RT), se obtuvo que la SGR fue superior en T1 comparado con T2 (1.93 versus 1.68 para T1 y T2) ($P < 0.03$), por otro lado Nieto (2012), evaluó el efecto de estrategias de manejo alimenticio en la producción de “yamú” con tratamientos de alimentación diaria (T1) y los restantes tratamientos entre días y semanas de ayuno, y demostró que no hubo diferencias significativas en la mayoría de los parámetros analizados entre ellos al SGR.

En esta investigación se obtuvo SGR que oscilaron entre 0.88 y 3.15, éstos resultados fueron superiores a los obtenidos por García *et al.* (2012), quienes obtuvieron SGR entre 0.25 y 0.38 % día en alevinos de *Myleus schomburgkii* alimentados con sachu inchi; pero inferiores a los obtenidos por Montaña (2009), quien obtuvo SGR entre 4.85 y 6.82% día en alevinos de trucha “arco iris” alimentados con Truchina al 50% de proteína bruta para iniciación; de similar forma a los obtenidos por Polniak (2007), quien reporta SGR entre 2.90 y 3.01 en alevinos de trucha “arco iris” alimentados con harina de espirulina; a su vez fueron inferiores a los reportados por Arce & Luna (2003), quienes obtuvieron SGR entre 8.92 y 12.33% día, en la alimentación del “bagre” *Ictalurus balsanus* con dietas de 53, 39 y 31% de proteínas; y a los reportados por Arredondo *et al.* (1996), quienes reportan una SGR de 11.67% día en individuos de trucha arco iris de 98.24 g y una

longitud de 22.47 cm alimentados con una dieta comercial balanceada con 41.90% de proteínas y 12.08% de lípidos.

Los valores de SGR determinados en esta investigación se deberían probablemente a que se manejaron bajas densidades en los estanques, lo que permitió la libertad de movimiento y una mejor disponibilidad del alimento, favoreciendo así el crecimiento de los organismos (Trzebiatowski *et al.*, 1981). Asimismo, Morias *et al.* (2001), menciona que una mayor oferta proteica conlleva casi a un mayor incremento de las tasas de crecimiento de los organismos en cultivo. Respecto a la SGR, el consumo de alimento se constituye la base fundamental del comportamiento observado, donde las dietas poseían 60, 60 y 40.7% de proteínas en el alimento Nicotiva, Alipez y PIOVAL respectivamente, siendo la energía un factor clave en la regulación del consumo de los peces (Guillaume *et al.*, 2004).

Asimismo, las variables ambientales fueron las apropiadas para el cultivo de los juveniles de pejerrey, representándose en las altas tasas de crecimiento específico, dichas aseveraciones coinciden con lo indicado por Phillips *et al.* (1998), quienes afirman que en cautiverio, la alta concentración de proteínas influye positivamente en el crecimiento de los peces, sin olvidar que el efecto del alimento en los peces está condicionado por la tasa de alimentación y por los requerimientos de proteína, considerando que el efecto del alimento en el crecimiento de los peces depende de la especie, la talla, la edad, la condición fisiológica y de las condiciones físicas y químicas del agua de mantenimiento.

De igual forma, éstos resultados se deberían a que los individuos alimentados con el alimento Nicovita, serían en su mayoría individuos hembras, los cuál incrementan relevantemente la SGR, lo cual estaría relacionado con una mayor disponibilidad de alimento en los tanques de cultivo, debido posiblemente al mejor balance nutritivo y/o a la mayor digestibilidad de los ingredientes de los alimentos, lo cual lo corrobora Jauncey (1982), quien asevera que la alta concentración de proteína del alimento influye en las tasas de crecimiento. En particular Kaushik (1995), indica que la tasa de SGR declina con la edad y la talla de los organismos, mientras que Boujard (2001) ha comprobado que la cantidad y calidad de proteínas de los alimentos influyen determinadamente en el crecimiento de organismos acuáticos. Las SGR de los peces son altamente variables porque dependen fuertemente de una diversidad de factores ambientales que interactúan,

tales como la temperatura del agua, los niveles de oxígeno disuelto, el amonio, la salinidad, el fotoperíodo, el grado de competencia, la cantidad y calidad del alimento ingerido, la edad y el estado de madurez de los peces (Moyle & Cech, 2000).

En estudios de nutrición de peces, la evaluación de la tasa de crecimiento específico (TCE), es importante ya que es afectada por el tipo de alimento proporcionado a los organismos (Jauncey, 1982), además es un indicador bastante sensible de la calidad proteínica de las dietas y en condiciones controladas la ganancia en peso de los organismos está en proporción a los aminoácidos esenciales suministrados (Tacon, 1987). Por consiguiente la tasa de crecimiento específica se incrementa con los contenidos altos de proteína dietética (Austreng & Refstie, 1979), como sucedió en el estudio para optimizar el crecimiento de *I. balsanus*, donde fue necesario un alimento con alto contenido proteico (53.57%); en contraste Hofer (1985), asevera que a pesar de que los alimentos comerciales son aceptados por la mayoría de los peces, producen bajas tasas de crecimiento y alta mortalidad cuando son suministrados como única fuente de alimento.

4.2.3 Factor de condición corporal (K)

Tabla 5. Factor de condición de corporal de la trucha “arco iris” en etapa de engorde con 1 y 2 días de restricción alimenticia en el sector Charcas, abril – julio del 2017.

Tiempo	Tratamiento	Réplicas	Mínimo	Máximo	Media	D. E.
15 días	Control	3	1.32	1.34	1.33	0.01
	1 dR	3	1.30	1.34	1.32	0.02
	2 dR	3	1.28	1.37	1.32	0.04
33 días	Control	3	1.32	1.35	1.34	0.02
	1 dR	3	1.28	1.38	1.34	0.05
	2 dR	3	1.23	1.31	1.28	0.04
53 días	Control	3	1.31	1.45	1.38	0.07
	1 dR	3	1.25	1.42	1.33	0.09
	2 dR	3	1.41	1.46	1.44	0.03
83 días	Control	3	1.43	1.47	1.44	0.02
	1 dR	3	1.40	1.43	1.41	0.02
	2 dR	3	1.34	1.44	1.39	0.05

Donde: dR = día (s) de restricción; D. E. = desviación estándar.

A los 15 días de evaluación el factor K menor y mayor se determinaron en el tratamiento 2 dR con 1.28 y 1.37 respectivamente, la media del factor K fueron menores en los tratamientos 1 y 2 dR con 1.32 y el mayor promedio en el tratamiento control con 1.33. A los 33 días el menor factor K se estableció al alimentar con 2 dR con valores de 1.23 y 1.38 se obtuvo el mayor factor K en el tratamiento 1 dR, las medias de los factores K fueron de 1.28 en el tratamiento 2 dR, y los mayores promedios se obtuvieron en los tratamientos control y 1 dR con 1.34 en ambos. A los 53 días el factor K mínimo se presentó en el tratamiento 1 dR con 1.25, el factor K máximo en el tratamiento 2 dR con 1.46, la media de los factores K fueron de 1.33 en el tratamiento 1 dR, 1.38 en el tratamiento control y de 1.44 en el tratamiento 2 dR. A los 83 días el factor K menor se obtuvo en el tratamiento 2 dR con 1.34, el mayor se obtuvo en el tratamiento control con 1.47, la media de los factores K fueron de 1.39 en el tratamiento 2 dR, seguido de 1.41 en el tratamiento 1 dR y 1.44 en el tratamiento control (Tabla 5).

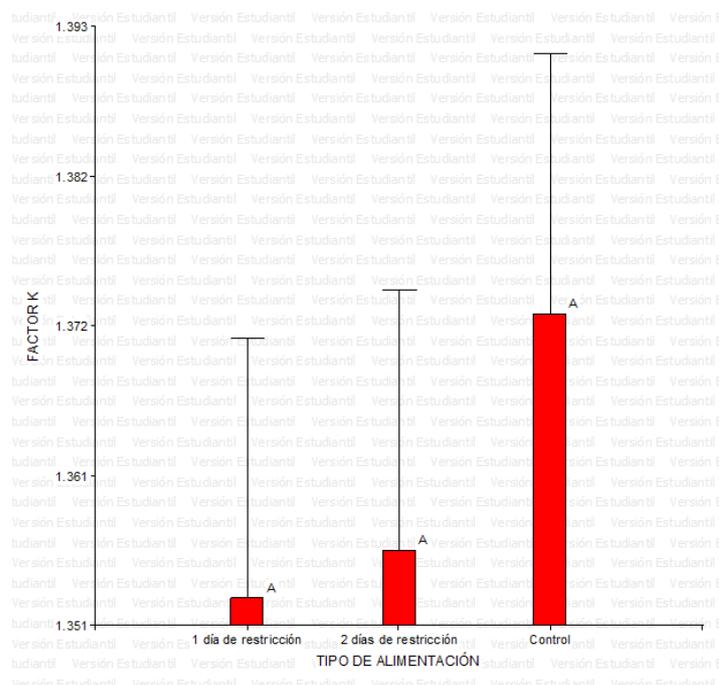


Figura 14. Prueba de Tukey del factor de condición corporal de la trucha “arco iris” según el tipo de alimentación en el sector Charcas, abril – julio del 2017.

A pesar de que numéricamente el mayor factor K se obtuvo en el tratamiento control, no presentaron diferencia estadística entre los tipos de alimentación ($F = 0.34$; $gl = 2$; $P = 0.7135$) (Figura 14); mientras tanto que si existió diferencia estadística entre los tiempos de alimentación ($F = 8.08$; $gl = 3$; $P = 0.0004$), siendo mayor el factor K a los 83 días

(1.42), seguido de 53 días con 1.38 y finalmente a los 15 y 33 días, con valores de 1.32 (Figura 15).

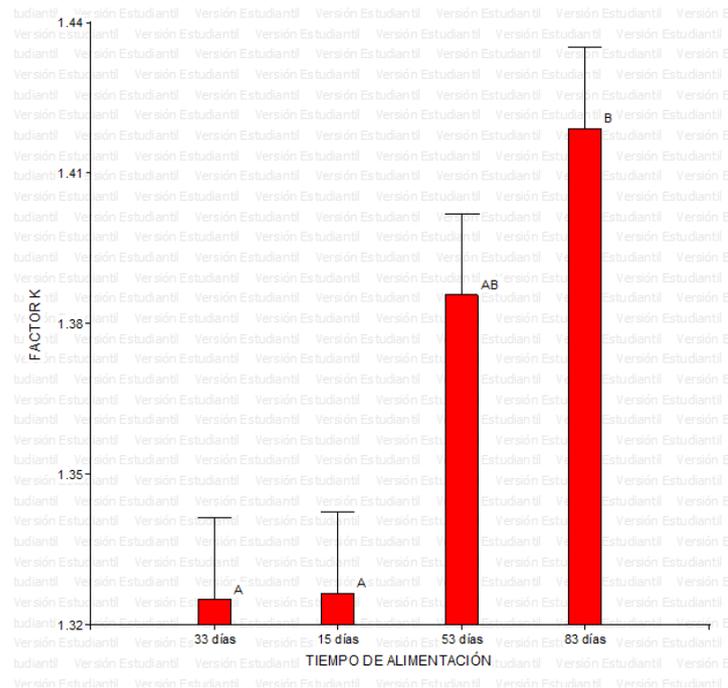


Figura 15. Prueba de Tukey del factor de condición corporal de la trucha “arco iris” según el tiempo de alimentación en el sector Charcas, abril – julio del 2017.

Los valores del factor de condición corporal (K) en truchas arco iris en etapa de engorde en 83 días de experimentación oscilaron entre 1.33 y 1.44 en peces sin restricción alimentaria y entre 1.28 y 1.44 en peces con alguna de las 2 restricciones alimentarias; estos resultados fueron inferiores a los reportados por Wicki *et al.*, 2003, quienes estudiaron el crecimiento compensatorio en el “pacú” (*Piaractus mesopotamicus*), luego de 923 días en sistemas de cultivo extensivo, comprobándose que el K mostró valores entre 2.04 (sin retención de alimentos) y 2.19 (con retención de alimentos), similares resultados obtuvo Zamudio (2014), quien experimentó en “yamú” (*Brycon amazonicus*), quienes fueron sometidos a alimentación diaria, restricción moderada y restricción severa y posteriormente la realimentación a partir de la semana 6 hasta la 12, donde los resultados arrojaron que los parámetros biométricos no tuvieron diferencias ($P > 0.05$) entre ellos el K, debido a que los peces son capaces de adaptarse metabólicamente a la carencia parcial de alimento, sin que esta afecte significativamente su condición fisiológica y desempeño productivo.

Al parecer las truchas poseen un mecanismo de regulación metabólica ante las restricciones alimentarias, ya que Morales (2014), evaluó el crecimiento de truchas arco iris bajo diferentes estrategias de alimentación (*ad libitum*, ración de crecimiento y de mantenimiento), todas ellas obtuvieron un K similar sin diferencia estadística, asimismo recomienda que cuando las temperaturas son óptimas para la especie, se debería alimentar *ad libitum* y no se recomienda aplicar raciones de mantenimiento por períodos prolongados; similares resultados obtuvo Nieto (2012), quien evaluó el efecto de estrategias de manejo alimenticio en la producción de “yamú” con tratamientos de alimentación diaria y entre días y semanas de ayuno, mostrando que no hubo diferencias significativas en la mayoría de los parámetros analizados, entre ellos el K.

Por otro lado, los resultados de K en truchas “arco iris” en etapa de engorde fueron superiores a los reportados por Ribeyro (2013), quien obtuvo valores de 0.39 y 0.40, en alevinos de *Osteoglossum bicirrhosum* “arahuana”, alimentados por 70 días con diferentes tasas de alimentación; a los reportados por Morales (2014), con factores K entre 0.0088 y 0.0134 en truchas sometidas a tres regímenes de alimentación (*ad libitum*, ración de crecimiento y de mantenimiento) diferentes por un periodo de cuatro semanas, y que según Mayorga (1992), los individuos bien nutridos presentan rangos de 0.25 – 0.75 a lo largo de todo el experimento, siendo estos superados en la investigación.

Sin embargo, los resultados obtenidos en la investigación fueron similares a los registrados por Montaña (2009), quien trabajó con alevinos de trucha “arco iris”, obteniendo valores de K entre 1.50, 1.57 y 1.54, y éstos resultados fueron mayores a los obtenidos en sistemas de jaulas de 1.08 (Alvarado, 1999), 1.34 (Morales & Quirós, 2007) y los valores obtenidos en este experimento representan peces que están siendo apropiadamente alimentados y que están convirtiendo adecuadamente el alimento consumido en biomasa bruta.

La inanición de los peces se asocia con la hipertrofia de células somatotrópicas en la adenohipófisis, células GHRH del hipotálamo y a un aumento en los niveles plasmáticos de hormona de crecimiento (HC); sin embargo, a pesar de que la HC se enlaza fundamentalmente a los receptores de la membrana celular hepática, dicho aumento no está asociado con su aumento en el hígado, debido a que los receptores de HC, son regulados durante la restricción (Wang, Hung & Randall, 2006); adicionalmente, la

acción de la HC parece estar mediada, al igual que en los vertebrados superiores, por factores de crecimiento análogos a la insulina (IGF), donde en condiciones de ayuno los niveles plasmáticos de los IGF disminuyen significativamente, por lo que su producción lo modularían otros factores; en estos casos cuando se presentan elevados valores séricos de HC y disminución de los niveles de insulina e IGF, favorecen la lipólisis como mecanismo de adaptación que permite la utilización de ácidos grasos por los tejidos periféricos (Uchida *et al.*, 2003).

Durante los períodos de baja ingestión alimentaria de proteínas se observa caída en la producción de IGF-1 por insensibilidad del hígado para HC (Matteri *et al.*, 2000), ya que actúa en el sistema inmune con efectos positivos, aumentando el número de linfocitos T y B, originando el aumento del tamaño de los órganos como el bazo y el timo, Valente *et al.* (2003) en juveniles de *Oncorhynchus mykiss*, los cuales fueron sometidos a ayuno por 30 días, afirman que si la tasa de crecimiento estaría relacionada con los perfiles de hormonas promotoras de crecimiento, por tanto existe evidencia de que la HC y las hormonas tiroideas (T3 y T4) aumentan el crecimiento del pez, por la estimulación de mayor consumo de alimento (apetito), mejorando la conversión del alimento y estimulando la síntesis de proteína; sin embargo, a pesar de que se sabe que estas hormonas regulan el crecimiento y desarrollo, la HC fue difícil de establecerla con una relación entre los niveles circulantes y la tasa de crecimiento, en parte porque su secreción se rige por un ritmo circadiano. Por otro lado, es conocido que los periodos de privación de alimento inducen a cambios en las reservas principalmente de lípidos (Ali *et al.*, 2003).

Cuando se inicia a consumir las reservas de grasa, el organismo empieza a usar la proteína (del músculo blanco protegiendo el corazón o del músculo rojo) y por último los carbohidratos (CHO); no obstante, frecuentemente los individuos muestran una tendencia al mantenimiento de la proteína como unidad estructural de su organismo (Pérez *et al.*, 2007), finalmente, hay un aumento de la actividad interrenal y de la producción de cortisol, dirigiendo algunos de los cambios metabólicos, dicha interrupción de la alimentación viene asociada con los defectos en la coordinación visomotora como resultado de cambios degenerativos en el sistema nervioso central, adicionalmente acompañado con la disminución estructural y funcional en el tamaño de los órganos gastrointestinales, lo cual hace que se reduzca la tasa metabólica basal.

Añadiendo en los órganos gastrointestinales, se observa un aumento en la superficie del lumen que evidencia ser una estrategia para mejorar el aprovechamiento de los nutrientes presentes, dichos cambios extremos en los órganos gastrointestinales, específicamente en el intestino, sumados al hecho de que los vertebrados ectotérmicos poseen bajas tasas metabólicas, convierten a este grupo de animales en modelos útiles para explorar la priorización de las funciones vitales (Wang *et al.*, 2006), todo ello sucedió en individuos de *Striped bass* cuyos pesos de los hígados fueron significativamente menores que los órganos de los individuos controles (Turano *et al.*, 2007), a pesar de lo anterior, se debe señalar que la respuesta ante periodos de falta de alimento varía de una especie a otra y que la utilización de las fuentes energéticas es particular según la edad, tipo de restricción, historia nutricional y temperatura entre otros (Echevarría *et al.* 1997).

4.2.4 Porcentaje de mortalidad (%M)

Tabla 6. Porcentaje de mortalidad de la trucha “arco iris” en etapa de engorde con 1 y 2 días de restricción alimenticia en el sector Charcas, abril – julio del 2017.

Tiempo	Tratamiento	Réplicas	Mínimo	Máximo	Media	D. E.
15 días	Control	3	0.79	1.32	1.14	0.31
	1 dR	3	1.32	1.85	1.49	0.31
	2 dR	3	0.26	1.85	1.05	0.80
33 días	Control	3	0.26	1.33	0.71	0.55
	1 dR	3	0.26	0.80	0.53	0.27
	2 dR	3	0.26	0.79	0.44	0.31
53 días	Control	3	0.53	1.07	0.80	0.27
	1 dR	3	0.26	0.53	0.35	0.15
	2 dR	3	0.27	0.80	0.53	0.27
83 días	Control	3	0.80	1.08	0.99	0.16
	1 dR	3	0.27	0.80	0.45	0.31
	2 dR	3	0.00	0.81	0.44	0.41

Donde: dR = día (s) de restricción; D. E. = desviación estándar.

A los 15 días de evaluación el % M menor se presentó en tratamiento 2 dR con 0.26 % y el mayor se estableció en los tratamientos 1 y 2 dR con 1.85 %, la media del % M fue menor en el tratamiento 2 dR con 1.05 %, seguido del tratamiento control con 1.14 % y el mayor promedio en el tratamiento 1 dR con 1.49 %. A los 33 días el menor % M se

estableció al alimentar con los tres tratamientos con 0.26 % y el mayor fue en el tratamiento control con 1.33 %, las medias de los % M fueron en el tratamiento 2 dR con 0.44 %, seguido de 1 dR con 0.53 % y el mayor en el tratamiento control con 0.71 %. A los 53 días el % M menor se presentó en el tratamiento 1 dR con 0.26 %, el % M mayor en el tratamiento control con 1.07, la media de los % M fueron de 0.35 % en el tratamiento 1 dR, seguido de 2 dR con 53 % y en el tratamiento control con 0.80 %. A los 83 días el % M menor se obtuvo en el tratamiento 2 dR con 0 %, el mayor se obtuvo en el tratamiento control con 1.08 %, la media de los % M fueron de 0.44 % en el tratamiento 2 dR, seguido de 0.45 % en el tratamiento 1 dR y 0.99 % en el tratamiento control (Tabla 6).

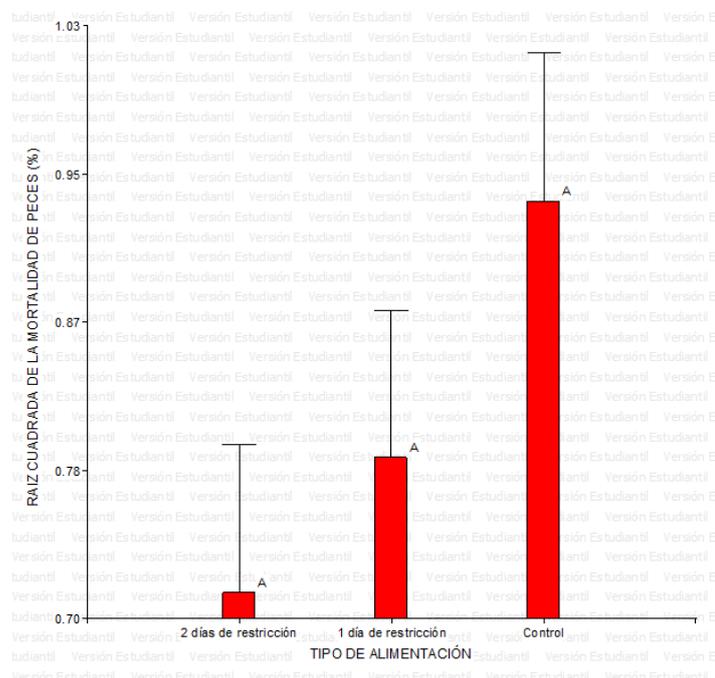


Figura 16. Prueba de Tukey del porcentaje de mortalidad de trucha “arco iris” según los tipos de alimentación en el sector Charcas, abril – julio del 2017.

A pesar de que numéricamente el mayor % M se obtuvo en el tratamiento control, no presentaron diferencia estadística entre los tipos de alimentación ($F = 1.81$; $gl = 2$; $P = 0.1791$) (Figura 16); mientras tanto que si existió diferencia estadística entre los tiempos de alimentación ($F = 0.0112$; $gl = 3$; $P = 0.0112$), siendo mayor él % M a los 15 días (1.08), seguido de 53, 83 y 33 días con 0.73 %, 0.17 % y 0.72 % respectivamente (Figura 17).

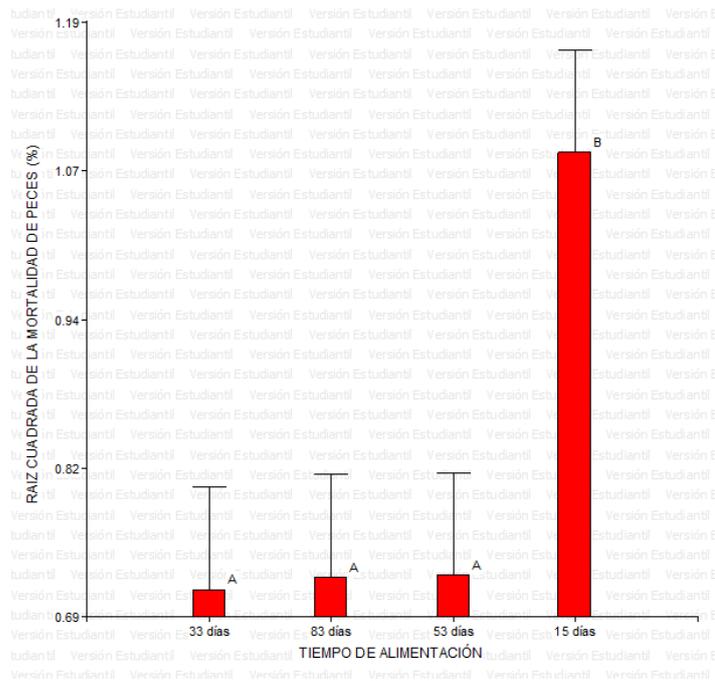


Figura 17. Prueba de Tukey del porcentaje de mortalidad de trucha “arco iris” según los tiempos de alimentación en el sector Charcas, abril – julio del 2017.

En la investigación la mortandad de truchas “arco iris” en etapa de engorde, osciló entre 0.35 (a los 53 días con 1 dR y 1.49 a los 15 días y 1 dR, al respecto Perdomo *et al.* (2013), evaluando el desempeño productivo de alevines de trucha “arco iris” con dos estrategias de alimentación (cinco días de alimentación y 2 días de restricción o T1 y 2 días de alimentación y 1 día de restricción o T2), la mayor sobrevivencia se observó en el grupo T2 ($P < 0.01$); asimismo concuerda con Vega *et al.* (2011), quien afirma que la alimentación de la “tilapia” *Oreochromis aureus* alimentadas en una sola toma o dividido en raciones de hasta siete frecuencias no tuvo efecto significativo en el crecimiento y supervivencia; por su parte, Nieto (2012), al evaluar estrategias de manejo alimenticio en la producción de “yamú” con tratamientos de alimentación diaria y los restantes tratamientos entre días y semanas de ayuno, estos últimos presentaron los índices más bajos, sin mortalidad en los tratamientos.

De igual modo Flores & Vergara (2012), en Chile, evaluaron la disminución en la frecuencia de raciones de alimento y su efecto en la supervivencia, crecimiento, conversión y conducta de alimentación en peces *Salmo salar*, con dos tratamientos, el control con 24 raciones/día y el ensayo con 12 raciones/día, determinándose que la disminución en la frecuencia de alimentación, no afectó su supervivencia, ya que presentó un mayor crecimiento, redujo el alimento depositado en el fondo de los estanques y se

visualizó mejor apetito en los peces, en la investigación y en los antecedentes se observa notoriamente que la restricción alimentaria no causó mortalidad en los individuos de trucha arco iris en etapa de engorde, este fenómeno se atribuye a que dichos peces poseen resistencia a la muerte por falta de alimento, reflejando su habilidad para almacenar energía y controlar la utilización de sus reservas durante circunstancias extremas, muchos peces tropicales pueden mantener el crecimiento aún con bajos niveles de energía, además, algunos de ellos en condiciones de ayuno son capaces de reducir su actividad, al igual que su temperatura corporal (Wang *et al.*, 2006); no obstante, es casi generalizado que durante la fase de ayuno los animales cesan su crecimiento e incluso presentan pérdida de peso hasta tanto se restablezcan las condiciones óptimas (Eroldoğan *et al.*, 2006).

Asimismo, cuando los peces son sometidos a restricciones severas de alimento, su metabolismo se adapta respondiendo a los cambios endocrinos, modificando la movilización de reservas y empleando mecanismos para limitar el gasto energético, la respuesta del comportamiento del pez a la inanición ha sido resumida en tres fases, el cual posee diferentes cambios químicos, en la fase corta fase corta (24 horas), el animal aumenta su esfuerzo en la búsqueda de alimento; en la fase de transición, el pez reduce gradualmente el nado y por ende el gasto de energía y en la fase de adaptación, presenta una poca actividad metabólica que persiste hasta que el pez encuentra alimento (Wang *et al.*, 2006).

Por todo lo analizado e interpretado se rechaza la hipótesis planteada el cual afirmó que el factor de conversión alimentaria, la tasa de crecimiento específico, el factor de condición corporal y el porcentaje de mortalidad en truchas “arco iris” (*Oncorhynchus mykiss*) en etapa de engorde será afectado por la restricción alimenticia, ya que se observa en la investigación todos los mencionados parámetros biométricos no sufrieron alteración entre individuos de trucha “arco iris” con restricción alimentaria frente a los tratamientos con restricciones alimentarias (1dR/6dA y 2 dR/5dA).

V. CONCLUSIONES

1. El crecimiento compensatorio en trucha “arco iris” (*Oncorhynchus mykiss*) en etapa de engorde, fue mayor en el tratamiento sin restricción alimenticia tanto a los 15, 33, 53 y 83 días de evaluación, los cuales oscilaron entre 55.56 % y 239.82 %, por otro lado, los crecimientos compensatorios en los tratamientos con restricción alimentaria de 1 día de restricción alimentaria y 6 días de alimentación que oscilaron entre 42.43 a 172.95 % y 2 días de restricción alimentaria y 5 días de alimentación que oscilaron entre 37.30 % y 143.26 %, no presentaron diferencia estadística significativa ($P < 0.05$).
2. La restricción alimenticia en truchas, en valores de factor de conversión alimenticia (FCA), tasa específica de crecimiento (SGR), factor de condición corporal (K) y el porcentaje de mortalidad (%M) no presentaron diferencia estadística significativa ($P > 0.05$) entre los tratamientos, siendo mejor el tratamiento B con un FCA de 1.16, con respecto al costo de alimento; la SGR y el factor de condición corporal (K) fueron mayores en el tratamiento B con 1.30 y 1.41 respectivamente; mientras que el %M fue menor en el tratamiento C con 0.44%.

VI. RECOMENDACIONES

- A los tesisistas de la Facultad de Ciencias Biológicas, realizar estudios similares de restricción alimentaria en otras especies presentes en el lago Titicaca, así como también en estadios juveniles de trucha arco iris, con fines de lograr altas ganancias de peso y talla en corto tiempo.
- A las instituciones relacionadas con la investigación y producción de recursos hidrobiológicos, realizar alianzas estratégicas para llevar a cabo experiencias de alimentación a gran escala, con la finalidad de lograr un protocolo propio de la región Puno.
- Realizar estudios para reducir costos de producción en términos de adquisición de alimentos, mano de obra e infraestructura, entre otros aspectos.

VII. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Ali M., Nicienza a. & Wootton J. (2003). Compensatory growth in fishes: a response to growth depression. *Fish and Fisheries*. 4: 147-190.
- Alvarado, H. (1999). Crecimiento y sobrevivencia de la trucha arco iris cultivada en diferentes tipos de estanques y densidades. *Vet. Trop.* 24(2):121-129.
- Arce E. & Luna J. (2003). Efecto de dietas con diferente contenido proteico en las tasas de crecimiento de crías del Bagre del Balsas *Ictalurus balsanus* (Pisces: Ictaluridae) en condiciones de cautiverio. *Revista AquaTIC*. No. 18: 39-47.
- Arredondo J., Valdivia H., Hernández I. & Campos R. (1996). Evaluación del crecimiento, factor de conversión de alimento y calidad del agua del cultivo de trucha “arco iris” (*Oncorhynchus mykiss*) en un sistema cerrado. *Hidrobiológica*. Vol. 6, No. 1-2: 59 – 65.
- Arregui L. (2013). El cultivo de la trucha “arco iris” (*Oncorhynchus mykiss*). Fundación Observatorio Español de Acuicultura. Madrid – España. 106 pág.
- Austreng E. & Refstie T. (1979). Effect of varying dietary protein level in different families of rainbow trout. *Aquaculture*. Vol. 18: 145 – 156.
- Bastardo H. & Sofía B. (2003). Crecimiento de truchas todas hembras y de ambos sexos en un criadero venezolano. Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas (INIA), Centro Investigaciones Agrícolas del estado Mérida, Campo Experimental Truchícola La Mucuy. Mérida, Venezuela. *Zootecnia Tropical*. Vol. 21, No. 1: 17 – 26.
- Bastrop, R.; R. Spangenberg & K. Jürss. (1991). Biochemical adaptation of juvenile carp (*Cyprinus carpio* L.) to food deprivation. *Comp. Biochem. Physiol.* 98A(1):143-149.
- Beardall, C.H. & I.A. Johnston. (1985). The ultrastructure of myotomal muscles of the saithe *Pollachius virens* L. following starvation and refeeding. *Eur. J. Cell Biol.* 39:105-111.
- Beaulieu, M.A. & H. Guderley. (1998). Changes in qualitative composition of white muscle with nutritional status of Atlantic cod, *Gadus morhua*. *Comp. Biochem. Physiol.* 121A (2):135-141.
- Bello J. (2000). Ciencias Bromatológicas, principios generales de los alimentos. Editorial Díaz de Santos. Madrid – España.

- Black, D. & R.M. Love. (1986). The sequential mobilization and restoration of energy reserves in tissue of Atlantic cod during starvation and refeeding. *J. Comp. Physiol.* 156B:469-479.
- Blasco, J.; J. Fernández; & J. Gutiérrez. (1992). Fasting and refeeding in carp, *Cyprinus carpio* L.: the mobilization of reserves and plasma metabolite and hormone variations. *J. Comp. Physiol.* Vol. 162B: 539 – 546.
- Bond, C.E. (1996). Nervous and endocrine systems. IN: *Biology of Fishes*. 2nd ed. Bond, C.E (ed), Saunders College Publishing, FortWorth:241-258.
- Botero M. (2004). Comportamiento de los peces en la búsqueda y la captura del alimento. *Rev. Colombiana de Ciencias Pecuarias*. Vol. 17 (1): 63 – 75.
- Boujard T. (2001). Feeding behaviour and regulation of food intake. 19–25. En: Guillaume, J., S. Kaushik, P. Bergot, R. Métailler. *Nutrition and feeding on fish and crustaceans*. Springer and Praxis Publishing, Chichester UK. 408 pág.
- Brett R. (1974). Tank experiment on the culture of pansi- ze sckeye (*Oncorhynchus nerka*) and pink salmon (*O. gorbuscha*) using environmental control. *Aquaculture*. Vol. 4: 341 – 352.
- Breton B. (2007). *El cultivo de la trucha*. Editorial Omega. 420 pág.
- Cain K & Garling D. (1993). Trout culture in the North Central Region. Department of Fisheries and Wildlife, Michigan State University, East Lansing, MI 108: 1 – 8.
- Camacho B., E., M. Moreno R., M. Rodríguez G., C. Luna Romo y M. Vásquez. 2000. *Guía para el cultivo de trucha*. Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca. México D.F. 135 p.
- Canales H, D. (2015). *Manual de Buenas Practicas de Acuicultura*. Piscifactorias de los Andes – Centro de Produccion Charcas – Puno. 3ra version. 25 pág.
- Centro de Comunicación investigación y Documentación Europa-América Latina (CIRNMA). (2004). *Manual de crianza de truchas en jaulas flotantes*. Puno- Perú. Editorial Bartolomé. 115 pág.
- De Pedro, N.; M.V. Cespedes; M.J. Delgado & M. Alonso Bedate. (1995). The galanin-induced feeding stimulation is mediated via alpha 2-adrenergic receptors in goldfish. *Regul. Peptides*. 57(1):77-84.
- Dejoux, C. & Iltis, A. (1991). *El lago Titicaca síntesis del conocimiento limnológico actual*. La Paz-Bolivia. Ediciones HISBOL. 108-111 pág.

- Delgado, Vidal; Gallardo Collí A. C; Pérez & García, U. M. (2009). Crecimiento compensatorio en tilapia (*Oreochromis niloticus*) posterior a su alimentación con harina de plátano. *Avances en investigación agropecuaria.*; 13 (2): 55-70.
- Díaz, M., Abellán E., Arizcu M., Celis L. Y Alarcón F.J., (2003). Efecto de períodos de ayuno y realimentación en el “dentón” (*Dentex dentex*) sobre la ingesta de alimento y crecimiento. Resúmenes IX Congreso Nac. de Acuicultura, Cadiz, España. 150-152.
- Doraswamy Reddy, V.; M. Bhaskar & S. Govindappa. (1988). Influence of starvation and refeeding on hepatic tissue glycogen metabolism of freshwater fish, *Sarotherodon mossambicus* (Trevawas). *J. Environ. Biol.* 9(1):15-20.
- Echevarría G., Martínez M. & Zamora S. (1997). Evolution of biometric indexes and plasma metabolites during prolonged starvation. *Comp Biochem Phys.* 118 A (1): 111-123.
- Egea M., Rueda F., Martínez F. & García B. (2002). Efecto de la realimentación tras un periodo de ayuno sobre el crecimiento en el “sargo picudo” *Diplodus puntazzo* (Cetti, 1777). *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* Vol. 18 (1 – 4): 357 – 362.
- Eroldogan T., Kumlu M., Kiris A. & Sezer B. (2006). Compensatory growth response of *Sparus aurata* following different starvation and refeeding protocols. *Aquacult Nutr.* 12: 203-210.
- Fabbri, E.; A. Capuzzo & T.W. Moon. (1998). The role of circulating catecholamines in the regulations of fish metabolism: an overview. *Comp. Biochem. Physiol.* 120C (2):177-192.
- Farbridge J. & Leatherland J. (1992). Temporal changes in plasma thyroid hormone, growth hormone and free fatty acid concentrations, and hepatic 5´monodeiodinase activity, lipid and protein content during chronic fasting and re-feeding in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Fish. Physiol. Biochem.* Vol. 10: 245 – 257.
- FONDO NACIONAL DE DESARROLLO PESQUERO (FONDEPES). (2004). Manual de cultivo de trucha arco iris en jaulas flotantes. 3ra edición. Lima-Perú. 117 pág.
- Flores H. & Vergara A. (2012). Efecto de reducir la frecuencia de alimentación en la supervivencia, crecimiento, conversión y conducta alimenticia en juveniles de salmon del Atlántico *Salmo salar* (Linnaeus, 1758): experiencia a nivel productivo. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* Vol. 40 (3): 536 – 544.
- Gadomski, D.M. & J.H. Petersen. (1988). Effects of food deprivation on the larvae of two flatfishes. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 44:103-111.

- Gaylord, T.G.; D.S. Mackenzie & D.M. Gatlin. (2001). Growth performance, body composition and plasma thyroid hormone status of channel catfish (*Ictalurus punctatus*) in response to short-term feed deprivation and refeeding
- García J., Villa J. & Mori L. (2012). Efecto de cuatro niveles proteicos provenientes de la harina de “sacha inchi” *Plukenetia volubilis* (Euphorbiaceae) en el crecimiento de alevinos de banda negra *Myleus schomburgkii* (Pisces, Serrasalmodidae) criados en cautiverio. Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana. Folia Amazónica. Vol. 21, No. 1: 53 – 62.
- Gelineau, A. & T. Boujard. (2001). Oral administration of cholecystokinin receptor antagonists increase feed intake in rainbow trout. *J. Fish Biol.* 58(3):716-724.
- Gilmour K., Dibattista J. & Thomas J. (2005). Physiological causes and consequences of social status in Salmonid fish. *Integr. Comp. Biol.* Vol. 45: 263 – 273.
- Godoy M. (2002). Truchicultura. Primera Reimpresión Ediciones Gama. Ayacucho – Perú. 247 pág.
- Gómez-Peñaranda, J.; Vásquez-Gamboa, Lucena & Valencia, D. (2016). Efecto de diferentes frecuencias de alimentación y ayuno, sobre el crecimiento y aprovechamiento nutritivo de *Piaractus brachypomus* (Cuvier, 1818). *Latin American Journal of Aquatic Research*, vol. 44, núm. 3, Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Chile. pp. 569-575.
- Gómez Y. (2017). Crecimiento de trucha “arco iris” (*Oncorhynchus mykiss*) en jaulas flotantes en la etapa de engorde alimentadas *ad libitum* y convencionalmente en Chucasuyo – Juli. Tesis de Licenciado en Biología, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional del Altiplano. Puno – Perú. 48 pág.
- Guillaume J., Kaushik S., Bergot P. & Métailler R. (2004). Nutrition and Feeding of fish and crustaceans. Praxis Publishing Ltd, Chichester, UK. 408 pág.
- Guzel. S., Arvas. A. (2011). Efectos de diferentes estrategias de alimentación en el crecimiento de la trucha “arco iris” juveniles (*Oncorhynchus mykiss*). Editorial Biotecnología.
- Havel, P.J. (2000). Role of adipose tissue in body-weight regulation: mechanisms regulating leptin production and energy balance. *P. Nutr. Soc.* 59:359-371.
- Hemre, G.I.; O. Lie; G. Lambertsen & A. Sundby. (1990). Dietary carbohydrate utilization in cod (*Gadus morhua*). Hormonal response of insulin, glucagon and glucagon-like peptide to diet and starvation. *Comp. Biochem. Physiol.* 97A:41-44.

- Hernández C., E. Gómez & Hurtado H. (2010). Estudio preliminar del levante de juveniles de “arawana plateada” (*Osteoglossum bicirrhosum*) en sistemas cerrados de recirculación. *Revista Facultad de Ciencias Básicas*. ISSN 1900-4699. Vol. 6 (1): 96- 113.
- Himick, B.A. & R.E. Peter. (1995). Neuropeptide regulation of feeding and growth hormone secretion in fish. *Neth. J. Zool.* 45(1-2):3-9.
- Hofer R. (1985). Effects of artificial diets on the digestive processes of fish larvae. In: *Nutrition and Feeding in Fish*. Edited by C. Cowey, A. Mackie, J. Bell. Academic Press. 213 – 216.
- Holmgren, S.; C. Vaillant & R. Dimaline. (1982). VIP-, substance P-, gastrin/CCK-, bombesin-, somatostatin- and glucagon-like immunoreactivities in the gut of the rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Cell Tissue Res.* 223(1):141-153.
- Ince, B.W. & A. Thorpe. (1976). The effects of starvation and force-feeding on the metabolism of the Northern pike, *Esox lucius* L. *J. Fish Biol.* 8:79-88.
- Jauncey K. (1982). The effects of varying dietary protein level on the growth, food conversion, protein utilization and body composition of juvenile tilapias (*Sarotherodon mossambicus*). *Aquaculture*. Vol. 27: 43 – 54.
- Jobling, M. (1993). Bioenergetics: feed intake and energy partitioning. IN: *Fish Ecophysiology*. Rankin, J.C. & F.B. Jensen (ed.), Chapman & Hall Press, London:1-44.
- Johnson M., Johnson T. & Londraville R. (2000). Evidence for leptin expression in fishes. *J. Exp. Zool.* Vol. 286 (7): 718 – 724.
- Jurss, K.; T. Bittorf & T. Vökler. (1986). Influence of salinity and food deprivation on growth, RNA/DNA ratio and certain enzyme activities in rainbow trout (*Salmo gairdneri* Richardson). *Comp. Biochem. Physiol.* 83B:425-433.
- Kaushik S. (1995). Nutrient requeriments, supply and utilization in the context of carp culture. *Aquaculture*. Vol. 129: 225 – 241.
- Klontz G. (1991). *Fish for future: concepts and methods of intensive aquaculture*. Text Number 5 of the Idaho Forest Wildlife and Range Experiment Station, College of Forestry, Wildlife and Range Sciences, University of Idaho, Moscow. Idaho. 192 pág.
- Larsen, D.A.; B.R. Beckman & W.W. Dickhoff. (2001). The effect of low temperature and fasting during the winter on metabolic stores and endocrine physiology

- (insulin, insulin-like growth factor-I, and thyroxine) of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 123(3):308-323.
- Le Bail, P.Y. & G. Boeuf. (1997). What hormones may regulate food intake in fish?. *Aquat. Living Resour.* 10(6):371-379.
- Lehninger, A.L.; D.L. Nelson & M.M. Cox. (1993). *Principios de Bioquímica*. 2ª ed., Omega, Barcelona, 1013 pág.
- Lim, A.L.L. & Y.K. IP. (1989). Effects of fasting on glycogen metabolism and activities of glycolytic and gluconeogenic enzymes in the mudskipper *Boleophthalmus boddarti*. *J. Fish Biol.* 34:349-367.
- Lin, X.; C.J. Otto; R. Cardenas & R.E. Peter. (2000). Somatostatin family peptides and its receptors in fish. *Can J. Physiol. Pharmacol.* 78(12):1053-1066.
- Lowery, M.S.; S.J. Roberts & G.N. Somero. (1987). Effects of starvation on the activities and localization of glycolytic enzymes in the white muscle of the barred sand bass *Paralabrax nebulifer*. *Physiol. Zool.* 60:538-549.
- Machado, C.R.; M.A.R. Garofalo; J.E.S. Roselino; I.C. Kettelhut & R.H. Migliorini. (1988). Effects of starvation, refeeding, and insulin on energy-linked metabolic processes in catfish (*Rhamdia hilarii*) adapted to a carbohydrate-rich diet. *Gen. Comp. Endocrinol.* 71(3):429-437.
- Maíz A., Valero L. & Briceño D. (2010). Elementos prácticos para la cría de truchas en Venezuela. *Mundo Pecuario*. Vol. VI (2): 157 – 168.
- Martínez A. & Chávez J. (2017). Producción de tilapia en la etapa de engorde con dos estrategias de alimentación. Tesis de Ingeniero Agrónomo, Carrera de Ingeniería Agronómica. Zamorano – Honduras. 21 pág.
- Matteri R., Carrol J. & Dyer C. (2000). Neuroendocrine responses to stress. In: *The Biology of Animal Stress*. Eds. G. Moberg And J. Mench. P. 43 – 76.
- Mayorga M. (1992). Biología reproductiva y alimentación de las poblaciones de Capitán de la Sabana *Eremophilus mutisii*, Humbolt 1805. (Pisces: Trichomycteridae), en la laguna de Fúquene. Tesis Facultad de Biología Marina, Universidad Jorge Tadeo Lozano, Bogotá, D.C., 86 pág.
- Méndez, G. & W. Wieser. (1993). Metabolic responses to food deprivation and refeeding in juveniles of *Rutilus rutilus* (Teleostei: Cyprinidae). *Environ. Biol. Fishes.* 36(1):73-81.

- Metcalf N., Bull D. & Mangel M. (2002). Seasonal variation in catch-up growth reveals state-dependent somatic allocations in salmon. *Evolutionary Ecology Research*. Vol. 4: 871 – 881.
- Montaña C. (2009). Crecimiento y sobrevivencia en el levante de alevinos de trucha “arco iris” (*Oncorhynchus mykiss*) en sistemas cerrados de recirculación de agua. Tesis Facultad de Ciencias, Biología Aplicada. Universidad Militar Nueva Granada. Santa Fe de Bogotá. 76 p. 2009.
- Moon, T.W. (1998). Glucagon: from hepatic binding to metabolism in teleost fish. *Comp. Biochem. Physiol.* 121B(1):27-34.
- Morata, P.; A.M. Vargas; F. Sánchez-Medina; M. García; G. Cardenete & S. Zamora. (1982). Evolution of gluconeogenic enzyme activities during starvation in liver and kidney of the rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Comp. Biochem. Physiol.* 71B:65-70.
- Morales G. & Quirós R. (2007). Desempeño productivo de la trucha “arco iris” en jaulas bajo diferentes estrategias de alimentación. *Arch. Latinoam. Prod. Anim.* Vol. 15 (4): 119 – 127.
- Morales G. (2014). Crecimiento y eficiencia alimentaria de truchas “arco iris” (*Oncorhynchus mykiss*) en jaulas bajo diferentes regímenes de alimentación. Tesis de Ing. Agrónomo. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires. Argentina. 51 pág.
- Morias S., Bell J., Robertson D., Roy W. & Morris P. (2001). Protein/lipid ratios in extruded diets for atlantic cod (*Gadus morhua* L.): effects on growth, feed utilization, muscle composition and liver histology. *Aquaculture*. Vol. 203: 101 – 119.
- Mosjov, S. (2000). Glucagon-like peptide-1 (GLP-1) and the control of glucose metabolism in mammals and teleost fish. *Am. Zool.* 40(2):246-258.
- Moyle P. & Cech J. (2000). *Fishes. An introduction to Ichthyology*. Fourth Edition. Prentice Hall. Upper Saddle River, New Jersey 07458. USA. 112 – 122.
- Murat, J.C.; E.M. Plisetskaya & N.Y.S. Woo. (1981). Endocrine control of nutrition in cyclostomes and fish. *Comp. Biochem. Physiol.* 68A:149-158.
- Municipalidad Distrital de Ragash & Antamina (CEDEP). (2009). Manual de crianza Trucha (*Oncorhynchus mykiss*). Ragash – Perú. 25 pág.

- Narnaware, Y.K. & R.E. Peter. (2001). Effects of food deprivation and refeeding on neuropeptide Y (NPY) mRNA levels in goldfish (*Carassius auratus*). *Comp. Biochem. Physiol.* 129B(2-3):633-637.
- Navarro, I.; J Gutierrez & J. Planas. (1992). Changes in plasma glucagon, insulin and tissue metabolites associated with prolonged fasting in brown trout (*Salmo trutta fario*) during two different seasons of the year. *Comp. Biochem. Physiol.* 102A(2):401-407.
- Nicieza, A.G. & N.B. Metcalfe. (1997). Growth compensation in juvenile Atlantic salmon: responses to depressed temperature and food availability. *Ecology.* 78:2385-2400.
- Nieto J. (2012). Efecto de la restricción alimenticia sobre el desempeño productivo y fisiológico de Yamú Brycon amazonicus. Tesis de Magíster en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá – Colombia. 91 pág.
- Olivereau, M. & J.M. Olivereau. (1997). Long-term starvation in the european eel: general effects and responses of pituitary growth hormone (GH) and somatolactin (SL) secreting cells. *Fish Physiol. Biochem.* 17(1-6):261-269.
- Orna Rivas, E. (2010). Manual de acuicultura. Universidad Nacional del Altiplano Puno, Perú. 156 pág.
- Ortiz J., Sánchez S., Roux J. & González A. (2005). Crecimiento compensatorio de juveniles de “pacú” (*Piaractus mesopotamicus*) de pequeña talla. Comunicaciones Científicas y Tecnológicas, Universidad Nacional del Nordeste. Argentina.
- ORGANIZACIÓN DE LAS NACIONES UNIDAS PARA LA ALIMENTACIÓN Y LA AGRICULTURA (FAO). (2014). Manual práctico para el cultivo de trucha arco iris. FAO, Guatemala. 44 pág.
- OSPPA, Los Delfines. GM – Los Tucanes. (2005). Plan de manejo de *Osteoglossum bicirrhosum* “arahuana” en la Cocha Shanuinto-Yanayacu Río Pacaya RNPS. ProNaturaleza. Iquitos. Perú, 31 pág.
- Padilla P., García A. & Sandoval M. (2005). Crecimiento compensatorio de alevinos de “paiche” *Arapaima gigas*, en ambientes controlados. Biología de las poblaciones de peces de la Amazonía y piscicultura. Coloquio Internacional. p. 173 – 177.
- Papatryphon, E.; E. Capilla; I. Navarro & J.H. Soares Jr. (2001). Early insulin and glucagon response associated with food intake in a teleost, the striped bass (*Morone saxatilis*). *Fish Physiol. Biochem.* 24:31-39.

- Patzi B. (2013). Evaluación de dos tipos de alimentos en alevinos de trucha “arco iris” (*Oncorhynchus mykiss*) en estanques en la comunidad Pongo B2, provincia Inquisivi. Tesis de Grado, carrera de Ingeniería Agronómica, Facultad de Agronomía, Universidad Mayor de San Andrés. La Paz – Bolivia. 82 pág.
- Pérez A., Guedes J., Morales E. & Oliva A. (2007). Metabolic responses to short starvation and refeeding in *Dicentrarchus labrax*: Effect of dietary composition. *Aquaculture*, 265: 325-335.
- Pepe R., Silva A., Vega A., Araya M. & Cornejo L. (2012). Efecto del aumento de la temperatura, frecuencia de alimentación y ración del alimento en el crecimiento de juveniles de “Turbot” *Psetta máxima*. Temuco setiembre 2012. *International Journal of Morphology*. Vol. 30, No. 3: 902 – 907.
- Perdomo D., Castellanos K., González M. & Perea F. (2013). Efecto de la estrategia alimenticia en el desempeño productivo de la trucha “arco iris” (*Oncorhynchus mykiss*). *Revista Científica FCV – LUZ*. Vol. XXIII (4): 341 – 349.
- Pesek, M.J. & M.A. Sheridan. (1996). Fasting alters somatostatin binding to liver membranes of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *J. Endocrinol.* 150(2):179-186.
- Phan, T.; A. Bach & P. Metais. (1974). Effects fasting on intermediate hepatic metabolism of rat. *Arch. Int. Physiol. Biochem.* 82(4):603-605.
- Phillips A., Sumerface C. & Clayton A. (1998). Feeding frequency effects on water quality and growth of Walleye fingerlings in intensive culture. *The Progressive Fish Culturist*. Vol. 60, No. 1: 1 – 8.
- Plisetskaya, E.M.; N.Y.S. Woo & J.C. Murat. (1983). Thyroid hormones in cyclostomes and fish and their role in regulation of intermediary metabolism. *Comp. Biochem. Physiol.* 74A (2):179-187.
- Polniak J. (2007). Incorporación de espirulina (*Spirulina maxima*) en dietas para alevines de truchas “arco iris” (*Oncorhynchus mykiss*). *Avances en Ciencias Veterinarias*. Vol. 22, No. 1 - 2: 37 – 41.
- REDES SOSTENIBLES PARA LA SEGURIDAD ALIMENTARIA (REDESA). (2006). Alcances para la producción de trucha en jaulas artesanales. Huancané – Puno. USAID / Perú. CARE. 39 pág.
- Reid, S.G.; M. Furimsky & S.F. Perry. (1994). The effects of repeated physical stress or fasting on catecholamine storage and release in the rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *J. Fish Biol.* 45(3):365-378.

- Riaño F. Y., Landines M. A., Diaz G. J. (2011). Efecto de la restricción alimenticia y la realimentación sobre la composición del músculo blanco de *Piaractus brachypomus* Rev. Med. Vet. Zoot., Volume 58, Issue 2, Colombia, 84-98 pág.
- Ribeyro B. (2013). Efecto de la tasa y frecuencia de alimentación en el crecimiento de alevinos de *Osteoglossum bicirrhosum* (Cuvier, 1829) (Pisces : Osteoglossidae) “arahuana” en ambientes controlados. Tesis de Magister en Acuicultura. Escuela de Post Grado José Torres Vásquez, Universidad Nacional de la Amazonía Peruana. Iquitos – Perú. 48 p.
- Richard P., Bergeron P., Boulhic M., Galois R. & Person J. (1991). Effects of starvation on RNA, DNA and protein content of laboratory-reared larvae and juveniles of Soleasolea. Mar. Ecol. Progr. Ser. Vol. 68: 269 – 277.
- Ribeyro O., Guerra F., Rodriguez L., Ismiño R., Nuñez J. & Chu-Koo F. (2009). Crecimiento y utilización de alimento en alevinos de “arahuana” *Osteoglossum bicirrhosum* alimentados con tres frecuencias alimenticias. Folia Amazonica, Vol. 18 (1/2): 75 – 80.
- Rodríguez L. (2005). Contribución al estudio de la biología de la “arawana” *Osteoglossum bicirrhosum*. Trabajo de grado (Zootecnia). Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. 39 pág.
- Rodríguez V. Liliana. (2012). Efecto de la restricción alimenticia sobre el metabolismo energético y el crecimiento en juveniles de “cachama blanca” (*Piaractus brachypomus*). Tesis para optar el grado de magister en salud y producción animal. Bogotá-Colombia: Universidad Nacional de Colombia.
- Roy S., Mukherjee M., Bhattacharya S., Mandal C., Kumar L., Dasgupta S., Bandyopadhyay I. & Wakabayashi K. (2003). A new cell secreting insulin. Endocrinol. Vol. 144 (4): 1585 – 1593.
- Sánchez Muros, M.J.; L. García Rejón; L. García Salguero; M. de la Higuera & J. Lupiáñez. (1998). Long-term nutritional effects on the primary liver and kidney metabolism in rainbow trout. Adaptative response to starvation and a high-protein, carbohydrate-free diet on glutamate dehydrogenase and alanine aminotransferase kinetics. *Int. J. Biochem. Cell Biol.* 30(1):55-63.
- Santiago, C.; Gonzal, A.; Aralar, E.; Arcilla, R. (2004). Effect of stunting of juvenile bighead carp *Aristichthys nobilis* (Richardson) on compensatory growth and reproduction. *Aquac Res.* 35: 836-841

- Segner, H. & T. Braunbeck. (1988). Hepatocellular adaptation to extreme nutritional conditions in ide, *Leuciscus idus melanotus* L. (Cyprinidae). A morphofunctional analysis. *Fish Physiol. Biochem.* 5(2):79-97.
- Shimeno, S.; D. Kheyyali & M. Takeda. (1990). Metabolic adaptation to prolonged starvation in carp. *Nippon Suisan Gakkaishi.* 56(1):35-41.
- Silverstein, J.T. & E.M. Plisetskaya. (2000). The effects of insulin on food intake regulation in fish. *Am. Zool.* 40(2):296-308.
- Small, B.C.; J.H.Jr. Soares; L.C. Woods & G.E. Dahl. (2002). Effect of fasting on pituitary growth hormone expression and circulating growth hormone levels in striped bass. *N. Am. J. Aquacult.* 64(4):278-283.
- Soengas, J.L. & M. Aldegunde. (2002). Energy metabolism of fish brain. *Comp. Biochem. Physiol. B Biochem. Mol. Biol.* 131(3):271-296.
- Soengas, J.L.; E.F. Strong & M.D. Andrés. (1998). Glucose, lactate, and Á – Hydroxybutyrate utilization by rainbow trout brain: changes during food deprivation. *Physiol. Zool.* 71(3):285-293.
- Soengas, J.L.; E.F. Strong; J. FuenteS; J.A.R. Veira & M.D. Andrés. (1996). Food deprivation and refeeding in Atlantic salmon, *Salmo salar*: effects on brain and liver carbohydrate and ketone bodies metabolism. *Fish Physiol. Biochem.* 15(6):491-511.
- Stimpson, J.H. (1965). Comparative aspects of the control of glycogen utilization in vertebrate liver. *Comp. Biochem. Physiol.* 15:187-197.
- Sumpter, J.P.; P.Y. Le Bail; A.D. Pickering; T.G. Pottinger & J.F. Carragher. (1991). The effect of starvation on growth and plasma growth hormone concentrations of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 83(1):94-102.
- Sundby, A.; G.I. Hemre; B. Borrebaek; B. Christophersen & A.K. Blom. (1991). Insulin and glucagon family peptides in relation to activities of hepatic hexokinase and other enzymes in fed and starved Atlantic salmon (*Salmo salar*) and cod (*Gadus morhua*). *Comp. Biochem. Physiol.* 100B(3):467-470.
- Tacon A. (1987). The nutrition and feeding of farmed fish and shrimp a training manual I. The essential nutrients. FAO. Trust fund GCP/RLA/075/ITA. Brasilia, Brasil. 117 pág.
- Thorpe, A. & B.W. Ince. 1976. Plasma insulin levels in teleosts determined by a charcoalseparation radio-immunoassay technique. *Gen. Comp. Endocrinol.* 30:332-339.

- Tildon, J.T.; M.C. Mckenna; J. Stevenson & R. Couto. (1993). Transport of L-lactate by cultured rat brain astrocytes. *Neurochem. Res.* 18:177-184.
- Turano J., Borski J. & Daniels V. (2007). Effects of cyclic feeding on compensatory growth of hybrid striped bass (*Morone chrysops* x *M. saxatilis*) foodfish and water quality in production ponds. *Aquac Res* 39: 1514-1523.
- Tranulis, M.A.; B. Christophersen; A.K. Blom & B. Borrebaek. (1991). Glucose dehydrogenase, glucose-6-phosphate dehydrogenase and hexokinase in liver of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). Effects of starvation and temperature variations. *Comp. Biochem. Physiol.* 99B(3):687-691.
- Trzebiatowski R., Filipiak J. & Jakubowski R. (1981). Effect of stock density on growth and survival of rainbow trout (*Salmo gairdneri* Rich.). *Aquaculture*. Vol. 22: 289 – 295.
- Uchida, K.; S. Kajimura; L.G. Riley; T. Hirano; K. Aida & E.G. Grau. (2003). Effects of fasting on growth hormone/insulin-like growth factor I axis in the tilapia, *Oreochromis mossambicus*. *Comp. Biochem. Physiol.* 134A(2):429-439.
- Valente M., Lebail P., Gomes E. & Fauconneau B. (2003). Hormone profile in fast and slow growing strains of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in response to nutritional state. *Aquaculture*. 219: 829-839.
- Vega F., Rojas C., Espinosa L., Zúñiga L. & Nolasco H. (2011). Efecto de la frecuencia de alimentación sobre el crecimiento y supervivencia de *Oreochromis aureus* en cultivos experimentales. *REDVET Rev. Electron. Vet.* Vol. 12 (6): 1 – 13.
- Vergara V., Bazan H. & Look M. (1998). Evaluación comparativa de dos dietas balanceadas elaboradas mediante los procesos extruido y peletizado en el crecimiento de juveniles de truchas “arco iris”. En: Vergara, V.J. (Ed.). Aspectos aplicados sobre alimentación de truchas. Universidad Nacional Agraria La Molina. Lima, Perú. 11 – 14.
- Vigliano F., Quiroga M. & Nieto J. (2002). Adaptaciones metabólicas al ayuno y realimentación en peces. *Rev. Ictiol.* Vol. 10 (1/2): 78 – 108.
- Volkoff, H. & R.E. Peter. (2001). Interactions between orexin A, NPY and galanin in the control of food intake of the goldfish, *Carassius auratus*. *Regul. Peptides.* 101(1-3):59-72.
- Volkoff, H.; J.M. Bjorklund & R.E. Peter. (1999). Stimulation of feeding behavior and food consumption in the goldfish, *Carassius auratus*, by orexin A and orexin B. *Brain Res.* 846(2):204-209.

- Walton, M.J. & C.B. Cowey. (1982). Aspects of intermediary metabolism in salmonid fish. *Comp. Biochem. Physiol.* 73B(1):59-79.
- Wang T., Hung C. & Randall J. (2006). The comparative physiology of food deprivation: From feast to famine. *Annu. Rev. Physiol.* 68: 223-251.
- Wenderlaar Bonga, S.E. (1993). Endocrinology. IN: *The Physiology of Fishes*. Evans, D.H (ed). CRS Press, Florida:469-502.
- Wieser, W.; G. Krumschnabel & J.P. Ojwang-Okwor. (1992). The energetics of starvation and growth after refeeding in juveniles of three cyprinid species. *Environ. Biol. Fishes.*33:63-71.
- Wicki G., Rossi F. & Luchini L. (2003). Crecimiento compensatorio en *Piaractus mesopotamicus* y su importancia en producción. Congreso Asociación Latinoamericana de Acuicultura. 12 pág.
- Zammit, V.A. & E.A. Newsholme. (1979). Activities of fat and ketone-bodies metabolism and effects of starvation on blood concentrations of glucose and fat fuels in teleosts and elasmobranch fish. *Biochem. J.* 184:313-322.
- Zamudio J. (2014). Efecto de la restricción de alimento y posterior realimentación sobre el crecimiento y metabolism de juveniles de “yamú” *Brycon amazonicus*. Tesis de Magister en Producción Animal. Facultad de Medicina Veterinaria y de Zootecnia, Universidad Nacional de Colombia. pág.

VIII ANEXOS

Tabla 7. Matriz básica de datos

Días	Tratamiento	FCA	SGR	SFR	Mortalidad	Peso	Talla	K
15	A	0.52	3.51	1.83	1.32	290.66	27.83	1.34
15	A	0.51	3.45	1.76	1.32	290.79	27.95	1.32
15	A	0.75	2.48	1.86	0.79	286.97	27.88	1.32
15	B	0.72	2.66	1.92	1.32	267.50	27.21	1.30
15	B	0.95	2.14	2.03	1.85	270.00	27.23	1.33
15	B	0.86	2.39	2.04	1.32	257.63	26.71	1.34
15	C	0.62	3.10	1.93	0.26	270.66	26.94	1.37
15	C	0.92	2.29	2.10	1.85	254.74	26.96	1.28
15	C	1.29	1.64	2.12	1.05	241.05	26.40	1.30
33	A	1.96	0.83	1.62	0.26	337.30	29.35	1.32
33	A	1.22	1.26	1.54	0.53	365.00	29.90	1.35
33	A	1.69	1.00	1.69	1.33	343.38	29.42	1.35
33	B	1.71	0.98	1.67	0.26	309.73	28.11	1.38
33	B	3.33	0.57	1.89	0.80	293.92	27.68	1.37
33	B	1.53	1.10	1.69	0.53	304.05	28.63	1.28
33	C	3.46	0.52	1.79	0.26	287.97	28.56	1.23
33	C	1.23	1.35	1.66	0.27	299.41	28.37	1.30
33	C	0.91	1.88	1.70	0.79	301.89	28.35	1.31
53	A	0.94	1.42	1.33	0.53	447.81	31.36	1.45
53	A	0.97	1.34	1.29	1.07	476.89	33.14	1.31
53	A	0.85	1.55	1.31	0.80	468.51	32.33	1.38
53	B	1.86	0.87	1.62	0.26	362.54	29.41	1.42
53	B	1.09	1.46	1.58	0.27	382.14	31.25	1.25
53	B	1.82	0.90	1.64	0.53	357.59	30.09	1.32
53	C	1.15	1.44	1.66	0.52	357.30	29.37	1.41
53	C	1.00	1.58	1.59	0.27	379.35	29.62	1.46
53	C	1.33	1.26	1.66	0.80	364.46	29.33	1.44
83	A	0.86	1.24	1.07	0.80	641.06	35.09	1.47
83	A	0.97	1.09	1.05	1.08	653.36	35.60	1.43
83	A	1.28	0.87	1.11	1.08	602.60	34.70	1.43
83	B	1.05	1.40	1.47	0.27	514.64	33.24	1.43
83	B	1.18	1.22	1.45	0.27	519.06	33.09	1.41
83	B	1.24	1.26	1.56	0.80	490.00	32.57	1.40
83	C	1.31	1.23	1.61	0.53	462.62	32.00	1.39
83	C	1.52	1.01	1.53	0.00	468.92	32.55	1.34
83	C	2.33	0.75	1.74	0.81	426.42	30.73	1.44

Crecimiento compensatorio según el tipo de alimentación y el tiempo de alimentación

Tiempo	Tratamientos	Réplicas	Peso inicial	Peso final	Crecimiento compensatorio*
15 días	A	3	186.08	289.47	55.56
	B	3	186.08	265.04	42.43
	C	3	186.08	255.48	37.30
33 días	A	3	186.08	348.56	87.32
	B	3	186.08	302.57	62.60
	C	3	186.08	296.42	59.30
53 días	A	3	186.08	464.41	149.58
	B	3	186.08	367.42	97.45
	C	3	186.08	367.04	97.25
83 días	A	3	186.08	632.34	239.82
	B	3	186.08	507.90	172.95
	C	3	186.08	452.65	143.26

A = control; B = 1 día de restricción y C = 2 días de restricción.

Fotografías en campo del trabajo de investigación



Figura 18. Trucha arco iris en jaulas flotantes, lago Titicaca sector Charcas - Puno, abril de 2017.



Figura 19. Alimentación de la trucha “arco iris”, lago Titica sector Charcas –Puno, mayo de 2017.



Figura 20. Presencia de mortalidad en las jaulas de prueba, lago Titicaca sector Charcas –Puno, mayo de 2017.



Figura 21. Muestreo de la trucha “arco iris”, lago Titicaca sector Charcas –Puno, junio de 2017.



Figura 22. Muestras de trucha “arco iris”, lago Titicaca sector Charcas –Puno, julio de 2017.



Figura 23. Filete de trucha “arco iris”, laboratorio de Piscifactorías de los Andes S.A. sector Charcas – Puno, julio de 2017.

Registro de Temperatura del agua durante el periodo de experimentación en el sector Charcas
lago Titicaca, abril – julio del 2017

Fecha de registro	Temperatura Promedio [°C]
Fecha: 25/04/2017	14.50
Fecha: 26/04/2017	14.50
Fecha: 27/04/2017	14.60
Fecha: 28/04/2017	14.80
Fecha: 29/04/2017	14.60
Fecha: 30/04/2017	14.50
Fecha: 01/05/2017	14.50
Fecha: 02/05/2017	14.50
Fecha: 03/05/2017	14.60
Fecha: 04/05/2017	14.70
Fecha: 05/05/2017	14.70
Fecha: 06/05/2017	14.70
Fecha: 07/05/2017	14.70
Fecha: 08/05/2017	14.70
Fecha: 09/05/2017	14.70
Fecha: 10/05/2017	14.70
Fecha: 11/05/2017	14.70
Fecha: 12/05/2017	14.70
Fecha: 13/05/2017	14.70
Fecha: 14/05/2017	14.70
Fecha: 15/05/2017	14.70
Fecha: 16/05/2017	14.70
Fecha: 17/05/2017	14.70
Fecha: 18/05/2017	14.70
Fecha: 19/05/2017	14.70
Fecha: 20/05/2017	14.40
Fecha: 21/05/2017	14.20
Fecha: 22/05/2017	14.20
Fecha: 23/05/2017	14.20
Fecha: 24/05/2017	14.20
Fecha: 25/05/2017	14.20
Fecha: 26/05/2017	14.20
Fecha: 27/05/2017	14.20
Fecha: 28/05/2017	14.20
Fecha: 29/05/2017	14.20
Fecha: 30/05/2017	14.20
Fecha: 31/05/2017	14.20
Fecha: 01/06/2017	14.20
Fecha: 02/06/2017	14.50
Fecha: 03/06/2017	14.10
Fecha: 04/06/2017	13.50
Fecha: 05/06/2017	13.90
Fecha: 06/06/2017	14.60
Fecha: 07/06/2017	14.30
Fecha: 08/06/2017	13.70
Fecha: 09/06/2017	13.90
Fecha: 10/06/2017	13.80

Fecha de registro	Temperatura Promedio [°C]
Fecha: 11/06/2017	13.70
Fecha: 12/06/2017	13.60
Fecha: 13/06/2017	13.50
Fecha: 14/06/2017	13.50
Fecha: 15/06/2017	13.40
Fecha: 16/06/2017	13.40
Fecha: 17/06/2017	13.30
Fecha: 18/06/2017	13.30
Fecha: 19/06/2017	13.30
Fecha: 20/06/2017	13.30
Fecha: 21/06/2017	13.30
Fecha: 22/06/2017	13.30
Fecha: 23/06/2017	13.30
Fecha: 24/06/2017	13.30
Fecha: 25/06/2017	13.30
Fecha: 26/06/2017	13.40
Fecha: 27/06/2017	13.40
Fecha: 28/06/2017	13.30
Fecha: 29/06/2017	13.30
Fecha: 30/06/2017	13.30
Fecha: 01/07/2017	13.20
Fecha: 02/07/2017	13.30
Fecha: 03/07/2017	13.30
Fecha: 04/07/2017	13.30
Fecha: 05/07/2017	13.30
Fecha: 06/07/2017	13.10
Fecha: 07/07/2017	13.00
Fecha: 08/07/2017	13.00
Fecha: 09/07/2017	13.00
Fecha: 10/07/2017	13.00
Fecha: 11/07/2017	13.10
Fecha: 12/07/2017	13.10
Fecha: 13/07/2017	13.00
Fecha: 14/07/2017	12.90
Fecha: 15/07/2017	12.90
Fecha: 16/07/2017	12.90
Fecha: 17/07/2017	13.80
Fecha: 18/07/2017	13.80
Fecha: 19/07/2017	12.80
Fecha: 20/07/2017	12.80
Fecha: 21/07/2017	12.80
Fecha: 22/07/2017	13.00
Fecha: 23/07/2017	13.20
Fecha: 24/07/2017	13.20
Fecha: 25/07/2017	13.00
Promedio Total	13.83



"Año del Diálogo y la Reconciliación Nacional"

CONSTANCIA

El que suscribe superintendente de Producción de la Empresa Piscifactorías de los Andes S.A.

HACE CONSTAR:

Que el señor, Edwin Raúl, MAMANI LINO identificado con DNI N° 43750175 de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional del Altiplano, ha desarrollado su proyecto de investigación titulado **"Restricción Alimenticia sobre el Crecimiento Compensatorio de Trucha Arco Iris (*Oncorhynchus Mykiss*), en Etapa de Engorde en Jaulas Flotantes, Charcas Lago Titicaca 2017"**, en el Centro de Producción Charcas de la Empresa Piscifactorías de los Andes S.A., de fecha 25 de abril al 25 de julio del 2017.

Se expide la presente constancia a petición del interesado para los fines que estime por conveniente.

Puno, 27 de agosto del 2018


PISCIFACTORÍAS DE LOS ANDES S.A.
CENTRO DE PRODUCCIÓN PUNO
JAIME D. PÉREZ INCA
SUPERINTENDENTE DE CHARCAS