

Artigo Número 44

**NUTRIÇÃO LIPÍDICA PARA PEIXES**

*LIPID NUTRITION FOR FISH*

Paula Adriane Perez Ribeiro<sup>1</sup>, Maria Cristina Bressan<sup>2</sup>, Priscila Vieira Rosa Logato<sup>3</sup>,  
Antônio Carlos Silveira Gonçalves<sup>4</sup>

**Resumo**

A ingestão de produtos de origem animal, mais energéticos em relação aos de origem vegetal, pode acarretar obesidade e doenças provenientes desse quadro em situações onde o consumo é excessivo. Os lipídeos podem ser separados em classes, conforme suas propriedades químicas e fisiológicas, sendo que determinadas categorias refletem maiores benefícios à saúde, como, por exemplo, os ácidos graxos poliinsaturados. Os primeiros relatos sobre a importância dos lipídeos na nutrição de peixes datam da década de 1960. O metabolismo lipídico destes animais, com algumas particularidades proporciona um perfil lipídico à carne diferenciado, quando comparado aos demais. Espécies marinhas apresentam, naturalmente, teores mais elevados de ácidos graxos poliinsaturados ômega-3, em comparação às espécies de água doce, que, no entanto, são passíveis de alteração deste perfil, mediante manipulação de fatores ambientais e dietéticos. Uma grande variedade de lipídeos, de origem vegetal ou animal é utilizada como ingrediente em rações para peixes. No entanto, gorduras de animais terrestres, utilizadas em larga escala devido ao preço mais acessível, são fontes deficientes em ácidos graxos essenciais e, portanto, requerem uma associação com outras fontes que forneçam estes ácidos graxos. Os lipídeos de origem marinha (óleo de fígado de bacalhau; óleo de fígado de lula) são ricos em ácidos graxos ômega-3 (EPA e DHA), sendo muito utilizados em rações para salmonídeos e para algumas espécies de peixes e camarões marinhos.

**Palavras-chave:** peixe, ácidos graxos, metabolismo, perfil lipídico

**Summary**

Ingestion of products of animal origin, containing more energy relative to those of plant origin, may bring about obesity and diseases coming from that picture in situations where intake is excessive. Lipids can be separated into classes according to their chemical and physiological properties, particular categories reflecting greater benefits to health, as, for example, and polyunsaturated fatty acids. The first reports about the importance of lipids in fish nutrition date back to the 1960s. The lipid metabolism of these animals, with some particularities, provides a distinct lipid profile to meat when compared with the others. Sea species present, naturally, higher contents of omega-3 polyunsaturated fatty acids as compared with fresh water species, which, nevertheless, are liable to alterations of this profile by means of the manipulation of environmental and dietary factors. A great variety of lipids, either of animal or plant origin, is utilized as an ingredient in fish diets. Nevertheless, fats of land animals, utilized on a large scale, due to the more accessible price, are deficient sources of essential fatty acids, and therefore, require an association with other sources, which furnish these fatty acids. The lipids of marine origin (cod liver oil, squid liver oil) are rich in omega-3 fatty acids (EPA and DHA), these being much employed in diets for salmonids and for some species of fish and sea shrimps.

**Key words:** fish, fatty acids, metabolism, lipid profile

<sup>1</sup> Zootecnista, doutoranda - UFLA, Lavras-MG, [paulaperezribeiro@hotmail.com](mailto:paulaperezribeiro@hotmail.com)

<sup>2</sup> Médica veterinária, professora do Departamento de Ciência dos Alimentos - UFLA, [bressan@ufla.br](mailto:bressan@ufla.br)

<sup>3</sup> Zootecnista, professora do Departamento de Zootecnia - UFLA, [priscila@ufla.br](mailto:priscila@ufla.br)

<sup>4</sup> Graduando em Zootecnia - UFLA, [antonycarl2003@yahoo.com.br](mailto:antonycarl2003@yahoo.com.br)

## **Introdução**

O consumo de produtos de origem animal garante o fornecimento de aminoácidos essenciais e de energia, entre outros. Porém, os alimentos de origem animal apresentam maior densidade energética em relação aos de origem vegetal, devido ao maior teor lipídico dos mesmos. Assim, é possível a ocorrência de obesidade e doenças provenientes desse quadro em situações onde o consumo destes alimentos é excessivo.

A nutriologia humana e animal vêm investigando as relações entre as substâncias presentes na dieta e o desenvolvimento de doenças. Nesse contexto, distúrbios cardiovasculares estão relacionados ao consumo elevado de lipídeos, sobretudo na forma de óleos trans-insaturados, gorduras saturadas e colesterol, comumente presentes em alimentos de origem animal. Por outro lado, algumas classes lipídicas trazem benefícios à saúde, como os ácidos graxos poliinsaturados (PUFAs).

Os primeiros relatos sobre a importância dos lipídeos na nutrição de peixes datam da década de 1960. Estudos realizados pela "University of North London" demonstraram a importância dos lipídeos presentes em peixes para a evolução da nutriologia humana, relacionando-os à exigência de ácidos graxos poliinsaturados ômega-3 para o desenvolvimento do tecido nervoso central, em diferentes fases do desenvolvimento humano. Desses ácidos graxos, o ácido eicosapentaenóico (C20:5 n-3 ou EPA) e o ácido docosahexaenóico (C22:6 n-3 ou DHA) são encontrados em concentrações elevadas nos pescados marinhos e, em níveis mais baixos, em algumas espécies de água doce.

O conhecimento das séries lipídicas e sua incorporação nos alimentos de origem animal são tão importantes quanto informações sobre a capacidade de converter precursores em ácidos graxos de importância fisiológica.

Assim, o objetivo desta revisão é analisar o aproveitamento dos lipídeos pelos peixes, caracterizando seu metabolismo e contribuindo, desta forma, para um estudo mais detalhado de sua nutrição.

## **Categorias Lipídicas**

Os principais compostos identificados nos extratos lipídicos dos pescados podem ser agrupados em duas categorias, conforme apresentado na Tabela 1.

**Tabela 1** - Classes de lipídeos do tecido de peixes.

<b>Lipídeos Neutros</b>	<b>Lipídeos Polares</b>
Triacilgliceróis	Glicolipídeos
Hidrocarbonetos	Fosfolipídeos
Carotenóides	
Vitaminas lipossolúveis	
Esteróis	
Alquil e alquenil éteres de diacilgliceróis	
Álcoois graxos e Ceras	

Adaptado de Contreras-Guzmán (1998)

### **Lipídeos neutros**

Os lipídeos neutros, que não possuem cargas elétricas em sua estrutura, no músculo da maioria das espécies de peixes, somam cerca de 90% dos lipídeos totais. Alguns peixes de água doce e de clima tropical acumulam lipídeos semi-sólidos, que se depositam sobre o peritônio e podem ser separados quando o pescado é processado.

O aproveitamento das gorduras dos peixes de água doce é uma alternativa a ser considerada na alimentação animal, pois apresentam uma composição de ácidos graxos adequada, maior estabilidade em relação às gorduras de origem marinha e uma ampla faixa de plasticidade.

### **Lipídeos polares**

Os lipídeos que apresentam cargas elétricas em sua molécula são classificados como lipídeos polares. São formados pelos lipídeos de estruturas e representam de 5 a 50% dos lipídeos totais. A porcentagem de lipídeos polares depende do teor de triacilgliceróis ("lipídeos de reserva") presente nos tecidos, onde é observada uma relação inversa entre esses.

## **Metabolismo de Lipídeos em Peixes**

### **Digestão, absorção e transporte**

Os processos de digestão, absorção e transporte de lipídeos em peixes são similares aos processos observados em mamíferos, com algumas diferenças em função da complexidade do trato digestivo e das diferenças anatômicas dos pescados quando comparadas às várias espécies. Esta variabilidade ocorre em função do hábito alimentar

dos animais (peixes onívoros, herbívoros ou carnívoros), que determina, entre outros aspectos, o comprimento do trato digestivo e a produção enzimática de cada espécie.

Com relação à digestão do pescado; as secreções do estômago produzidas na região fúndica, incluem água, sais inorgânicos, muco, pepsinogênio, lipase gástrica e ácido clorídrico. A lipase gástrica, se comparada à pancreática, tem pouca atuação no processo digestivo das gorduras e, em geral, hidrolisa gorduras de baixo ponto de fusão e emulsificadas (Hoar & Randall, 1969).

A atividade lipolítica em peixes é geralmente mais efetiva na porção proximal do intestino e cecos pilóricos, cuja ação se estende, porém em menor efetividade, às demais porções do trato digestivo. O pâncreas e hepatopâncreas, assim como em mamíferos, são os principais sítios de fornecimento de enzimas digestivas, as quais em peixes carnívoros apresentam maior atividade de lipase, quando comparados às espécies onívoras e herbívoras. Por outro lado, a bile, secretada pelos hepatócitos, pode entrar na parte proximal do intestino ou ser estocada na vesícula biliar (quando não é necessária imediatamente), com a função de facilitar a digestão e a absorção dos lipídios e substâncias lipofílicas, como as vitaminas lipossolúveis (A, D, E e K). A emulsificação das gorduras e a neutralização da acidez do quimo facilitam a atividade das lipases gástrica e pancreática, pois aumentam a superfície de contato das gorduras e ativam as enzimas em função da elevação do pH (Rotta, 2003).

A digestão e absorção de ácidos graxos saturados e monoinsaturados, em peixes, é normalmente menor quando comparada a dos ácidos graxos poliinsaturados. Entretanto, uma vez absorvidas as gorduras da dieta, a energia proveniente da quebra dos triglicerídeos em ácidos graxos de diferentes graus de insaturação é igualmente utilizada nos processos metabólicos, e assim, a energia digestível dessas gorduras dietárias torna-se um bom indicador da biodisponibilidade de energia para os peixes (Bell et al., 2001).

Os lipídios da dieta são absorvidos na forma de ácidos graxos e monoglicerídeos. Os ácidos graxos de cadeia curta se difundem pelos enterócitos, sendo lançados posteriormente nos capilares sanguíneos. As micelas (rearranjos estruturais, obtido mediante a emulsificação do glóbulo de gordura pela ação dos sais biliares) tornam possível o contato dos ácidos graxos de cadeia longa e monoglicerídeos, presentes no bolo alimentar, com o sítio primário de absorção lipídica, a borda em escova das células mucosas intestinais. A partir daí, essas substâncias entram nas células por difusão. Os ácidos graxos de cadeia curta e média não requerem a assistência de uma micela para a absorção pela mucosa intestinal (Lehninger et al., 1998; Champe & Harvey, 1997; Swenson et al., 1996).

No retículo endoplasmático do enterócito ocorre a ressíntese dos triglicerídios, a partir dos ácidos graxos de cadeia longa e dos monoglicerídios. Esses, após a ressíntese, são incorporados às lipoproteínas, juntamente com colesterol, fosfolipídeos e vitaminas lipossolúveis, formando os chamados quilomícrons, que se difundem para o sangue ou linfa, transportando as gorduras no organismo (Rotta, 2003).

O transporte dos triacilgliceróis absorvidos é realizado por lipoproteínas circulantes (Murray et al., 1994; Champe & Harvey, 1997). Segundo Tocher (2003), os triacilgliceróis são transportados numa ordem de 85%, 52%, 22% e 11% por quilomícrons, lipoproteínas de densidade muito baixa (VLDL), lipoproteínas de baixa densidade (LDL) e lipoproteínas de alta densidade (HDL), respectivamente, em truta arco-íris (*Oncorhynchus mykiss*), sendo que proporções equivalentes foram encontradas para a sardinha do Pacífico (*Sardinops caerulea*) e seabass (*Dicentrarchus labrax*).

Estudos atuais revelam a presença de substâncias chamadas de "plasmalógenos" nas lipoproteínas de baixa densidade e alta densidade. Essas substâncias são uma subclasse de fosfolipídeos, que se formam quando um ácido graxo sofre uma ligação éter, em vez de uma ligação éster, no carbono 1 da molécula central de glicerol (Horrocks & Sharma, 1982; Snyder, 1996). Exemplo desses compostos são a fosfatidiletanolamina, um plasmalógeno similar em estrutura à fosfatidiletanolamina, bem como, a fosfatidilcolina, a fosfatidiserina, o fosfatidilinositol, similares à fosfatidilcolina, à fosfatidilserina e ao fosfatidilinositol, respectivamente. Existem também plasmalógenos similares ao ácido fosfatídico e à cardiolipina (Yamaguchi et al., 2000).

Os plasmalógenos podem ser encontrados no cérebro e na musculatura cardíaca, como o constituinte principal dos fosfolipídeos, porém sua função fisiológica não está definida. Alguns estudos mostram que há uma estreita relação entre os níveis de plasmalógenos detectáveis nas lipoproteínas plasmáticas e as taxas de reações oxidativas, sendo observada uma degradação seletiva dos plasmalógenos, quando expostos às reações oxidativas. Isso pode determinar, por exemplo, uma maior ou menor tolerância à hipóxia em algumas espécies de peixes, como uma forma de proteção às células, mediando os danos causados espontaneamente.

Os plasmalógenos também podem estar presentes nas brânquias, rins e baço dos peixes, cuja concentração e distribuição estão relacionadas com a exigência metabólica em ácidos graxos de cada espécie. Yamaguchi et al. (2000) encontraram valores de 0,94% e 0,23% de plasmalógenos na LDL e HDL do plasma, respectivamente, em carpa (*Cyprinos carpio*), e de 0,44% e 0,18% de LDL e HDL, respectivamente, em truta arco-íris (*Oncorhynchus mykiss*).

O conteúdo de plasmalógenos que compõem as lipoproteínas plasmáticas de peixes varia de acordo com as condições fisiológicas dos animais e conforme os parâmetros ambientais. Alguns autores afirmam que a porcentagem de plasmalógenos varia conforme o estágio de desenvolvimento, como verificado em larvas e adultos de hering do Atlântico (Mourent & Tocher, 1992), com alterações na concentração de oxigênio, como observado para o goldfish (Chang & Roots, 1995) e de acordo com a temperatura, como relatado em carpas mantidas sob baixa temperatura (Wodtke, 1991).

As modificações oxidativas em lipoproteínas de baixa densidade (LDL) podem converter a LDL em um composto que é reconhecido por uma grande variedade de receptores que atuam nas vias de "clearance", no metabolismo lipídico em mamíferos. A LDL oxidada tem sido utilizada na indução da expressão de uma grande variedade de genes em mamíferos. As lipoproteínas de animais heterotérmicos, como os salmonídeos, contêm altos níveis de ácidos graxos poliinsaturados, susceptíveis ao processo de modificação oxidativa. A LDL de truta arco-íris, por exemplo, pode ser facilmente oxidada na presença de  $\text{Cu}^{+2}$ , e, depois de oxidada ou acetilada, se injetada intravenosamente, favorece um aumento na taxa de "clearance", quando comparada a LDL nativa (Frøystad et al., 2002).

### **Biossíntese de ácidos graxos**

Os ácidos graxos são os principais constituintes dos lipídeos, aos quais conferem suas propriedades gerais. São ácidos carboxílicos alifáticos obtidos a partir da hidrólise de gorduras e óleos naturais. São classificados, conforme a cadeia carbônica, em: saturados, sem duplas ligações e insaturados, contendo uma ou mais duplas ligações (Murray et al., 1994).

A síntese orgânica dos ácidos graxos saturados acontece no compartimento extramitocondrial, por um sistema enzimático complexo, cujo ponto de partida é a acetil-CoA. A partir dos ácidos graxos saturados formam-se os monoinsaturados, no fígado, por meio da reação catalisada por dessaturases microssomais. Dos monoinsaturados originam-se os poliinsaturados, por ação de dessaturases específicas para a posição da dupla ligação na cadeia (Belda & Pourchet-Campos, 1991). Os peixes, assim como os demais animais são incapazes de produzir endogenamente as famílias ômega-9, ômega-6 e ômega-3 que, portanto devem ser supridas pela alimentação. Dessa forma, os ácidos oléico, linoléico e linolênico, precursores destas famílias, são essenciais a estes animais, sendo sintetizados somente pelas plantas (Swenson & Reece, 1996). Na Figura 1 é apresentado o esquema da biossíntese de ácidos graxos das séries ômega-9, ômega-6 e ômega-3, em animais e plantas.

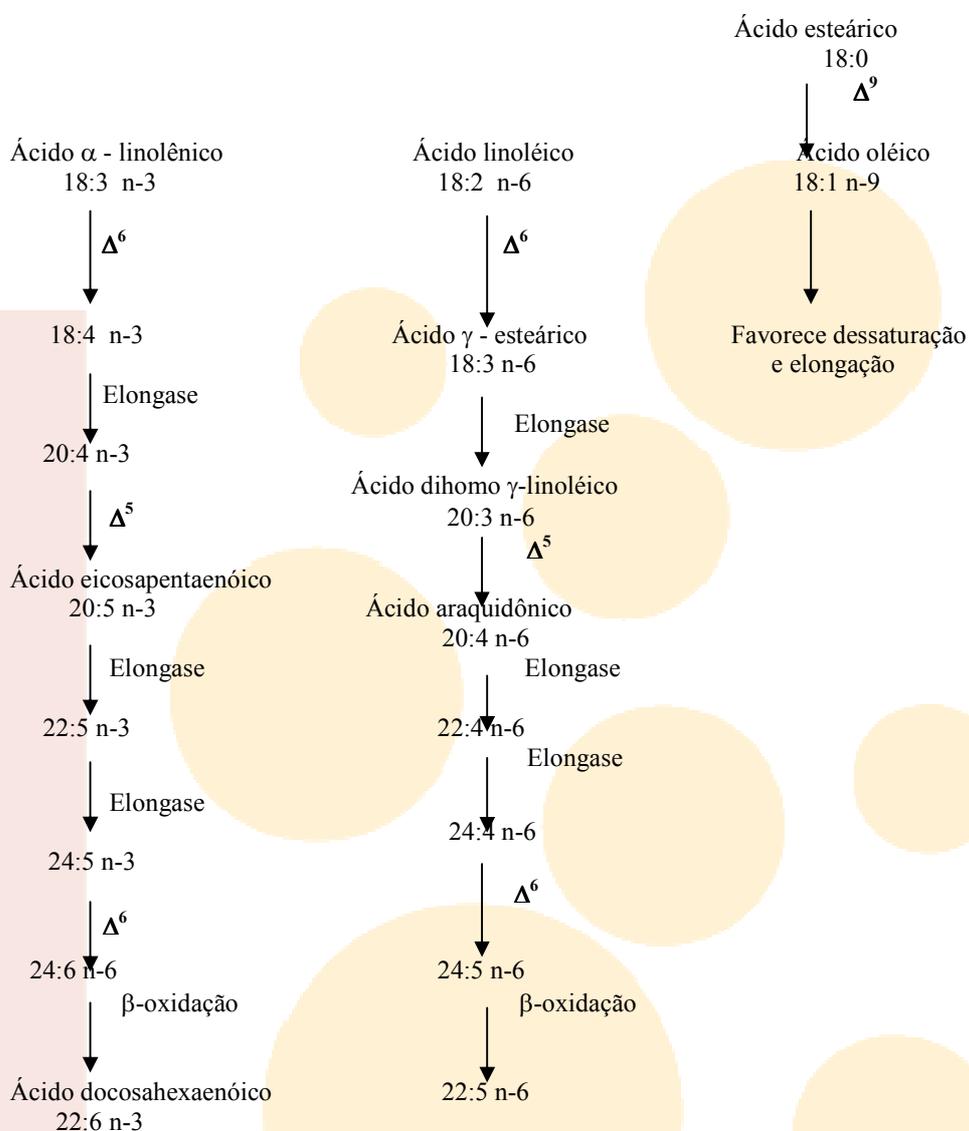
Acreditava-se que o processo de biossíntese em peixes seguia um padrão semelhante ao dos mamíferos. Posteriormente, observou-se que os peixes marinhos não possuíam essa capacidade de forma tão eficiente como os mamíferos e a maioria das espécies de água doce. Essa diferença influenciou de maneira significativa as exigências em ácidos graxos entre as espécies de água doce e marinha.

A cadeia alimentar marinha é formada por seres ricos em ômega-3, como o EPA e o DHA. Assim, os peixes marinhos perderam, aparentemente, a capacidade de alongamento e dessaturação de ácidos graxos. No entanto, os peixes de água doce, de uma forma geral, possuem uma série de enzimas capazes de modificar o perfil da dieta e dos ácidos graxos, bem como dos produtos de sua biossíntese. Isso significa que muitas dessas espécies podem transformar um determinado ácido graxo em seu correspondente de cadeia mais longa, o ácido  $\alpha$ -linolênico, C18:3 n-3, por exemplo, pode ser convertido em EPA, C20:5 n-3, e este pode originar o DHA, C22:6 n-3 (Martino, 2003).

As espécies de água doce, como a truta arco-íris (*Oncorhynchus mykiss*), carpa comum (*Cyprinus carpio*), bagre americano (*Ictalurus punctatus*), tilápia do Nilo (*Oreochromis niloticus*), pintado (*Pseudoplatystoma coruscans*), entre outros, ao contrário dos peixes de origem marinha, possuem a capacidade de realizar o processo de biossíntese com muita eficiência. Esse fato permite que na elaboração de rações seja feita a inclusão de óleos vegetais, desde que estes contenham quantidades adequadas de ácido  $\alpha$ -linolênico, que pode ser convertido em EPA e DHA pelo sistema enzimático do peixe (Martino, 2003).

As dessaturases, específicas para posição e número de insaturações na cadeia do ácido graxo, catalisam reações que utilizam oxigênio molecular e elétrons, obtidos da cadeia de transporte de elétrons (processo aeróbico) (Lehninger et al., 1998).

Os três tipos de dessaturases de ácidos graxos existentes são: acil-CoA, acil-lipídeo e acil-ACP dessaturase. A acil-CoA dessaturase, presente em animais, fungos e leveduras, é uma enzima de membrana que atua em reações de dessaturação de ácidos graxos esterificados a coenzima A (CoA) e utiliza como doador de elétrons o citocromo *b5*. A acil-ACP dessaturase, encontrada em plantas, atua em reações de dessaturação de ácidos graxos ligados a uma proteína acil-carreadora (ACP). A acil-lipídeo dessaturase é uma enzima de membrana encontrada em plantas, fungos e cianobactérias (Pereira et al., 2003).



**FIGURA 1** Biossíntese de ácidos graxos essenciais em animais (Champe & Harvey, 1997).

Os ácidos graxos essenciais podem ser dessaturados e elongados dependendo da espécie, pela atividade das enzimas  $\Delta^6$  e  $\Delta^5$  dessaturase (Lehninger et al., 1998). Os gatos, por exemplo, requerem baixa atividade da  $\Delta^6$  dessaturase e possivelmente da  $\Delta^5$  dessaturase também (Rivers et al., 1975); peixes marinhos apresentam atividade da  $\Delta^6$  dessaturase, porém com limitações da  $\Delta^5$  dessaturase, ao passo que os peixes de água doce como a truta, a carpa e a tilápia possuem atividade de ambas as dessaturases, podendo assim converter ácidos graxos essenciais a ácido araquidônico, EPA e DHA, por exemplo, (Tocher & Sargent, 1990; Mourente & Tocher, 1994). A  $\Delta^6$  dessaturase,

normalmente encontrada no retículo endoplasmático dos animais, catalisa reações de conversão de ácidos graxos essenciais a PUFAs, como a conversão do ácido linoléico em  $\gamma$ -linolênico e do ácido  $\alpha$ -linolênico em estearidônico. A  $\Delta 5$  dessaturase catalisa os passos finais da produção de PUFAs de 20 carbonos, como o ácido araquidônico e o EPA (Pereira et al., 2003).

Os estudos da atividade dessas enzimas são abundantes em ratos e camundongos, como uma maneira de contribuir para a medicina humana, buscando curas e tratamentos às doenças decorrentes do metabolismo anormal dos lipídeos. Porém, em outras espécies animais essas informações ainda são escassas. Por outro lado, é sabido que a capacidade de alongar e dessaturar ácidos graxos gerando compostos fisiologicamente importantes para o desenvolvimento dependem de uma série de fatores, entre eles, do sistema enzimático de cada espécie.

Uma maneira de aproveitar a capacidade de conversão das espécies de peixes de água doce e, conseqüentemente, enriquecer a carne e os produtos com PUFAs, é pela manipulação do plâncton dos tanques de criação. O plâncton, constituído basicamente por microalgas e microcrustáceos, é uma fonte em potencial do ácido  $\alpha$ -linolênico, precursor do EPA e do DHA (Watanabe et al., 1983).

A modulação da biossíntese de ácidos graxos poliinsaturados (PUFAs) é o ponto chave no tratamento de doenças crônicas como aterosclerose, diabetes, inflamações, câncer e doenças cardiovasculares.

### **Lipogênese**

As principais rotas lipogênicas apresentam uma grande variação entre as espécies, tanto na sua disposição nos tecidos, quanto nos substratos para a síntese lipídica. A lipogênese, em ratos, ocorre no tecido adiposo e fígado, no homem o tecido adiposo pode não ser considerado um sítio importante e o fígado apresenta baixa atividade lipogênica. Em algumas espécies de pássaros a síntese de lipídeos acontece exclusivamente no tecido hepático, onde é de grande importância no fornecimento de lipídeos para a formação do ovo.

Os processos lipogênicos e lipolíticos em peixes são comparáveis a maioria dos animais mamíferos. Assim, os ácidos graxos oriundos da quebra dos lipídeos da dieta podem ser incorporados à estrutura dos fosfolipídeos, armazenados como lipídeos de reserva ou oxidados para fornecer energia (Henderson, 1996).

As vias lipogênicas encontram-se mais ativas no período absorptivo do animal, quando a ingestão de energia pela dieta excede o gasto energético pelo organismo. A

síntese dos ácidos graxos é favorecida pela disponibilidade de substratos (acetil-CoA e NADPH, derivados do metabolismo da glicose) e pela ativação da enzima acetil-CoA carboxilase, que catalisa a reação para a formação de malonil-CoA, a partir de acetil-CoA. A síntese do triacilglicerol é também favorecida. Esse triacilglicerol formado é envolto, no fígado, em partículas de lipoproteínas de densidade muito baixa (VLDL), que seguem até os tecidos extra-hepáticos, como o tecido adiposo e o tecido muscular.

A taxa lipogênica em peixes de água doce é regulada por fatores nutricionais (os lipídeos da dieta podem suprimir a lipogênese). Shimeno et al. (1995) descreveram que, em carpa comum (*Cyprinus carpio*), um aumento na relação gordura/proteína da dieta inibe a lipogênese. Shimeno et al. (1996) observaram que em juvenis de "yellowtail" (*Seriola quinqueradiata*), níveis elevados de lipídeos dietéticos promovem uma redução na atividade das enzimas lipogênicas. Porém, Brauge et al. (1995), em trutas, descreve que quando a relação carboidrato/proteína da dieta é aumentada, obtém-se um aumento proporcional na lipogênese.

Estudos com "turbot" (*Psetta máxima*), uma espécie teleóstea marinha, mostram que a atividade de algumas enzimas hepáticas que participam dos processos de lipogênese, como a glicose-6-fosfato desidrogenase, enzima málica e a acetil-CoA carboxilase, apresenta uma pequena resposta ao aumento no teor de lipídeos da dieta (Regost et al., 2001).

As diferentes fontes de gordura influenciam os processos lipogênicos no organismo, porém, o grau dessa influência irá depender da espécie em questão. Dietas com altos níveis de ácidos graxos poliinsaturados diminuem a capacidade lipogênica do fígado e tecido adiposo de ratos e camundongos, mas pode estimular a lipogênese no tecido adiposo de suínos (Foufelle et al., 1992; Gondret et al., 1998). Pesquisas realizadas com carpa comum (*Cyprinus carpio*) mostram que dietas contendo ácidos graxos poliinsaturados ômega-3 reduzem a lipogênese e o catabolismo de aminoácidos no hepatopâncreas desses peixes (Shimeno et al., 1995). Observou-se também, em estudos com truta arco-íris (*Oncorhynchus mykiss*), que a atividade dos ácidos graxos saturados, nos hepatócitos, sofre uma diminuição significativa pelo aumento dos ácidos graxos poliinsaturados, especialmente pelo ácido  $\alpha$ -linolênico (C18:3 n-3), ácido eicosapentaenóico ou EPA (C20:5 n-3) e ácido docosahexaenóico ou DHA (C22:6 n-3) (Alvarez et al., 2001). Dietas contendo altos teores de gordura são responsáveis, ainda, pela redução da  $V_{max}$  e da eficiência catalítica da glicose-6-fosfato desidrogenase hepática em truta arco-íris (Henderson & Sargent, 1985).

### Requerimentos e Perfil Lipídico de Peixes

Diversos estudos sobre o metabolismo de ácidos graxos em peixes demonstram que as exigências variam de acordo com a espécie e isto é mais pronunciado quando são comparados os perfis de ácidos graxos de espécies marinhas e de espécies de água doce (Tabela 2).

**Tabela 2** - Exigência de ácidos graxos essenciais em peixes.

<b>Espécie</b>	<b>Ácido graxo</b>	<b>Exigência</b>
Bagre americano ( <i>Ictalatus punctatus</i> )	C18:2 n-6 e n-3 HUFA	1-2%
Truta arco-íris ( <i>Oncorhynchus mykiss</i> )	C18:3 n-3	1,0%
Salmão chum ( <i>Oncorhynchus keta</i> )	C18:3 n-3 e C18:2 n-6	1,0%
Carpa comum ( <i>Cyprinus carpio</i> )	C18:3 n-3 e C18:2 n-6	0,8%
Carpa capim ( <i>Ctenopharyngodon idella</i> )	C18:3 n-3 e C18:2 n-6	0,5%
Tilápia do Nilo ( <i>Oreochromis niloticus</i> )	C18:2 n-6	0,5%
Besugo ( <i>Chrysophrys major</i> )	C20:5 n-3	0,5%

Adaptado de Martino (2003)

A composição de ácidos graxos de peixes tropicais encontra-se documentada no Brasil para espécies cultivadas (alimentadas com dietas artificiais), mas o padrão básico de ácidos graxos em espécies selvagens é difícil de ser obtido, devido à variabilidade da alimentação natural destes animais (Tabela 3).

O perfil de ácidos graxos dos peixes é influenciado por parâmetros fisiológicos e ambientais, podendo, desta forma, ser manipulado para a obtenção de alguns benefícios.

#### Fatores ambientais

Os fatores ambientais, tais como salinidade e temperatura influenciam o metabolismo das diferentes espécies de peixes, afetando suas exigências de ácidos graxos. Uma estratégia importante de muitos teleósteos para a adaptação à temperatura é o aumento na proporção de ácidos graxos insaturados na membrana fosfolipídica. O nível de ácidos graxos insaturados no organismo depende não só da composição da dieta como também da dessaturação dos ácidos graxos (Tocher, 2003).

**Tabela 3** - Perfil lipídico básico de peixes tropicais de água doce e marinho, em % de ácidos graxos.

ESPÉCIES	ÁCIDOS GRAXOS								
	14:0	16:0	16:1	18:1	18:2	18:3	20:4	20:5	22:6
<b>Água doce</b>									
Mandi <sup>1</sup>	3,33	17,17	11,17	33,23	7,32	5,23	tr	tr	tr
Curimba <sup>2</sup>	3,30	32,00	14,60	22,90	3,70	5,60	tr	tr	tr
Tambaqui <sup>3</sup>	0,70	14,60	1,20	28,60	26,10	9,10	1,80	0,50	1,60
Tilápia <sup>4</sup>	4,70	25,20	6,70	30,90	12,80	0,90	1,30	0,10	0,60
<b>Marinha</b>									
Sardinha <sup>5</sup>	8,10	19,20	6,90	12,00	tr	tr	tr	13,60	9,90
Arenque <sup>6</sup>	7,00	16,00	6,00	13,00	tr	tr	tr	5,00	6,00
Cação-azul <sup>7</sup>	1,80	17,80	3,30	14,50	tr	tr	tr	5,10	31,80

Adaptado de Contreras-Guzmán (1998) e Oliveira et al. (2004); (tr) traços;

<sup>1</sup> *Pimelodus clarias* (Oetterer & Almeida Lima, 1980, citado por Contreras-Guzmán, 1998);

<sup>2</sup> *Prochilodus linneatus* (Maia et al., 1983, citado por Contreras-Guzmán, 1998);

<sup>3</sup> *Colossoma macropomum* (Maia et al., 1992);

<sup>4</sup> *Oreochromis niloticus* (Oliveira et al., 2004);

<sup>5</sup> *Sardinella brasiliensis* (Nunes et al., 1980, citado por Contreras-Guzmán, 1998);

<sup>6</sup> *Clupea harengus* (Internacional Association of Fish Meal Manufacturers, 1986, citado por Oliveira et al., 2004);

<sup>7</sup> *Prionace glauca* (Pizzardi, 1987, citado por Contreras-Guzmán, 1998);

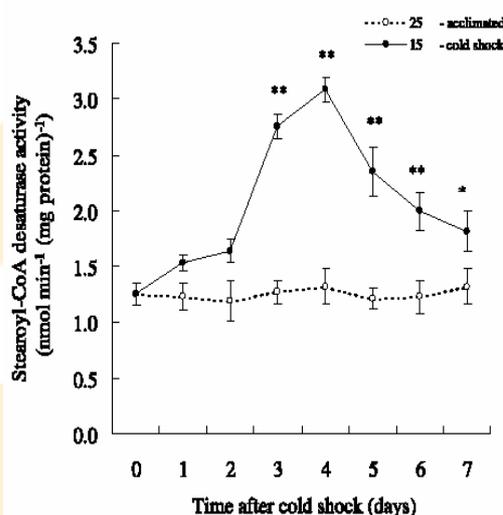
<sup>8</sup> *Raia* sp. (Instituto de Fomento Pesqueiro, 1983, citado por Contreras-Guzmán, 1998).

A dessaturação dos ácidos graxos de membrana tem sido considerada como um importante mecanismo de adaptação ao estresse térmico em peixes. Alterações na composição do ácido graxo do fosfolípido de membranas celulares evidenciam a adaptação ao frio para manter a sua fluidez, e a maioria das respostas significativas para este estresse é o aumento dos níveis de ácidos graxos insaturados, como observado em carpa e truta arco-íris (Trueman et al., 2000).

A esteroil-CoA dessaturase é uma enzima chave que catalisa reações para inserir duplas ligações na formação dos ácidos graxos insaturados. Este é também o primeiro e mais crítico passo na síntese de ácidos graxos insaturados no organismo (Murray, 1994). Conseqüentemente, a atividade da esteroil-CoA dessaturase influencia a composição dos ácidos graxos, que melhoram a fluidez das membranas celulares, assim como aumentam a capacidade adaptativa dos organismos aos ambientes frios.

Alterações paralelas na atividade da esteroil-CoA dessaturase e na composição de ácidos graxos monoinsaturados (MUFAs) dos microssomas hepáticos em milkfish (*Chanos chanos*) foram observadas por Hsieh et al. (2003), durante um estudo de aclimação a 15°C. Em resposta à temperatura fria, a atividade da esteroil-CoA dessaturase aumentou significativamente de 1,25 para 3,08mmol/min/g proteína, sendo de 2,3mmol/min/g proteína a 25°C, seguida por uma tendência a um declínio até os

níveis originais, como um sinal de recuperação fisiológica (Figura 3). A atividade da esteroil-CoA dessaturase aumentou com a queda na temperatura ambiental, fato este também observado em carpa comum e truta arco-íris, porém o nível e a duração da elevação desta atividade variam conforme a espécie (Hsieh et al., 2003).



**Figura 2** - Alterações na atividade da esteroil-CoA dessaturase nos microssomas hepáticos do milkfish (*Chanos chanus*), em aclimação de 25°C para 15°C (Hsieh et al., 2003).

A atividade desta enzima no fígado de carpa comum, um peixe de água tropical, mas tolerante às águas mais frias, foi de 6,9mmol/min/g proteína, quando a temperatura foi reduzida de 30°C para 10°C, sendo maior do que a observada para o milkfish. A atividade da esteroil-CoA dessaturase em truta arco-íris durante a redução de temperatura de 20°C para 5°C aumentou de 0,27 para 0,54mmol/min/g proteína.

O milkfish é incapaz de sobreviver ao processo de aclimação à baixa temperatura, se o nível de atividade da esteroil-CoA dessaturase não sofrer elevação. O aumento na atividade desta enzima em baixas temperaturas induz um aumento na proporção de ácidos graxos insaturados, que são essenciais para a manutenção da fluidez de membrana em situações de adaptação ao frio, assim como melhoram a capacidade adaptativa de muitas espécies em condições frias (Figura 4).

A capacidade de aumento da atividade da esteroil-CoA dessaturase varia conforme a espécie e favorece a tolerância térmica de peixes teleósteos. Luzia et al. (2003) ao avaliarem o perfil lipídico da tilápia nilótica, por exemplo, obtida em rios, reportaram valores de 8,95% de ácidos graxos no verão e 4,10% no inverno, porém, com uma maior proporção de poliinsaturados na época fria em relação aos saturados e monoinsaturados. Esta variação pode ser explicada pela diminuição evidente na

temperatura, que, por conseqüência, reduz a disponibilidade de alimento natural para os peixes.

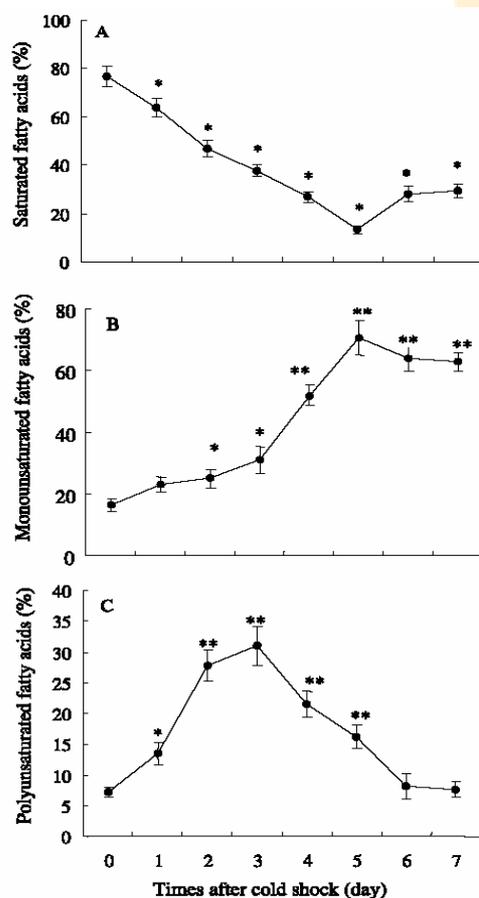
### **Alimentação**

Embora a influência dos parâmetros ambientais na determinação das exigências lipídicas para peixes seja importante, a alimentação é o fator que mais contribui para o perfil de ácidos graxos destes animais (Watanabe, 1987).

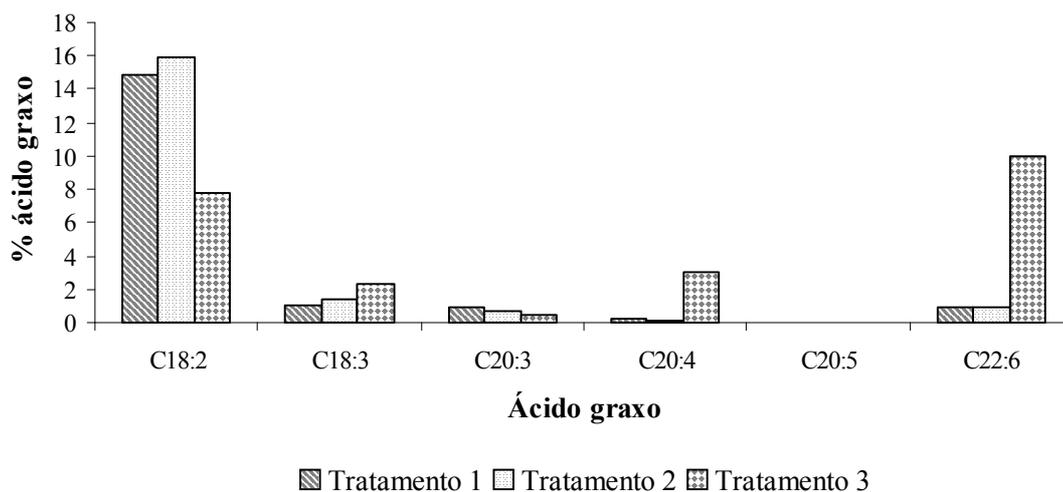
A base da cadeia alimentar marinha é constituída por algas unicelulares, compostas por, aproximadamente, 20% de seu peso seco de lipídeos, sendo que 50% desses lipídeos se encontram sob a forma de ácidos graxos poliinsaturados (PUFAs), principalmente da série ômega-3. As microalgas de água doce possuem uma constituição de ácidos graxos muito similares às de origem marinha. Entretanto, o perfil lipídico dessas algas apresenta-se com uma maior concentração de ácidos graxos poliinsaturados da série ômega-6. Essa diferença vem caracterizar e determinar a composição de ácidos graxos entre as espécies de peixes de água doce e marinha (Martino, 2002).

Uma maneira prática de enriquecer a alimentação de peixes criados em cativeiro é através do uso de alimento natural, que pode ser obtido pela fertilização dos tanques com adubo orgânico e/ou químico. O plâncton constitui um item obrigatório na dieta de quase todos os alevinos e de muitas espécies de peixes filtradores (Watanabe, 1983). O zooplâncton acumula suas reservas energéticas predominantemente sob a forma de lipídeos. A composição em ácidos graxos da carcaça destes peixes irá depender de sua alimentação e, conseqüentemente, de sua capacidade filtradora (Lavaniegos & López-Cortés, 1997).

Diferentes condições de cultivo de tilápia nilótica (*Oreochromis niloticus*) mostraram que os filés provenientes de tanques adubados apresentam maior teor protéico e menor deposição lipídica, tendo seu perfil lipídico, uma melhor relação n-3/n-6, com altos níveis de DHA (ácido docosahexaenóico), o que reflete a composição lipídica do alimento natural obtido com uma fertilização mista (química e orgânica) (Ribeiro, 2003). Na Figura 6 são ilustrados os resultados obtidos por Ribeiro (2003), sendo: tratamento 1 - tanque de alvenaria com ração comercial; tratamento 2 - tanque de terra com ração comercial; tratamento 3 - tanque de terra adubado.



**Figura 3** - Alterações na composição de ácidos graxos saturados (A), monoinsaturados (B) e poliinsaturados (C) nos microsomas hepáticos de milkfish (*Chanus chanus*), durante a adaptação a mudança de temperatura de 25°C para 15°C (Hsieh et al., 2003).



**Figura 4** - Histograma representativo dos valores médios dos principais ácidos graxos das séries n-6 e n-3 encontrados nos filés de tilápia do Nilo (*Oreochromis nilóticos*), mantida em 3 sistemas de cultivo (Ribeiro, 2003).

Comprovando a influência da dieta na composição lipídica dos peixes, Maina et al. (2003), estudando a composição corporal de ácidos graxos de tilápias do Nilo (*Oreochromis niloticus*) alimentadas com dietas a base de torta de girassol e óleo de milho, em substituição à farinha de peixe, observou uma influência significativa da dieta sobre o perfil lipídico dos animais. Os peixes alimentados com dietas contendo os substituintes (óleo de milho e torta de girassol) apresentaram teores elevados dos ácidos palmítico (C16:0), oléico (C18:1) e linoléico (C18:2 n-6), sendo de 31,3%, 34,7% e 29,7%, respectivamente, enquanto que os animais alimentados com a dieta controle (farinha de peixe) mostraram níveis menores destes compostos (13,8%). No entanto, para os ácidos graxos de cadeia longa, principalmente os ácidos eicosapentaenóico (C20:5 n-3) e docosahexaenóico (C22:6 n-3), a dieta controle proporcionou teores mais elevados na carcaça das tilápias, uma vez que a farinha de peixe é naturalmente mais rica nestes compostos quando comparada ao milho e ao girassol.

O reflexo da alimentação no perfil lipídico de peixes também foi verificado por Regost et al. (2003) em estudo com turbot (*Psetta maxima*), substituindo-se o óleo de peixe da dieta por óleo de soja ou óleo de linhaça. Observou-se um reflexo da dieta na composição de ácidos graxos do fígado e tecido muscular dos peixes. Os animais alimentados com dietas contendo óleo de soja apresentaram maiores teores de C18:2 n-6, enquanto aqueles que receberam rações contendo óleo de linhaça revelaram níveis mais elevados de C18:3 n-3.

### **Lipídeos na Formulação de Dietas**

Uma variedade de lipídeos, de origem vegetal ou de origem animal é utilizada como ingrediente em rações para peixes. As gorduras de animais terrestres são fontes lipídicas muito utilizadas em rações para organismos aquáticos, pois apresentam preços mais acessíveis. No entanto, essas fontes lipídicas são deficientes em ácidos graxos essenciais e, portanto, requerem uma associação com outras fontes que forneçam estes ácidos graxos.

Os lipídeos de origem marinha (óleo de fígado de bacalhau; óleo de fígado de lula) são ricos em EPA e DHA e são utilizados em rações para peixes de água doce (salmonídeos) e para algumas espécies de peixes e camarões marinhos. O fator limitante para o uso destas fontes lipídicas na elaboração de rações é o custo. Entretanto, no ano de 2000, a produção de óleo de peixe foi de aproximadamente 1,32 milhões de toneladas

e cerca de 570.000 toneladas foram utilizadas em rações para a aquicultura (Zimmermann, et al., 2001).

Outra fonte de ácidos graxos essenciais utilizada em larga escala é o óleo vegetal oriundo de linhaça, canola e soja, que contêm quantidades consideráveis de ácido  $\alpha$ -linolênico (C18:3 n-3). A semente de linhaça, por exemplo, apresenta cerca de 35% de lipídeos, dos quais praticamente a metade é de C18:3 n-3. Esses óleos podem ser adicionados às rações, de forma a manter uma relação adequada entre ácidos graxos n-3/n-6 (Sousa, 2002).

### **Referências Bibliográficas**

ALVAREZ, M.J.; DIEZ, A.; LOPEZ-BOTE, C.; GALLEGU, M.; BAUTISTA, J.M. Short-term modulation of lipogenesis by macronutrients in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) hepatocytes. **British of Journal Nutrition**, v.84, p.619-628, 2001.

BELDA, M.C.R.; POURCHET-CAMPOS, M.A. Ácidos graxos essenciais em nutrição: uma visão atualizada. **Ciência e Tecnologia de Alimentos**, Campinas, v.11, n.1, p.5-35, 1991.

BELL, M.V.; DICK, J.R.; PORTER, A.E.A. Biosíntesis and tissue deposition of docosahexaenoic acid (22:6 n-3) in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). **Lipids**, v.36, p.1153-1159, 2001.

BRAUGE, C.; CORRAZE, G.; MEDALE, F. Effects to dietary levels of carbohydrate and lipid on glucose oxidation and lipogenesis from glucose in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, reared in freshwater or in seawater. **Comp. Biochem. Physiol.**, v.111A, p.117-124, 1995.

CHAMPE, P.C.; HARVEY, R.A. **Bioquímica ilustrada**. Ed. Artes Médicas, Porto Alegre, RS. 1997. 446p.

CHANG, M.C.J.; ROOTS, B.I. The effects of temperature and oxygen acclimation on phospholipids of goldfish *Carassius auratus* brain microsomes. **Neurochem. Res.** v.10, p.355-376. 1995.

CONTRERAS-GUZMÁN, E.S. **Bioquímica de pescados e derivados**. Jaboticabal: FUNEP, 1998. 409p.

FOUFELLE, F.; PERDEREAU, D.; GOUHOT, B.; FERRE, P.; GIRARD, J. Effect of diets rich in medium-chain and long-chain triglycerides on lipogenic-enzyme gene expression in liver and adipose tissue of the weaned rat. **European Journal of Biochemistry**, v.208, p.381-387, 1992.

FRØYSTAD, M.K.; VOLDEN, V.; BERG, T.; GJØEN, T. Metabolism of oxidized and chemically modified low density lipoproteins in rainbow trout – clearance via scavenger receptors. **Developmental & Comparative Immunology**, v.26, p.723-733, 2002.

GONDRET, F.; MOUROT, J.; LEBAS, F.; BONNEAU, M. Effects of dietary fatty acids on lipogenesis and lipid traits in muscle, adipose tissue and liver of growing rabbits. **Journal of Animal Science**, v.66, p.483-489, 1998.

HENDERSON, R.J. Fatty acid metabolism in freshwater fish with particular reference to polyunsaturated fatty acids. **Arch. Anim. Nutr.** v.49, p.5-22, 1996.

HENDERSON, R.J.; SARGENT, J.R. Fatty acid metabolism in fish. In: COWEY, C.B.; MACKIE, A.M.; BELL, J.G. **Nutrition and feeding in fish**. Londres, Inglaterra: Academic Press, p.349-364, 1985.

HOAR, W.S.; RANDALL, D.J. **Fish physiology**. Academic Press, London, v.I, 1969. 465p.

HORROCKS, L.A.; SHARMA, M. Plasmalogens and O-alkyl glycerophospholipids. In: HAWTHORNE, J.N.; ANSELL, G.B. **Phospholipids**. Elsevier, Amsterdam, p.51-93. 1982.

HSIEH, S.L.; CHEN, Y.N.; KUO, C.M. Physiological responses, desaturase activity and fatty acid composition in milkfish (*Chanos chanos*) under cold acclimation. **Aquaculture**, v.220, p.903-918, 2003.

LAVANIEGOS, B.E.; LÓPEZ-CORTÉS, D. Fatty acid composition structure of plankton from the San Lorenzo Channel, Gulf of California. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**. v.45, p.845-854, 1997.

LEHNINGER, A.L.; NELSON, D.L.; COX, M.M. **Princípios de bioquímica**. São Paulo: SARVIER. 2ª ed. 1998. 839p.

LUZIA, L.A.; SAMPAIO, G.R.; CASTELLUCCI, C.M.N.; TORRES, E.A.F.S. The influence of season on the lipid profiles of five commercially important species of Brazilian fish. **Food Chemistry**, p.1-5, Jan, 2003.

MAINA, J.G.; BEAMES, R.M.; HIGGS, D.; MBUGUA, P.N.; IWAMA, G.; KISIA, S.M. Partial replacement of fishmeal with sunflower cake and corn oil in diets for tilapia *Oreochromis niloticus* (Linn): effect on whole body fatty acids. **Aquaculture Research**, v.34, p.601-608, 2003.

MARTINO, R.C. Exigências e cuidados da adição de lipídeos em rações para peixes e a sua importância para o homem. **Rev. Panorama da Aqüicultura**, v.12, n.74, p.52-54. 2002.

MARTINO, R.C. Exigências e cuidados da adição de lipídeos em rações para peixes e a sua importância para o homem – Parte 2. **Rev. Panorama da Aqüicultura**, v.13, n.75, p.58-60. 2003.

MOURENT, G.; TOCHER, D.R. Lipid class and fatty acid composition of brain lipids from Atlantic herring *Chupea harengus* at different stages of development. **Mar. Biol.**, v.112, p.553-558. 1992.

MOURENT, G.; TOCHER, D.R. In vivo metabolism of [1-<sup>14</sup>C] linolenic acid (18:3 n-3) and [1-<sup>14</sup>C] eicosapentaenoic acid (20:5 n-3) in a marine fish: time-course of the desaturation/elongation pathway. **Biochem. Biophys.**, v.1212, p.109-118, 1994.

MURRAY, R.K. et al. **Harper: bioquímica**. 7.ed. São Paulo: Atheneu, 1994. 763p.

NUNES, I.J. **Nutrição animal básica**. Belo Horizonte: UFMG, 1995. 98p.

OLIVEIRA, N. de M.S.; BRESSAN, M.C.; ANDRADE, P.L.; OLIVEIRA, W.R.M.; VICENTE, E.; NETO, J.V. Perfil de ácidos graxos em filés de tilápia (*Oreochromis niloticus*) submetidos a tratamentos de sanificação. In: XIX CBCTA, Congresso Brasileiro de Ciência e Tecnologia de Alimentos, Recife, Pernambuco, 2004.

PEREIRA, S.L.; LEONARD, A.E.; MUKERJI, P. Recent advances in the study of fatty acids desaturases from animals and lower eukaryotes. **Prostaglandins, Leukotrienes and Essential Fatty Acids**. 68 (2003), 97-106.

REGOST, C.; ARZEL, J.; CARDINAL, M.; ROBIN, J.; LAROCHE, M.; KAUSHIK, S.J. Dietary lipid level, hepatic lipogenesis and flesh quality in turbot (*Psetta maxima*). **Aquaculture**, v.193, p.291-309, 2001.

REGOST, C.; ARZEL, J.; ROBIN, J.; ROSENLUND, G.; KAUSHIK, S.J. Total replacement of fish oil by soybean or linseed oil with a return to fish oil in turbot (*Psetta maxima*) 1. Growth performance, flesh fatty acid profile, and lipid metabolism. **Aquaculture**, v.217, p.465-482, 2003.

RIBEIRO, P.A.P. **Perfil de ácidos graxos poliinsaturados em filés de tilápias do nilo (*Oreochromis niloticus*) mantidas em diferentes condições de cultivo**. 2003. 56p. Dissertação (Mestrado em Zootecnia)-Universidade Federal de Lavras, Lavras.

RIVERS, J.P.; SINCLAIR, A.J.; CRAWFORD, M.A. Inability of the cat to desaturate essentially fatty acids. **Nature**, v.285, p.171-173, 1975.

ROTTA, M.A. **Aspectos gerais da fisiologia e estrutura do sistema digestivo dos peixes relacionados à piscicultura**. Embrapa - Corumbá, MS, 2003. 49p.

SHIMENO, S.; KHEYYALI, D.; SHIKATA, T. Metabolic response to dietary lipid to protein ratios in common carp. **Fish Sci.**, v.61, p.977-980, 1995.

SHIMENO, S.; HOSOKAWA, H.; TAKEDA, M. Metabolic response of juvenile yellowtail to dietary carbohydrate to lipid ratios. **Fish Sci.**, v.62, p.945-949, 1996.

SNYDER, F. Ether-linked lipids, and their bioactive species; occurrence, chemistry, metabolism, regulation and function. In: VANCE, D.E.; VANCE, J.E. **Biochemistry of lipids and membranes**. Elsevier, Amsterdam, p.183-210. 1996.

SOUSA, R.V. **Óleos em rações de suínos dos 70 aos 100 Kg e seus efeitos sobre o metabolismo de lipídeos, desempenho, qualidade da carcaça e características físico-químicas da carne**. Lavras: UFLA, 2002. 150p. (Tese de Doutorado).

SWENSON, M.J.; REECE, W.O. **Dukes: fisiologia dos animais domésticos**. 11.ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1996. 856p.

TOCHER, D.R.; SARGENT, J.R. Incorporation into phospholipid classes and metabolism via desaturation and elongation of various <sup>14</sup>C-labeled n-3 and n-6 polyunsaturated fatty acids in trout astrocytes in primary culture. **J. Neurochem.**, v.542, p.118-124, 1990.

TOCHER, D.R. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish. **Reviews in Fisheries Science**, v.11, n.2, p.107-184, 2003.

TRUEMAN, R.J.; TIKU, P.E.; CADDICK, M.X.; COSSINS, A.R. Thermal thresholds of lipid restructuring and delta 9-desaturase expression in the liver of carp (*Cyprinus carpio*). **J. Exp. Biol**, v. 203, p.641-650, 2000.

WATANABE, T.; KITAJIMA, C.; FUJITA, S. Nutricional values of live organisms used in Japan for mass propagation of fish: a review. **Aquaculture**, v.34, p.115-143, 1983.

WATANABE, T. Requerimentos de ácidos graxos y nutrición lipídica en los peces. **Nutrición en Acuicultura II**, v.319, p.99-166, 1987.

WODTKE, E. Temperature adaptation of biological membranes. The effects of acclimation temperature on the unsaturation of the main neutral and charged phospholipids in mitochondrial membrane of the carp (*Cyprinus carpio* L.) **Biochem. Biophys.**, v.640, p.698-709. 1991.

YAMAGUCHI, T. MIYAMOTO, K.; YAGI, S.; HORIGANE, A.; SATO, M.; TAKEUCHI, M. Detection of plasmalogen from plasma low density lipoprotein and high density lipoprotein in carp, *Cyprinus carpio*, and rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v.127, p.339-346, 2000.

ZIMMERMANN, S.; MOREIRA, H.L.M.; VARGAS, L.; RIBEIRO, R.P. **Fundamentos da moderna aqüicultura**. Ed. ULBRA, Canoas, RS. 2001. 199p.