



Revisão de conteúdo:

Proteínas e seu metabolismo

Prof. Dacley Hertes Neu

Lista de tabelas

Tabela 1. . Composição de aminoácidos essenciais e não essenciais para peixes.....	2
Tabela 2. Composição de aminoácidos essenciais (incluindo cistina e tirosina) dos alimentos (base na matéria natural).....	8-9
Tabela 3. Coeficientes de digestibilidade da proteína e energia de algumas fontes alimentares para diferentes espécies de peixes.....	10
Tabela 4. Coeficientes de digestibilidade verdadeiro da proteína e de aminoácidos essenciais e não essenciais de alguns alimentos para a tilápia do Nilo.....	10
Tabela 5. Exigência de proteína de diferentes espécies de peixes em diferentes fases fisiológicas.....	12
Tabela 6. Descrição das proteases.....	22
Tabela 7. Atividade específica de enzimas nas seções gastrintestinal do pintado (<i>Pseudoplatystoma corruscans</i>).....	23

Lista de figuras

Figura 1. Aminoácidos não essenciais, semi essenciais e essenciais para suínos em crescimento.....	3
Figura 2. Representação esquemática de um aminoácido.....	5
Figura 3. Redução de crescimento de peixes quando uma dieta apresenta deficiência em aminoácidos essenciais.....	6
Figura 4. Relação aminoácido essencial em relação ao aminoácido referência (lisina; AAE/L).....	13
Figura 5. Representação para redução das partículas.....	14
Figura 6. Representação de um peixe com estômago não funcional estômago.....	15
Figura 7. Representação de um peixe com estômago funcional.....	15
Figura 8. Anatomia de dois peixes com hábito alimentar distinto.....	16
Figura 9. Representação do Esfíncter pilórico e da redução do tamanho das proteínas.....	17
Figura 10. Intestino de tilápias do Nilo, com destaque para as vilosidades.....	17
Figura 11. Caminhos da absorção dos alimentos.....	18
Figura 12. Processo final da absorção dos aminoácidos com destino ao fígado.....	18
Figura 13. Larva de zebrafish (<i>Danio rerio</i>) com dois dias de idade.....	21
Figura 14. “Turnover” de aminoácidos nos peixes.....	25
Figura 15. Destino dos aminoácidos.....	28
Figura 16. Via bioquímica da degradação de proteína, carboidratos e lipídios.....	30
Figura 17. Esquema geral do metabolismo proteico.....	31

Figura 18. Mudanças no peso de tilápias do Nilo (g) alimentadas com diferentes níveis proteicos por 10 semanas.....	34
Figura 19. Padrão de variação nas taxas de excreção nitrogenada de salmões (sockeye salmon) alimentados com uma refeição diária e em jejum por 22 dias.....	36
Figura 20. Excreção de ureia e os processos que envolvem sua excreção.....	38

Conteúdo

1. Introdução	1
2. Proteínas	2
3. Alimentos proteicos.....	4
3.1. Alimentos proteicos de origem vegetal.....	6
3.2. Alimentos proteicos de origem animal	7
3.3. Composição de aminoácidos essenciais dos alimentos (base natural).....	8
4. Fontes proteicas na alimentação de peixes	9
5. Exigência de proteína para peixes	11
6. Conceito de proteína ideal	13
7. Digestão e absorção	14
7.1 Digestão de larvas.....	20
7.2. Enzimas.....	22
8. Metabolismo Proteico.....	24
9. Proteína nos órgãos alvos	32
9.1. Músculo	32
9.2. Reprodução	33
9.3. Desempenho.....	34
9.4. Parâmetros sanguíneos.....	35
10. Excreção	35
11. Função nutricional das proteínas	38
12. Considerações finais	38
13. Referências	39

Proteínas e seu metabolismo

1. Introdução

O cultivo de peixes em cativeiros cresce a um ritmo constante no Brasil, atingindo valores acima de 600 mil toneladas no ano de 2017.

Esse aumento foi proporcionado pela tecnificação em que os sistemas de cultivos empregados passaram, de extensivos a semi-intensivos e mais recentemente intensivos, onde a produção é maior por determinada unidade de área. Contudo, esse desenvolvimento demandou a especialização dos produtores, que passaram a ofertar aos animais uma ração completa, que atende as exigências nutricionais tanto nos quesitos referentes a carboidratos e lipídios como também de proteína, sem a preocupação da alimentação natural.

Os valores despendidos com rações ultrapassam 50% do custo total de produção (Firetti & Sales, 2004), e a proteína é o nutriente mais caro que compõe uma dieta para peixes. Esses animais necessitam de grande quantidade proteica em suas refeições devido excretar seus resíduos na forma nitrogenada, além de não precisarem manter a temperatura corporal, pois seu gasto energético é reduzido quando comparados a outros animais.

Devido aos peixes demandarem rações com 25% de proteína bruta, mas que podem chegar até acima de 50% dependendo do hábito alimentar da espécie criada, esse nutriente deve ser sabiamente disposto em uma dieta. Tanto a parte vegetal como a animal deve ser controlada, isso porque na parte vegetal há presença de fitato, que indisponibiliza nutrientes aos peixes e pode virar resíduo no ambiente aquático, e a parte proteica animal tem quantidades de micro e macro nutrientes, como ferro e fósforo elevada, que quando não disponibilizada durante a alimentação também pode tornar-se fonte poluidora do ambiente ao qual o animal está inserido.

Por isso, é interessante conhecer os coeficientes de digestibilidade dos ingredientes ofertado em dietas práticas aos peixes, e se possível trabalhar com base em proteína digestível, pois assim pode-se trabalhar a parcela que não é aproveitada dos alimentos, substituindo-os por outros, sem que o animal sofra alguma perda de desempenho zootécnico, relacionado à nutrição.

2. Proteínas

As proteínas são os componentes orgânicos mais abundantes nos tecidos dos peixes, totalizando aproximadamente 65 a 75% do peso seco destes animais. Os aminoácidos são os componentes estruturais das proteínas e, nos animais, estão sob duas formas, livres ou ligados às proteínas, isto é, incorporado na cadeia peptídica (Wilson, 2002).

Os peixes, como outros vertebrados e muitos invertebrados, são incapazes de sintetizar em quantidade e velocidade certos aminoácidos, os quais devem ser fornecidos através da dieta (Tabela 1). Essas moléculas, quando necessárias pela alimentação, são designadas como essenciais (Guillaume et al., 2001). Por outro lado, existem aquelas denominadas de não essenciais, que são obtidas por meio de reações internas dos animais, a partir de alguns substratos, e, ainda existem no caso de suínos, alguns aminoácidos dito como semi essenciais, pois eles são requeridos apenas em uma etapa da produção (Figura 1) e são originados a partir de aminoácidos essenciais. O conjunto de ambos os grupos, essenciais e não essenciais, devem estar presentes em dietas balanceadas para suprir os requerimentos proteicos dos indivíduos (Wilson, 1985), pois como os aminoácidos são os constituintes da proteína, na verdade está sendo suprido a quantidade de aminoácidos que são os nutrientes essenciais.

Tabela 1. Composição de aminoácidos essenciais e não essenciais para peixes

Essenciais	Não essenciais
Arginina	Alanina
Histidina	Asparagina
Isoleucina	Ácido aspártico
Leucina	Ácido glutâmico
Lisina	Glutamina
Treonina	Glicina
Triptofano	Prolina
Valina	Serina
Metionina	Cisteína
Fenilalanina	Tirosina

Adaptado de Guillaume et al. (2001)

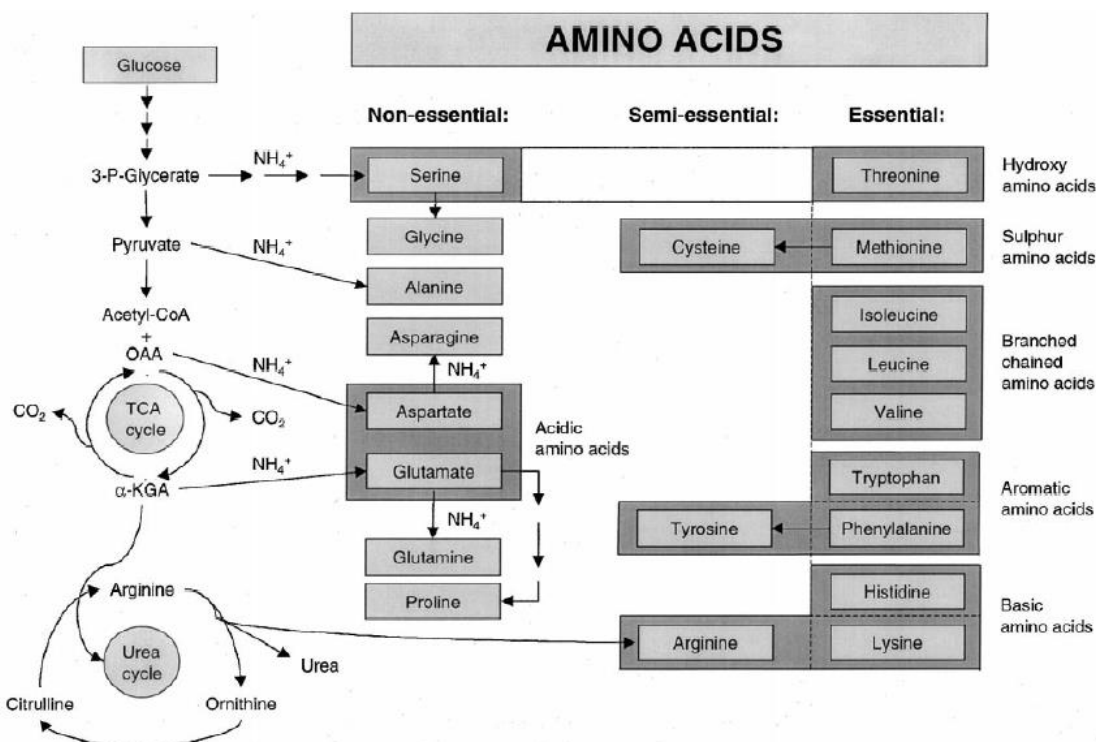


Figura 1. Aminoácidos não essenciais, semi essenciais e essenciais para suínos em crescimento. Copiado de Moreira (2013).

A histidina e a glicina são os dois aminoácidos presentes em maiores quantidades no corpo dos peixes e são responsáveis, individualmente ou em conjunto, por cerca de 50% do total do *pool* de aminoácidos livres no músculo de diversas espécies piscícolas (Zebran & Creach, 1979 *apud* Seixas Filho, 2004). Talvez seja por essa razão que quando ocorre a migração reprodutiva do salmão (período em que o mesmo fica sem se alimentar), a quantidade de histidina livre no músculo e no trato digestivo diminui para pequenas frações com relação aos seus valores iniciais, pois os salmões a utilizam como fonte de energia no músculo (Seixas Filho, 2004).

Da mesma forma, após um período de 15 dias sem alimentação, carpas comum (*Cyprinus carpio*) apresentam um perfil de aminoácidos no plasma sanguíneo inferiores às carpas que foram alimentadas continuamente, com exceção dos aminoácidos histidina e glicina, que foram superiores inclusive nos peixes que foram continuamente alimentados, isso sugere que os aminoácidos podem ter sido transportados para os locais onde o organismo estava necessitando (Zebran & Creach, 1979 *apud* Seixas Filho, 2004).

A maioria dos animais monogástricos, incluindo os peixes, requer os mesmos dez aminoácidos essenciais: arginina, histidina, isoleucina, leucina, lisina, metionina, fenilalanina, treonina, triptofano e valina (Lovell, 1998), destacados na tabela 1.

Um pouco de história da nutrição de

peixes: Os estudos com proteína primeiramente basearam-se em dose-resposta, tentando encontrar o maior crescimento de uma dada espécie com um nível de proteína aplicado à dieta. As primeiras espécies a serem determinadas as exigências de proteína e aminoácidos foram o salmão, a carpa comum, a enguia japonesa e o bagre americano, e em seguida um limitado valor de exigência proteica e aminoacídica foi verificada para outros espécimes de salmão, trutas, “*sea bass*” e diversas espécies de tilápias (Wilson, 1985).

O pioneiro nos estudos com aminoácidos foi o professor John Halver na década de 1950, que verificou o perfil de aminoácidos do ovo da galinha e testou esses níveis em peixes!

3. Alimentos proteicos

Os peixes consomem proteínas para obter os aminoácidos. Os aminoácidos são os componentes estruturais das proteínas. Os componentes básicos dos aminoácidos são um grupo carboxila, um grupo amino e um grupamento R (cadeia lateral) ligados a um mesmo carbono alfa (α). A diferenciação dos aminoácidos se dá pela composição do grupamento de cadeia lateral (Lehninger et al., 1995) (Figura 2).

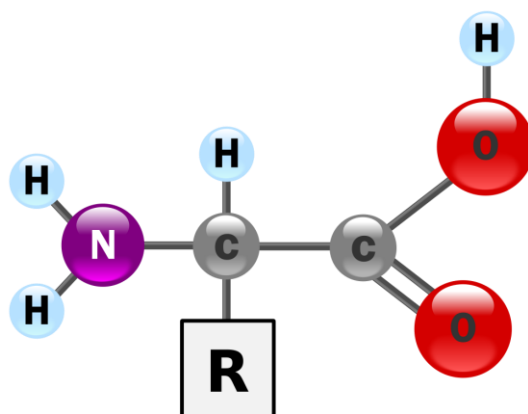


Figura 2. Representação esquemática de um aminoácido. Copiado do Google.

O consumo regular de proteínas ou aminoácidos é requerido continuamente, pois, os mesmos são utilizados pelos peixes, quer para construir novas proteínas (crescimento e reprodução) ou para substituir as existentes (manutenção) (Wilson, 2002).

Quantidades insuficientes de proteína (aminoácidos) na dieta de peixes resultam em uma redução ou até mesmo na cessação do crescimento e da perda do peso devido a retirada de proteína dos tecidos menos vitais para a manutenção da função dos tecidos mais vitais (Wilson, 2002) (Figura 3).

No Brasil, vários alimentos de origem animal e vegetal podem ser utilizados com sucesso na alimentação de peixes. Entretanto, os perfis de biodisponibilidade dos aminoácidos essenciais e não essenciais que compõe cada um desses alimentos devem ser avaliados, principalmente com relação aos aminoácidos limitantes (Furuya, 2010), pois as fontes não apresentam o mesmo perfil, ou seja, uma farinha de peixe apresenta concentração e disponibilidade de aminoácidos diferente de uma farinha de sangue e de um farelo de soja.

Por isso, a mistura de fontes proteicas, tanto vegetais quanto animais em uma dieta de peixes é interessante, pois dessa forma ocorrerá o fornecimento dos aminoácidos que são limitantes em alguns alimentos. Porém, deve sempre observar se não está sendo incluído conteúdo além do necessário, que trará efeitos indesejados, tanto ao peixe quanto ao ambiente.

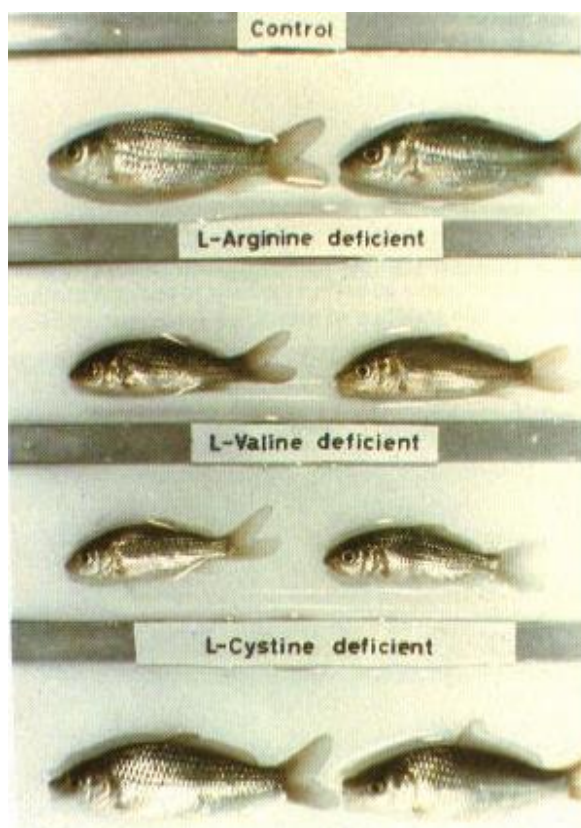


Figura 3. Exemplo de redução de crescimento de peixes quando uma dieta apresenta deficiência em aminoácidos essenciais. Na figura há peixes do grupo controle, peixes do grupo com deficiência de arginina, deficiência de valina e por fim, com deficiência de cistina.

3.1. Alimentos proteicos de origem vegetal

Dentre os alimentos proteicos de origem vegetal, o mais amplamente utilizado em rações é o farelo de soja, isto está ligado a dois motivos, a disponibilidade do produto no mercado brasileiro já que o mesmo é um dos grãos mais encontrados nacionalmente (Meurer et al., 2008), e à qualidade nutricional, pois o mesmo apresenta bom perfil aminoacídico (com excessão da metionina) (Cai & Burtle, 1996), digestibilidade e baixo conteúdo de fósforo na sua composição, o que contribui para o controle da qualidade do ambiente. Porém, seu alto custo faz com que outras fontes sejam incluídas à ração, visando reduzir o valor final de produção. (em 22/02/2018 a saca de soja de 60 kg estava custando R\$ 71,08, de acordo com o site notícias agrícolas).

Outros exemplos de alimentos são o farelo de algodão-28 e 38% de PB, farelo de girassol, glúten de milho-21 e 60% de PB e farelo de canola. Embora esses ingredientes

também sejam boas fontes de proteína, geralmente suas inclusões são limitadas por existirem alguns fatores antinutricionais com características específicas (Hendricks, 2002). Sendo assim, é interessante salientar que é possível incluir outras fontes proteicas de origem vegetal secundárias para peixes (a principal é farelo de soja), pois essas fontes colaboram com o incremento proteico, e isso tem importância na redução da inclusão de alimentos de origem animal e até mesmo na redução da quantidade de farelo de soja. Contudo, pode haver fatores anti nutricionais como os inibidores de proteínas, oxalatos, taninos, nitritos, dentre outros, assim denominados, devido ao fato de interferirem na absorção de nutrientes, podendo acarretar danos à saúde quando ingeridos em altas quantidades (Benevides et al., 2011).

Para entender mais sobre este tema (Fatores antinutricionais), recomenda-se a leitura de Benevides et al. (2011) e do capítulo do livro de Halver (2004) – Anti nutritional factors – ambos estão disponíveis na página da disciplina para *download*.

Esse tema será tratado melhor no conteúdo de aula “alimentos e aditivos utilizados em rações para organismos aquáticos”.

Outra situação comum ocorre em formulações de dietas práticas (utilização de alimentos convencionais como soja, milho, trigo, etc., e não os purificados como gelatina, caseína, etc., que são utilizados somente em laboratório para determinação de exigências nutricionais) é o frequente excesso de vários aminoácidos essenciais e não essenciais. Pode acontecer também a deficiência de alguns essenciais quando poucos alimentos são incluídos na formulação e a mesma não for suplementada com aminoácidos industriais e sintéticos (metionina).

3.2. Alimentos proteicos de origem animal

Há diversos alimentos de origem animal que podem ser utilizados como fontes proteicas, são eles: farinha de vísceras de aves, farinhas de peixes (tilápia, anchova, fauna acompanhante em geral), farinha de resíduos do processamento de peixes, farinha de carne e ossos, farinha de penas, e farinha de sangue e derivados (sangue tostado, sangue atomizada, fração celular sanguínea) (Furuya, 2010).

Usualmente, as farinhas de peixes são consideradas entre as melhores fontes proteicas de origem animal, pois elas apresentam um perfil de aminoácido essencial que

satisfaz a exigência da maioria dos peixes teleósteos, e também possui uma alta biodisponibilidade desses nutrientes aos consumidores (Jobling et al., 2001).

As farinhas de origem animal geralmente são mais caras que os farelos de origem vegetal, contudo há algumas matérias primas no mercado que possuem preço atrativo (também dependerá da quantidade comprada), mas tem que ser verificado o valor de digestibilidade da mesma, pois se os animais não aproveitarem, é um custo alto que não será convertido em carne e ocorrerá poluição ambiental devido ao nitrogênio excretado.

Você sabia? Quando falamos em farinha estamos nos referindo a alimentos de origem animal, e quando falamos em farelo nos referimos a itens de origem vegetal!

3.3. Composição de aminoácidos essenciais dos alimentos (base natural)

A composição aminoacídica de grande parte dos alimentos utilizados para a formulação de dietas práticas para peixes já foram determinadas e estão compiladas em uma tabela nos livros, “Tabelas Brasileiras para a Nutrição de Tilápias” (Tabela 2), e “Tabelas Brasileiras para a Nutrição de Aves e Suínos”, nem todos os alimentos possuem todos os aminoácidos determinados (triptofano e fenilalanina, são exemplos – isso por que o processo de obtenção é diferente acaba elevando os preços), essas tabelas auxiliam na elaboração de dietas que atendam as exigências nutricionais dos peixes e facilita a vida dos nutricionistas.

Tabela 2. Composição de aminoácidos essenciais (incluindo cistina e tirosina) dos alimentos (base na matéria natural)

Alimento	Aminoácido (%)											
	Arg	His	Ile	Leu	Lys	Met	Met + cys	Phe	Phe + tyr	Thr	Trp	Val
Algodão, farelo ¹	4,47	1,09	1,28	2,37	1,72	0,24	0,69	2,12	2,74	1,40	nd	1,91
Arroz, farelo ²	0,92	0,33	0,42	0,81	0,64	0,07	0,21	0,58	0,84	0,49	0,10	0,65
Arroz, quirera ²	0,41	0,17	0,32	0,67	0,30	0,11	0,21	0,50	0,72	0,28	nd	0,43
Carne e ossos, farinha ²	3,22	0,64	1,09	2,30	2,59	0,46	0,84	1,92	2,41	1,20	0,18	1,80
Levedura, autolisada ³	1,33	0,69	1,62	2,51	2,59	0,47	0,76	1,49	2,25	2,22	nd	2,00
Levedura, parede celular ²	1,55	0,76	2,05	2,84	2,90	0,42	0,64	1,70	2,39	2,43	nd	2,45
Levedura, íntegra ²	1,08	0,52	1,41	1,86	1,90	0,28	0,28	1,13	1,52	1,49	nd	1,68
Milho, glúten 60 ^{1,2}	1,47	1,15	2,54	11,13	1,04	1,19	1,81	3,97	6,91	1,91	nd	2,49
Milho, grão ^{3,4}	0,38	0,23	0,23	0,86	0,20	0,12	0,24	0,38	0,68	0,26	0,04	0,33
Nabo, forrageiro ⁵	1,82	0,78	1,14	1,95	1,42	0,22	nd	1,13	1,86	1,26	nd	1,36
Peixe, farinha ⁶	3,42	1,15	2,24	3,79	4,04	1,40	2,00	2,20	3,65	2,17	0,27	2,87
Penas, farinha ²	5,71	0,49	3,90	6,63	2,94	0,47	4,93	3,84	4,96	3,87	0,43	5,58

Alimento	Aminoácido (%)											Val
	Arg	His	Ile	Leu	Lys	Met	Met+cys	Phe	Phe+tyr	Thr	Trp	
Sangue, farinha convencional ⁷	3,96	4,96	0,76	12,49	8,45	1,05	1,89	nd	9,91	4,61	nd	7,60
Sangue, farinha tambor ⁷	4,00	5,23	0,74	12,61	8,88	1,29	2,33	nd	9,99	4,11	nd	7,97
Sangue, farinha, atomizado ⁷	3,58	5,64	0,24	13,02	8,58	1,32	1,95	nd	9,65	3,75	nd	7,96
“Silagem”, peixe ácida ⁸	2,91	1,40	3,23	3,50	3,33	2,17	2,94	2,05	3,36	2,04	0,36	2,70
“Silagem”, peixe biológica ⁸	1,86	0,99	1,20	2,42	2,42	1,86	2,53	1,31	2,30	1,64	0,24	1,42
“Silagem”, peixe enzimática ⁸	2,98	1,32	2,21	3,31	3,22	2,21	2,99	2,21	3,52	2,09	0,40	2,29
Soja, farelo ⁹	3,36	1,17	2,18	3,67	3,10	0,50	1,06	2,23	3,44	1,66	0,53	2,24
Sorgo, alto tanino ¹⁰	0,36	0,22	0,38	1,25	0,18	0,16	0,34	0,40	0,82	0,31	0,09	0,49
Sorgo, baixo tanino ¹⁰	0,31	0,18	0,38	1,25	0,18	0,18	0,33	0,30	0,70	0,31	0,09	0,51
Trigo, farelo ¹¹	0,96	0,39	0,53	0,73	0,67	0,20	0,41	0,61	1,00	0,48	0,18	0,63
Triticale, grão ¹²	1,30	0,64	1,03	1,90	0,96	0,26	0,53	1,36	1,77	0,86	0,09	1,33
Visceras, farinha ¹³	4,55	1,25	2,63	4,58	5,01	1,34	2,61	2,51	4,05	2,46	0,52	3,28

nd = não determinado

Arg = arginina; His = histidina; Ile = isoleucina; Leu = leucina; Lys = lisina; Met = metionina; Met+cys = metionina + cistina; Phe = fenilalanina; Phe+tyr = fenilalanina + tirosina; Thr = treonina; Trp = triptofano; Val = valina

¹Gonçalves et al. (2009); ²Guimarães et al. (2008a); ³Hisano et al. (2008); ⁴Furuya et al. (2001a) e Gonçalves et al. (2009); ⁵Santos et al. (2010); ⁶Furuya et al. (2001a), Guimarães et al. (2008b) e Gonçalves et al. (2009); ⁷Narváez-Solarte (2006); ⁸Borghesi et al. (2008); ⁹Guimarães et al. (2008a) e Gonçalves et al. (2009); ¹⁰Freire et al. (2005); ¹¹Furuya et al. (2001b), Guimarães et al. (2008a) e Gonçalves et al. (2009); ¹²Tachibana et al. (2010a); ¹³Guimarães et al. (2008a).

Adaptado de Furuya (2010).

4. Fontes proteicas na alimentação de peixes

As proteínas não são idênticas em seus valores nutricionais, tal fator está diretamente ligado a sua digestibilidade e composição em aminoácidos. Existem alguns ingredientes proteicos que contêm altos níveis de proteína bruta, mas que apresentam grande proporção de nitrogênio não-proteico. Neste caso, estes ingredientes não contribuem com aminoácidos suficientes para suprir as exigências nutricionais das espécies e simplesmente aumentam a produção de amônia e excreção de nitrogênio pelos peixes, com prejuízos à produtividade e à qualidade da água no ambiente do sistema de criação (Cho, 1990).

A digestibilidade tem sido amplamente utilizada para avaliar o valor nutricional de ingredientes e rações, uma vez que um alimento pode apresentar elevado conteúdo de um nutriente, mas apresentar baixa digestibilidade (Gonçalves, 2007) – Esse tópico será visto mais adiante na aula de “Digestibilidade”. Entretanto, sua inserção aqui é interessante para melhor entendimento do conteúdo!

Embora a tilápia seja o peixe mais estudado nacionalmente no âmbito nutricional, diversas outras espécies são conhecidas cientificamente com relação ao aproveitamento dos nutrientes dos alimentos.

Na tabela 3 há uma compilação de dados referentes à digestibilidade de alguns alimentos proteicos para diferentes espécies de peixes.

Tabela 3. Coeficientes de digestibilidade da proteína de algumas fontes alimentares para diferentes espécies de peixes

Espécie	Alimento	CDA(%) Proteína	Fonte
Pacu	Farelo soja	81	Abimorad & Carneiro (2004)
Pacu	Milho	84	Abimorad & Carneiro (2004)
Pacu	Farelo trigo	94	Abimorad & Carneiro (2004)
Pacu	Farinha peixe	88	Abimorad & Carneiro (2004)
Pacu	Farinha Vísceras	83	Abimorad & Carneiro (2004)
Jundiá	Milho	84	Oliveira Filho & Fracalossi (2006)
Jundiá	Farelo soja	88	Oliveira Filho & Fracalossi (2006)
Jundiá	Farinha Resíduo de peixe	85	Oliveira Filho & Fracalossi (2006)
Carpa	Farinha peixe	90	Kim et al. (1998)
Truta arco íris	Farinha peixe	92	Gomes et al. (1995)
Truta arco íris	Glúten de milho	95	Gomes et al. (1995)
Truta arco íris	Farelo soja	95	Glencross et al. (2004)
Tilápia do Nilo	Milho	90	Gonçalves (2007)
Tilápia do Nilo	Farinha peixe	83	Gonçalves (2007)
Tilápia do Nilo	Farelo soja	94	Gonçalves (2007)

CDA = coeficiente de digestibilidade aparente (quanto ele aproveitou do alimento específico em sua dieta).

Na tabela 4, estão apresentados os coeficientes de digestibilidade da proteína e aminoácidos de alguns alimentos para a tilápia do Nilo.

Tabela 4. Coeficientes de digestibilidade verdadeiro da proteína e de aminoácidos essenciais e não essenciais de alguns alimentos para a tilápia do Nilo

Coeficiente de digestibilidade verdadeiro (%)																	
Alimento	PB	Aminoácido essencial								Aminoácido não-essencial							
		Arg	Phe	His	Ile	Leu	Lys	Met	Thr	Val	Asp	Glu	Ala	Cys	Gly	Ser	Tyr
Milho, grão	90,02	92,61	90,79	89,26	87,67	87,47	91,01	91,14	88,23	88,71	89,57	83,70	91,00	88,35	93,08	91,31	89,61
Milho, glúten 60	92,50	95,06	92,44	92,10	87,88	90,70	90,63	93,83	89,46	89,67	94,97	82,98	87,26	90,62	87,68	92,48	87,64
Peixe, farinha	86,01	90,43	84,27	80,44	81,04	86,95	83,42	87,24	82,54	75,13	86,22	86,46	85,63	87,58	83,82	81,96	85,24
Soja, farelo	93,58	95,47	93,72	94,54	92,25	93,80	93,68	93,85	91,31	89,00	93,24	94,32	93,07	89,45	79,31	93,23	89,79
Trigo, farelo	89,62	92,28	88,40	89,59	88,10	87,93	87,07	93,13	86,62	88,57	86,33	84,37	91,39	87,60	94,09	86,33	94,46

PB = proteína bruta; Arg = arginina; Phe = fenilalanina; His = histidina; Ile = isoleucina; Leu = leucina; Lys = lisina; Met = metionina; Thr = treonina; Val = valina; Asp = ácido aspártico; Glu = ácido glutâmico; Ala = Alanina; Cys = cistina; Gly = glicina; Ser = serina; Tyr = tirosina.

Fonte: Ribeiro (2009) adaptado de Furuya (2010).

5. Exigência de proteína para peixes

Os requerimentos de proteína para peixes são mais altos quando comparados a outros vertebrados. O teor de proteína ideal é cerca de duas vezes maior do que para mamíferos ou aves durante a primeira semana de vida, estágio mais exigente (Lovell, 1998). – Esse tópico será visto mais adiante na aula intitulada “Exigência nutricional”, mas sua inserção aqui é importante para a fixação do conteúdo!

Geralmente, o requerimento proteico reduz com a idade do peixe, por exemplo, os níveis proteicos ótimos para salmonídeos jovens estão em torno de 45 a 50% da dieta (45 a 50% da composição da dieta é proteína!), enquanto que para juvenis esse valor é de aproximadamente 40% e para adultos em torno de 35%. Alevinos de bagre americano exigem cerca de 40% de proteína na dieta, juvenis necessitam de 30 a 35% e os adultos de 25 a 35%. Da mesma forma, para tilápias com menos de um grama, é recomendado fornecer cerca de 35 a 50% de proteína, e, quando atingem a fase de um a cinco gramas de peso, o recomendado cai para 30 a 40% de proteína, quando atinge cerca de cinco a 25 gramas o percentual proteico diminui para 25 a 30% e peixes acima de 25 gramas requerem uma quantidade em torno de 20 a 25% de proteína (Wilson & Halver, 1986).

NOTA: É melhor fornecer uma ração com níveis adequados de energia digestível e não bruta (conceito que vem da digestibilidade), mas ainda são poucas empresas de ração trabalham com esse conceito em território nacional.

De acordo com Pezzato et al. (2004) as rações para peixes devem conter entre 24 e 50% de proteína bruta, em função da fase de desenvolvimento, do ambiente e da espécie. Porém ainda podem ser verificadas diferenças entre o hábito alimentar e idade, e quanto mais jovens, maior conteúdo é requerido.

Essa aparente maior exigência de proteína na dieta é explicada pelo fato do peixe apresentar menor consumo de energia, principalmente por não precisar regular a temperatura corpórea, como no caso de aves e mamíferos e serem capazes de utilizar mais eficientemente a proteína como fonte de energia, uma vez que a excreção dos subprodutos do metabolismo dos aminoácidos (íon amônio – NH_4^+ ou amônia não

ionizada – NH_3) é feito passivamente pelas brânquias, com reduzido custo energético (Pezzato et al., 2004), economizando no catabolismo de proteínas. Além desses fatores, contribui para menor exigência de energia o fato dos peixes não sofrerem ação da gravidade.

Embora os peixes necessitem de maior exigência em termos de proteína, quando falamos nos aminoácidos, a diferença é relativamente pequena. Por exemplo, se uma tilápia necessita de 25% de PB em sua dieta e nessa ração conter 1,42% de lisina, a quantidade de lisina da proteína é de 5,68%. Para suínos que recebem 12,5% de PB na dieta e a quantidade de lisina nessa dieta for de 0,75%, temos que a quantidade de lisina da proteína é de aproximadamente 6%, valores bem semelhantes ao da tilápia. Por isso, os aminoácidos são mais eficientes para determinar a exigência nutricional.

Na tabela 5 é demonstrada uma compilação de dados a respeito da exigência protéica de diferentes espécies de peixes de água doce.

Tabela 5. Exigência de proteína de diferentes espécies de peixes em diferentes fases fisiológicas

Espécie	Fase fisiológica	Exigência (%)	Hábito alimentar	Fonte
Tilápia	larvas	38,6*	onívoro	Hayashi et al. (2002)
Piavuçu	alevino	34	onívoro	Feiden et al. (2009)
Tilápia	alevino	32	onívoro	Furuya et al. (2000)
Jundiá	alevino	38	onívoro	Signor et al. (2004)
Pacu	alevino	26	onívoro	Fernandes et al. (2000)
Tilápia	juvenil	30	onívoro	Furuya et al. (1996)
Pacu	juvenil	22	onívoro	Fernandes et al. (2001)
Dourado	juvenil	45	carnívoro	Borghesi (2008)
Pintado	juvenil	40	carnívoro	Zanardi et al. (2008)
Tilápia	terminação	25	onívoro	Fülber et al. (2010)
Pacu	terminação	25	onívoro	Signor et al. (2010)

*proteína digestível

Esse assunto será tratado melhor em outra aula!

6. Conceito de proteína ideal

O conceito de proteína ideal é definido como o balanceamento exato de aminoácidos, de forma a atender as exigências de todos os aminoácidos para a manutenção e produção, por meio da proposta de que cada aminoácido essencial seja expresso em relação a um aminoácido referência, que é a lisina (Portz e Furuya, 2013).

Esse conceito pode ser utilizado em diversas situações, pois ainda que as exigências absolutas de certos aminoácidos possam mudar, as proporções entre os aminoácidos são praticamente estáveis.

Em outras palavras quer dizer que utilizando esse conceito, será verificado a exigência nutricional de uma espécie e fornecido uma ração com as proporções exatas de um aminoácido qualquer em relação à lisina; por exemplo, para tilápias será fornecido arginina na quantidade de 89% da quantidade total de lisina, 11,5% de triptofano da quantidade de lisina observada na exigência, e assim por diante, como pode ser observado na figura 4.

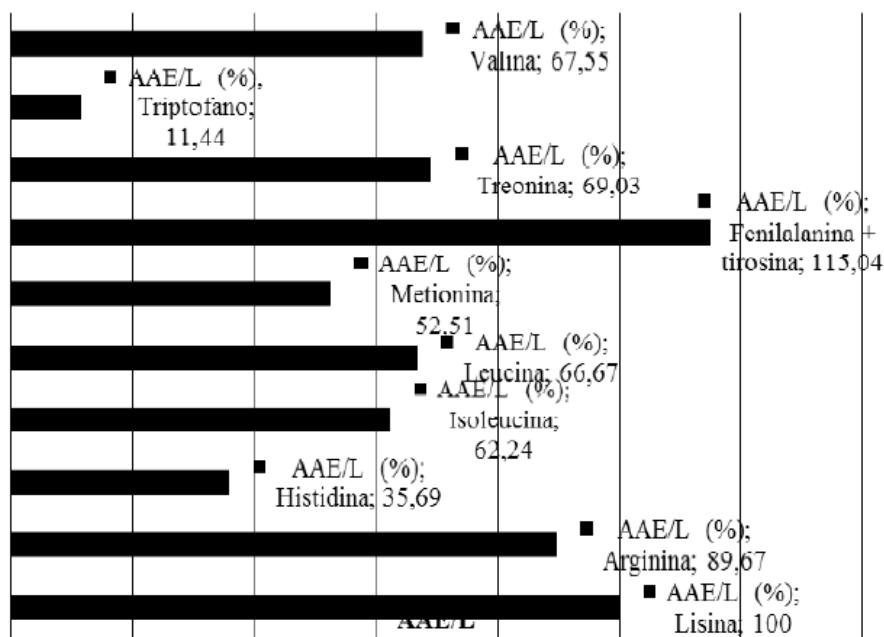


Figura 4. Relação aminoácido essencial em relação ao aminoácido referência (lisina; AAE/L). Retirado de Furuya (2013).

Um pouco de história: O conceito de proteína ideal foi proposto por Mitchell (1964) e Dean Scott (1965), porém até 1981 este conceito não tinha sido colocado em prática, até que o Agricultural Research Council (1981) o utilizou em suas tabelas. Atualmente a maioria das tabelas de exigências nutricionais utilizam esse conceito em suas recomendações. Para peixes, a utilização desse conceito nutricional começou na década de 2000, mas ainda não é totalmente empregada.

Esse assunto será abordado novamente na aula de “Exigências nutricionais”.

7. Digestão e absorção

Os processos digestivos em peixes têm início na boca e na cavidade faringiana, a partir da redução mecânica do tamanho das partículas alimentares. Esse processo tem função apenas de aumentar a superfície de contato das partículas para aumentar a digestão enzimática (Horn, 1998 apud Bombardelli et al., 2004).

Redução do tamanho das partículas para maior contato enzima/substrato.

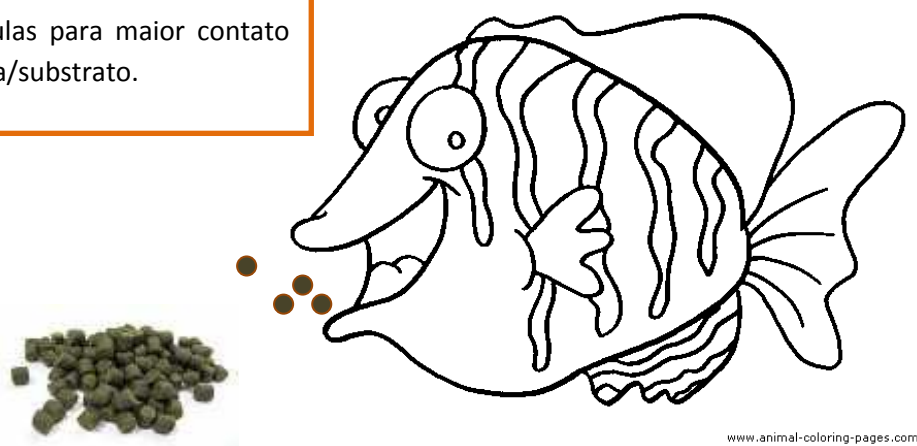


Figura 5. Representação para redução das partículas

Nos peixes que não possuem estômago funcional, o intestino anterior transporta o bolo alimentar diretamente para o intestino e, aparentemente secreta muco, mas não componentes digestivos (Figura 6). Nos peixes que possuem estômago, o mesmo é responsável pelo armazenamento e degradação física e enzimática inicial da dieta, pois há secreção dos componentes digestivos (Grosell et al., 2011).

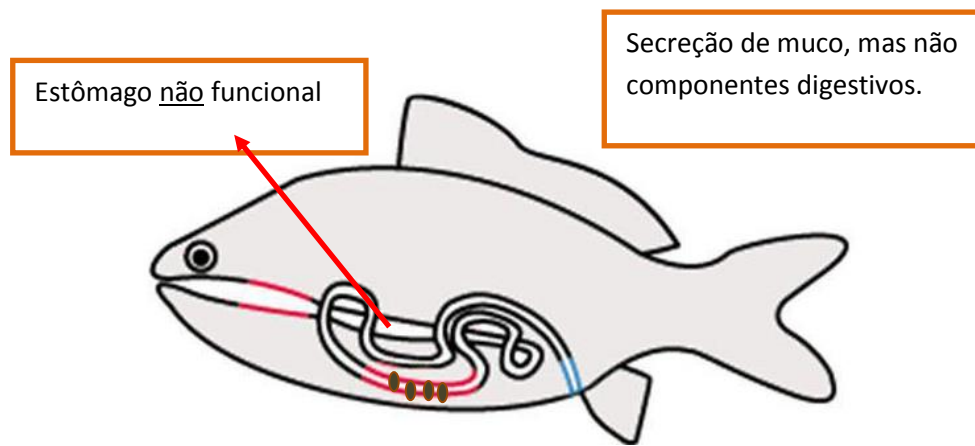


Figura 6. Representação de um peixe com estômago não funcional estômago. Figura retirada do site www.slideplayer.com.br

Os peixes com estômago funcional secretam tanto o ácido clorídrico (HCl) quanto o pepsinogênio (baixo pH do estômago desnatura a maioria das proteínas). O ácido clorídrico secretado contribui para a digestão inicial pela desnaturação da proteína e para a conversão do pepsinogênio inativo do zimogênio em enzima proteolítica pepsina ativa (Ash, 1985) (Figura 7). Embora não seja caracterizado funcionalmente, o pâncreas de várias espécies de peixes possui grânulos de zimogênio que produzem e estocam enzimas digestivas (Grosell et al., 2011).

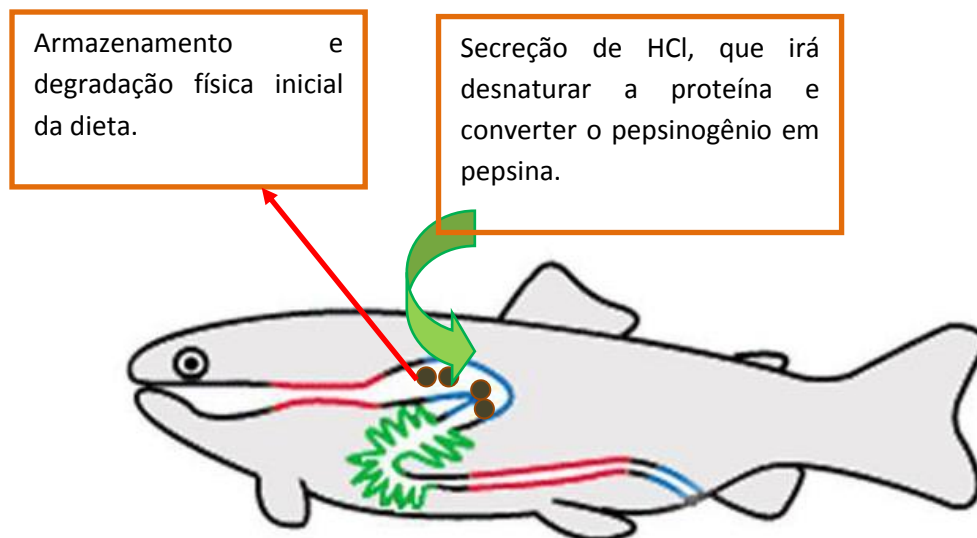


Figura 7. Representação de um peixe com estômago funcional. Figura retirada do site www.slideplayer.com.br

O zimogênio dessas espécies possui enzimas pancreáticas ou atividades enzimáticas correspondentes a lipase, co-lipase, fosfolipase, α -amilase, tripsina, quimiotripsina, elastase, carboxipeptidase A e B, bem como DNAase e RNAase (Grosell et al., 2011).

De acordo com Hofer (1982) *apud* Ash (1985) em estudos comparativos de atividade proteolítica no trato digestivo de diversas espécies de peixes é notório que os carnívoros têm mais atividade proteolítica no conteúdo intestinal do que os herbívoros.

A figura 8 representa dois peixes com hábitos alimentares distintos, o da esquerda, um salmão, carnívoro com estômago grande e intestino curto, e o da direita, um perca prateado, onívoro com estômago pequeno e intestino longo.

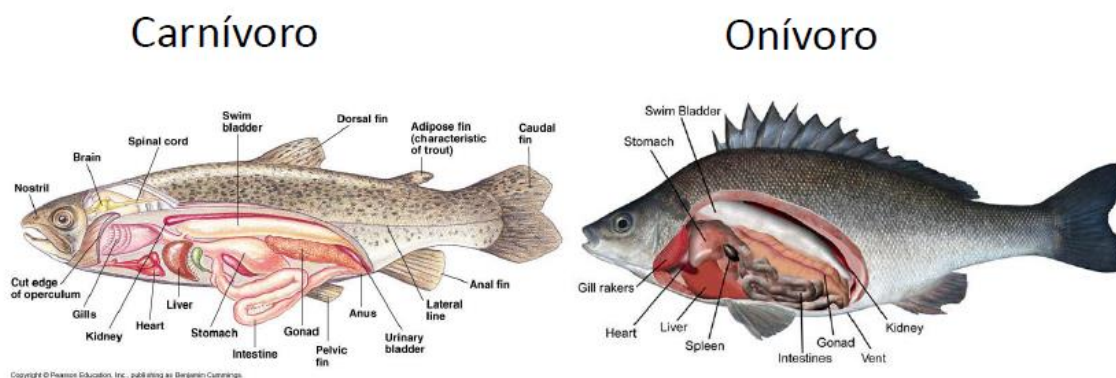


Figura 8. Anatomia de dois peixes com hábito alimentar distinto; peixe carnívoro (esquerda) tem grande estômago e intestino curto; peixe onívoro (direita) possui estômago pequeno e intestino longo. Fonte: www.kentsimmons.uwinnipeg.ca; www.library.enaca.org.

O esfíncter pilórico (Figura 9) localizado na região final do estômago é que faz a contenção do alimento antes da passagem para o intestino delgado. A pepsina quebra principalmente ligações peptídicas, envolvendo aminoácidos aromáticos, juntamente com o ácido clorídrico que hidrolisa parcialmente as proteínas, liberando assim pequenas cadeias polipeptídicas para a digestão final no intestino delgado (Lovell, 1998).

As proteínas e peptídeos que chegam ao intestino, com ou sem um prévio processamento no estômago, são diluídos e dissolvidos nas secreções alcalinas do fígado, pâncreas e/ou parede do intestino. As ações pancreáticas das endopeptidases

tripsina, quimiotripsina e elastase I e II, bem como as endopeptidases, carboxipeptidase A e B, resultam em uma mistura de aminoácidos livres e peptídeos menores (Figura 9) (Grosell et al., 2011).

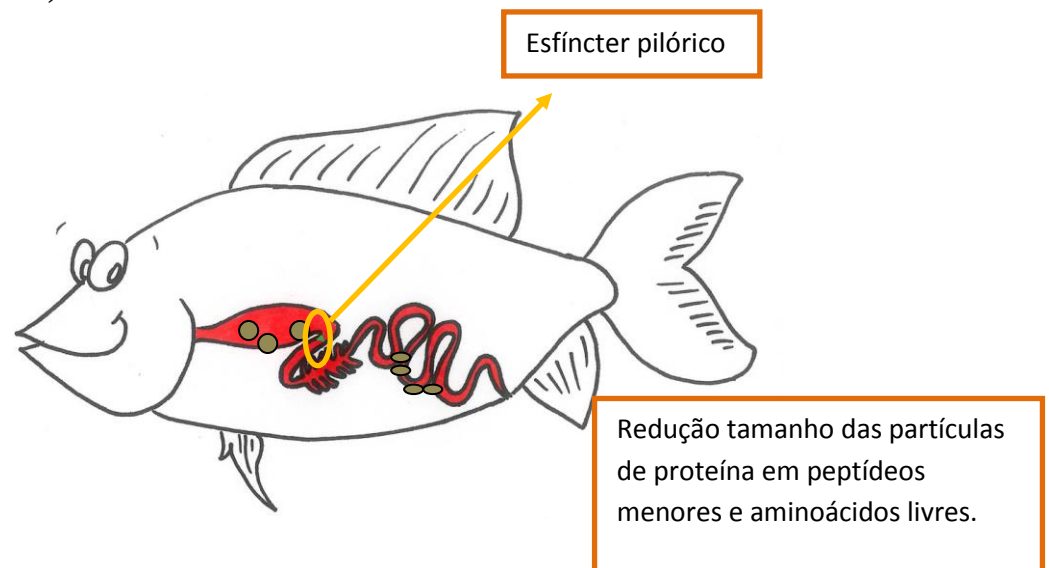


Figura 9. Representação do Esfíncter pilórico e da redução do tamanho das proteínas. Figura retirada no site www.gruposarlo.com.br

A etapa final da hidrólise peptídica tem lugar na membrana da borda em escova (Figura 10) dos enterócitos por aminopeptidases ou por peptidases intracelulares, seguindo o peptídeo de transporte através da membrana. No entanto, algumas proteínas e peptídeos entram no intestino a partir de dietas ou com as secreções gastrintestinais ou pancreáticas e podem resistir a proteólise e chegar ao intestino distal mais ou menos intacta (Grosell et al., 2011).

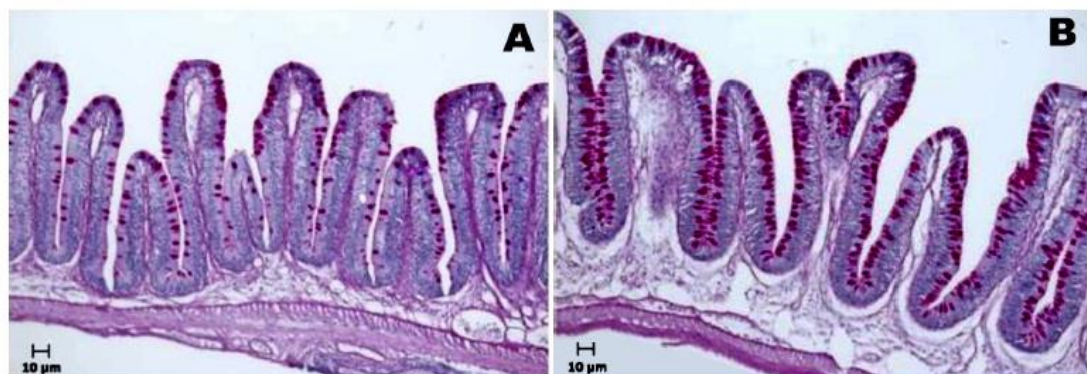


Fig.3. Parede intestinal mostrando a camada epitelial das vilosidades da porção média do intestino de juvenis de Tilápias-do-Nilo, mostrando as células caliciformes. (A) Tratamento com aditivo probiótico. (B) Tratamento controle. Células caliciformes (setas). PAS, obj.20x.

Figura 10. Intestino de tilápias do Nilo, com destaque para as vilosidades. Fonte: Mello et al. (2013)

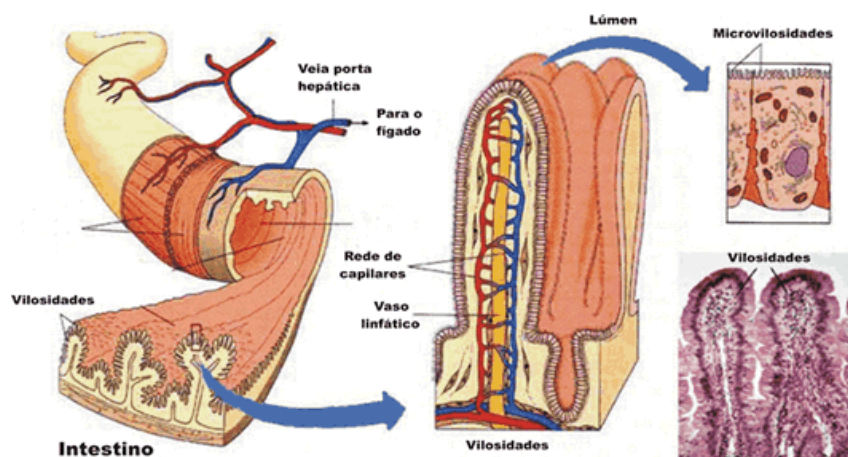


Figura 11. Caminhos da absorção dos alimentos.

A absorção de nutrientes solubilizados e moléculas menores que foram formados durante a digestão, são posteriormente transportados ou absorvidos através da membrana apical dos enterócitos que revestem o aparelho digestivo pós gástrico (Figura 11), e posteriormente esses nutrientes entram no aparelho circulatório (Grosell et al., 2011).

Portanto, para ocorrer a absorção, é necessário que a proteína seja hidrolisada à aminoácidos. A partir de aminoácidos, a absorção no intestino delgado pode ocorrer por transporte passivo ou ativo (sendo os três principais identificados conforme o transporte de aminoácidos, neutros, básicos ou ácidos, porém esses sofrem modificações, os aminoácidos podem utilizar a mesma via ou ser distinto para espécies de peixes) (Figura 12) (Ash, 1985). O sistema de transporte de dipeptídeos é menos caracterizado. Porém, o transporte de peptídios com transportadores de alta ou baixa capacidade de H^+ tem sido demonstrado para diversos peixes.

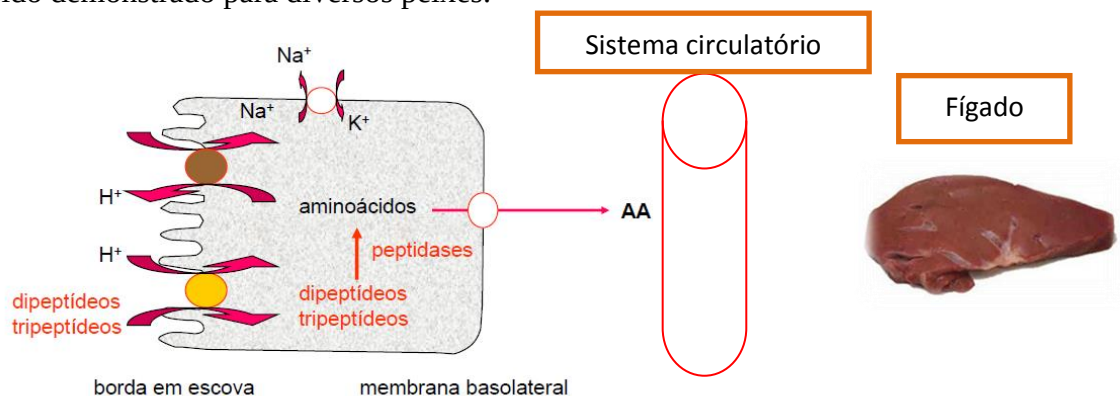


Figura 12. Processo final da absorção dos aminoácidos com destino ao fígado

O conhecimento dos mecanismos de absorção no intestino de peixes ainda é rudimentar comparada com a de mamíferos. No entanto, mecanismos gerais parecem ser conservados em peixes. Os nutrientes podem entrar (ou sair) das células de absorção após um gradiente de concentração por difusão simples ou por via paracelular. A contribuição da última rota foi considerado insignificante em peixes (Ferraris et al., 1990; Oxley et al., 2007).

Aminoácidos livres e pequenos peptídeos parecem ser absorvidos no início do processo digestivo diferente das proteínas intactas (Ambardekar et al., 2009). A absorção dos aminoácidos livres que ocorre na membrana apical do enterócito, é realizada através de transportadores específicos dependentes de Na^+ , de transportadores não dependentes de Na^+ , e por difusão (Rotta, 2003).

A absorção do aminoácido e do sódio não gasta energia diretamente, mas é dependente de um gradiente formado por um sistema de transporte ativo, usualmente a bomba Na^+/K^+ . Esta bomba cria um gradiente de sódio favorável à sua entrada no enterócito. Desse modo, o Na^+ tende a entrar e, como o transportador só funciona se houver um aminoácido conectado, acaba por carregar ambos para dentro da célula, levando, assim, a uma absorção de Na^+ pela célula. Do interior do enterócito o aminoácido passa por difusão para os capilares sanguíneos existentes nas dobras intestinais. Quando dois aminoácidos são absorvidos pelo mesmo transportador, a presença de grandes quantidades de um dos aminoácidos inibe a absorção do outro (Rotta, 2003).

Absorção de peptídeos maiores e/ou proteínas, provavelmente por endocitose, tem sido demonstrado em regiões distal do intestino de peixes diversos (McLean & Ash 1987; McLean & Donaldson, 1990). A absorção ocorre na porção posterior do intestino médio, independentemente do tipo de dieta e da idade do animal, sendo posteriormente hidrolisadas a aminoácidos no citosol dos enterócitos antes de entrarem na corrente sanguínea. Os transportadores para esses peptídeos são diferentes dos transportadores de aminoácidos, parecendo ser dependente de um transporte de H^+ e não de Na^+ . Neste caso, o cotransporte de Na^+/H^+ forma um gradiente favorável à entrada do hidrogênio no enterócito, o qual, aparentemente, favorece a absorção dos peptídeos (Rotta, 2003).

This image shows a single sheet of white paper with horizontal blue or grey ruling lines. The lines are evenly spaced and run across the width of the page. There are approximately 20 lines visible. The paper has a slight shadow on the right side, suggesting it's resting on a surface.

As larvas de peixes possuem uma grande capacidade de crescimento, porém, para que isso ocorra, o nitrogênio a ser fornecido na dieta tem que estar prontamente disponível, além de estar em quantidade e ser de qualidade (alta disponibilidade). Além da alta exigência de aminoácidos para construção dos tecidos corporais, os aminoácidos são uma importante fonte de energia para esses organismos (Conceição et al., 2010).

Outro grande problema enfrentado pelas larvas de peixes, é que elas não possuem o sistema gastrointestinal completo, por isso quando nascem possuem o saco vitelínico, local de onde retiram suas reservas corporais, e quando essa reserva se esgota, na

alimentação é sugerido fornecer organismos vivos que são mais fáceis de serem degradados devido à existência de enzimas proteolíticas existentes no próprio alimento vivo (exemplo, artêmia). (Figura 13).

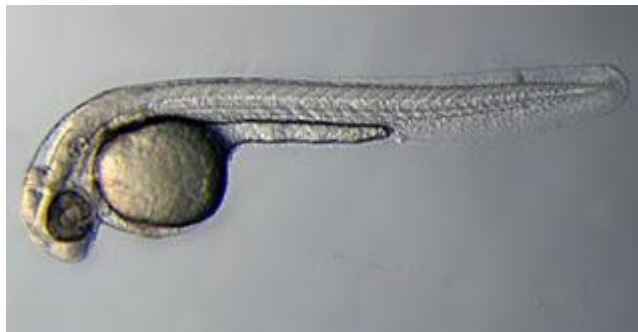


Figura 13. Larva de zebrafish (*Danio rerio*) com dois dias de idade. Fonte: Universidade de Stanford/Reuters

A partir do momento em que se inicia a alimentação exógena, o trato gastrintestinal é vital no fornecimento de todos os aminoácidos necessário para o desenvolvimento larval. No entanto, essas larvas, possuem um aparelho digestório simples e com pouca capacidade para digerir as proteínas. O aparelho digestório completo é transformado apenas algumas semanas após a eclosão da larva (Rønnestad & Conceição, 2005 *apud* Conceição et al., 2010).

Aparentemente, ao contrário de proteínas complexas, os aminoácidos livres e os peptídeos podem ser rapidamente e eficientemente absorvidos no trato intestinal.

A digestão das proteínas da dieta inicia-se no intestino médio anterior, onde o alimento é misturado com secreções pancreáticas e sais biliares. As secreções pancreáticas alcalinas contêm uma variedade de enzimas proteolíticas, sendo a tripsina e a quimiotripsina os principais componentes (Gildberg, 2004). A tripsina é um fator chave na ativação de proenzimas pancreáticas inativas, e a tripsina é ativada quando entra em contato com a enteropeptidase na borda em escova. Os efeitos combinados da atividade da tripsina e quimiotripsina proporcionam fragmentos proteicos e pequenos peptídeos no lúmen intestinal, e a hidrólise é realizada por exopeptidases pancreáticas e da borda em escova (Conceição et al., 2010).

Como o estômago se torna gradualmente funcional, geralmente após as primeiras semanas de alimentação, a digestão ácida das proteínas é iniciada, envolvendo pepsina. O estômago é um órgão altamente eficiente para degradar proteínas complexas, através

da ação combinada da degradação mecânica pela motilidade gástrica e HCl/secreção de pepsina que permite a desnaturação ácida e a proteólise (Gildberg, 2004). O estômago também funciona como um órgão de armazenamento de alimentos e pode oferecer pequenas quantidades de quimo parcialmente digerido para o intestino (Conceição et al., 2010).

7.2. Enzimas

As enzimas digestivas influenciam a utilização dos alimentos em peixes, e seu conhecimento é importante para otimizar a formulação de dietas (Lazzari et al., 2010). Normalmente os peixes carnívoros possuem maior atividade da enzima protease enquanto as carboidrases são mais ativas em peixes com hábitos alimentares herbívoros e onívoros.

A tabela 6 descreve as enzimas proteolíticas envolvidas na redução da proteína até aminoácidos.

Tabela 6. Descrição das proteases

Enzima	Local secreção	Local ação	Substrato	Produto
Pepsina	Estômago	Estômago	Proteína	Peptídeos
Tripsina	Pâncreas	Intestino	Proteína/Peptídeos	Peptídeos
Quimiotripsina	Pâncreas	Intestino	Proteína/Peptídeos	Peptídeos
Carboxipeptidase	Pâncreas	Intestino	Proteína/Peptídeos	Aminoácidos e Peptídeos
Aminopectidase	Intestino	Intestino	Proteína/Peptídeos	Aminoácidos e Peptídeos
Di e Tri peptidases	Intestino	Intestino	Di e Tri peptídeos	Aminoácidos

Os peixes não utilizam bem os carboidratos da dieta, porém, quando se compara diferentes hábitos alimentares, é possível afirmar que peixes herbívoros e onívoros conseguem aproveitar melhores quantidades de carboidrato em relação aos peixes carnívoros. Isso é devido a limitada produção da enzima amilase pelo intestino. A

protease ácida é mais abundante no estômago de peixes carnívoros, porém possui potencial em peixes não carnívoros.

A tabela 7 permite observar e entender melhor a ação das enzimas no trato gastrintestinal de pintado, um peixe carnívoro.

Tabela 7. Atividade específica de enzimas nas seções gastrintestinal (estômago, intestino anterior, médio e posterior) do pintado (*Pseudoplatystoma corruscans*) alimentado com dietas com diferentes níveis de proteína bruta. Adaptado de Lundstedt et al. (2004).

		Experimental diets			
Enzyme	Section	20% CP	30% CP	40% CP	50% CP
Non-specific protease (U/mg protein)					
	S	53.8±16.4	79.2±15.5	52.6±9.1	60.7±17.2
	A.I.	0.60±0.017 ^b	1.03±0.022 ^a	0.43±0.022 ^b	0.46±0.05 ^b
	M.I.	—	—	—	—
	P.I.	—	—	—	—
Trypsin (U/mg protein)					
	S	3.6±0.68	3.6±0.57	2.7±0.45	4.2±0.60
	A.I.	0.24±0.05 ^b	0.18±0.02 ^b	0.33±0.07 ^a	0.41±0.06 ^a
	M.I.	0.75±0.14 ^a	0.56±0.11 ^a	0.61±0.13 ^a	0.22±0.04 ^b
	P.I.	0.34±0.23	0.53±0.22	0.33±0.12	0.19±0.05
Chymotrypsin (mU/mg protein)					
	S	1.20±0.17	1.40±0.16	1.50±0.16	1.50±0.18
	A.I.	0.48±0.14	0.40±0.04	0.58±0.11	0.62±0.05
	M.I.	0.83±0.09 ^b	1.34±0.17 ^a	1.51±0.09 ^a	0.97±0.08 ^b
	P.I.	1.18±0.19	0.97±0.08	1.21±0.10	0.96±0.09
Amylase (U/mg protein)					
	S	0.012±0.010 ^b	0.180±0.016 ^a	0.140±0.020 ^a	0.030±0.010 ^b
	A.I.	0.023±0.008	0.053±0.010	0.032±0.007	0.027±0.008
	M.I.	0.013±0.005	0.022±0.014	0.020±0.009	0.022±0.016
	P.I.	0.012±0.008	0.029±0.019	0.011±0.004	0.003±0.002
Lipase (U/mg protein)					
	S	3.8±0.95 ^a	1.9±0.32 ^b	3.1±0.25 ^a	3.9±0.5 ^a
	A.I.	5.53±0.46 ^b	6.68±0.61 ^b	5.89±0.95 ^b	14.49±2.4 ^a
	M.I.	12.52±0.82	15.05±2.66	28.14±10.33	26.04±6.64
	P.I.	4.96±0.98	6.04±0.56	9.11±3.17	5.78±0.69

CP, crude protein in percent; S, stomach; A.I., anterior intestine; M.I., middle intestine; PI., posterior intestine. Different letters in the same line signify statistical differences ($P < 0.05$) (mean ± S.E.M.) ($n = 6$).

Lazzari et al. (2010) encontraram redução da atividade da tripsina e quimiotripsina para jundiás que receberam dietas baseadas em proteínas vegetais. Porém a atividade da tripsina e quimiotripsina foi alta quando fontes proteicas de origem animal estavam presentes na dieta. As proteases alcalinas foram afetadas negativamente pelo farelo de soja nas dietas. Já a amilase tem grande variação, sendo bem aproveitada em ambas as fontes proteicas. A atividade da protease ácida é maior quando utilizadas as duas fontes proteicas, vegetal e animal.

O tratamento dietético não altera a atividade hepática das enzimas que catabolizam os aminoácidos (alanina aminotransferase (ALT), aspartato aminotransferase (AST) e glutamato desidrogenase, (GDH)), embora o tamanho do *pool* de aminoácidos livres total do músculo seja aumentado quando mais fornece proteína de origem vegetal (Gómez-Requeni et al., 2004).

Ash (1985) classificou as enzimas que atuam no lúmen intestinal como sendo as tripsinas, quimiotripsinas, carboxipeptidases (A e B) e elastases, e essas enzimas são consideradas predominantemente de origem pancreática, e as enzimas associada aos enterócitos, são bem menos conhecidas, e acredita-se ser as mesmas que atuam nos organismos vertebrados terrestres (aminopeptidases).

8. Metabolismo Proteico

As proteínas da dieta são hidrolisadas no lúmen do trato digestivo sob a influência de proteinases e peptidases, e transformadas em aminoácidos ou peptídeos de cadeias curtas. A hidrólise completa é efetuada por peptídeos intracelulares com a mucosa da célula (Hepher, 1988).

Além da digestão e transporte de aminoácidos, a mucosa é também encarregada, em alguns casos, na transformação metabólica de aminoácidos. Uma porção de aminoácidos pode ser desaminada e seu esqueleto de carbono catabolizado para a produção de energia. Porém, a maior transformação de aminoácidos ocorre no fígado.

Os aminoácidos não são armazenados no corpo e em excesso é rapidamente desaminado, liberando dessa forma amônia para excreção e outros compostos nitrogenados para oxidação e produção de energia. O “*pool*” de aminoácidos serve para os dois processos, catabólicos e anabólicos. A figura 14 mostra um esquema do “*pool*” de aminoácidos em constante rotatividade.

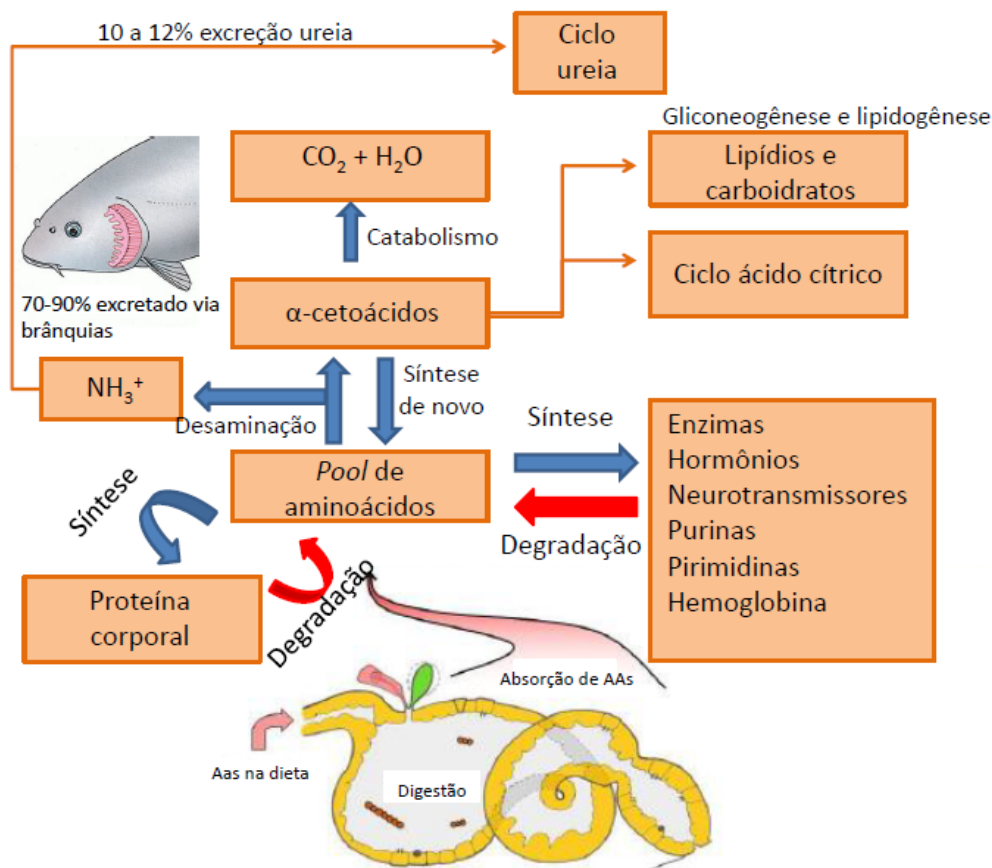


Figura 14. “Turnover” de aminoácidos nos peixes. Adaptado de Guillaume et al. (2001) e Bombardelli et al. (2004)

Os aminoácidos livres possuem três possíveis origens: (a) absorção intestinal de produtos da hidrólise das proteínas alimentares; (b) síntese *de novo* e interconversões; e (c) hidrólise de proteínas corporais. Eles podem ser utilizados para a síntese de proteínas corporais ou componentes nitrogenados (ácido nucléicos, amins, peptídeos, hormônios, etc.), e providenciam uma fonte de carbono para o metabolismo intermediário ou são oxidados para fornecerem energia (Guillaume, et al, 2001).

Importante saber! Alguns aminoácidos possuem efeito antagonista um com o outro, isso ocorre porque há uma competição entre os locais de absorção. Exemplo desse antagonismo de aminoácidos é a arginina com a lisina. O aumento de um, pode proporcionar a baixa absorção de outro.

Os aminoácidos livres são distribuídos e carregados através da corrente sanguínea e podem sofrer metabolismo em duas direções: (a) direção anabólica, que fornece a

biossíntese de novas proteínas, podem ser funcionais, como hormônios e enzimas, estruturais, como na formação de novos tecidos (crescimento), ou na substituição de outros tecidos; e (b) a direção catabólica, que após a desaminação da molécula de proteína produz esqueleto de carbono que pode ser utilizado para energia ou lipogênese (Hepher, 1988).

Interessante: O catabolismo dos aminoácidos é favorecido pela deficiência dietética de energia. Mas por que isso ocorre? Por que quando falta energia a proteína atua nesta via, fornecendo a energia que está faltando.

O metabolismo proteico ocorre em muitos órgãos do corpo. Além da mucosa, o fígado, principal local das reações metabólicas, e o músculo apresentam papel importante nas vias catabólicas dos aminoácidos. A maioria das proteínas plasmáticas também é sintetizada no fígado (Hepher, 1988).

Nota: Os aminoácidos de cadeia ramificada (BCAAs), isoleucina, leucina e valina são metabolizados no músculo esquelético, pois o fígado não tem afinidade com as enzimas desses aminoácidos.

Embora a taxa do metabolismo proteico seja menor no músculo do que no fígado, a massa muscular excede o volume dos outros tecidos, então quantitativamente, este é o local mais importante da síntese protéica no corpo do animal (Hepher, 1988). Então, grande parte da degradação e catabolismo de aminoácidos acontece no músculo. De acordo com Guillaume et al. (2001) de 50 a 70% da síntese protéica são retidos no músculo branco dos peixes, enquanto que 25 a 40% ficam retidos no músculo de mamíferos. Isso é explicado devido o crescimento muscular dos peixes ocorrer por hiperplasia (recrutamento contínuo das fibras do músculo) e não por hipertrofia.

As proporções de proteínas anabolizadas e catabolizadas dependem da exigência protéica dos peixes, do conteúdo de proteína da dieta e sua composição em aminoácidos, da exigência energética e da quantidade de energia disponível a partir de outras fontes como lipídios e carboidratos. O catabolismo dos aminoácidos é favorecido

com a ausência de energia fornecida pelos carboidratos e lipídios da dieta, pois assim, a proteína será convertida em energia. Por outro lado, a proteína fornece a matéria prima para o anabolismo proteico. Enquanto os aminoácidos não essenciais podem ser sintetizados a partir de esqueletos de carbono fornecidos por carboidratos e amônia, a proteína da dieta é fonte somente de aminoácidos essenciais (Guillaume et al., 2001).

O catabolismo dos aminoácidos geralmente se inicia pela desaminação, em que o nitrogênio é removido. Existe uma série de percursos de desaminação em peixes. A maior delas é a desaminação oxidativa junto com a transaminação. O processo de desaminação oxidativa, pelo qual os aminoácidos são convertidos em cetoácidos e amônia envolve duas reações consecutivas: primeiro, a transaminação de um aminoácido com um α -cetoglutarato para formar glutamato. Esta reação é catalisada por uma transaminação específica. E é seguida por uma desaminação oxidativa do glutamato para ácido α -cetoglutarico, catalisado por glutamato desidrogenase. A última reação é ligada com a cadeia oxidativa da mitocôndria. Ela necessita de NAD^+ e NADP^+ que podem em suas formas reduzidas NADH e NADPH entrar na reação de fosforilação, e produzir ATP no citocromo (Hepher, 1988).

Os maiores locais de desaminação são o fígado, rim e brânquias e com menor extensão, em outros tecidos (Fauconneau, 1985).

Você sabia? O catabolismo e o anabolismo ocorrem simultaneamente nos animais. Se os nutrientes são sintetizados está ocorrendo o anabolismo e, logo, a deposição muscular de proteína. O catabolismo irá fazer com que os nutrientes (proteína) se transformem em energia.

Como resultado da desaminação dos aminoácidos, há produção de esqueletos de carbono de duas maneiras: (a) a maioria dos aminoácidos produz α -cetoácidos que podem ser prontamente convertidos a carboidratos ou participam diretamente do ciclo do ácido cítrico produzindo energia. ou seja. são convertidos em piruvato, α -cetoglutarato, succinil-CoA, fumarato e oxaloacetato. Estes são os aminoácidos glicogênicos (alanina, serina, glicina cisteína, ácido aspártico, asparagina, ácido glutâmico, glutamina, prolina, arginina, histidina, metionina, treonina e valina)

(b) Poucos aminoácidos, tais como leucina e isoleucina formam esqueletos de carbono que produzem metabólitos intermediários que são mais estreitamente relacionados com o metabolismo dos ácidos graxos do que a de carboidratos, tais como acetil-CoA, acetato, acetoacetato, β -hidroxibutirato e acetona. Quando os aminoácidos produzem acetil-CoA, que pode ser utilizado para a síntese de ácidos graxos ou oxidado para a produção de energia através do ciclo do ácido cítrico. Estes são os aminoácidos cetogênicos (leucina e lisina, estritamente cetogênicos).

Há ainda os aminoácidos que podem ter ambos os destinos glicogênico e cetogênico (fenilalanina, isoleucina, triptofano e tirosina) (Figura 15).

O piruvato e os α -cetoácidos fornecidos pela desaminação ou através da glicólise dos carboidratos servem como precursores da biossíntese de novos aminoácidos (Hepher, 1988).

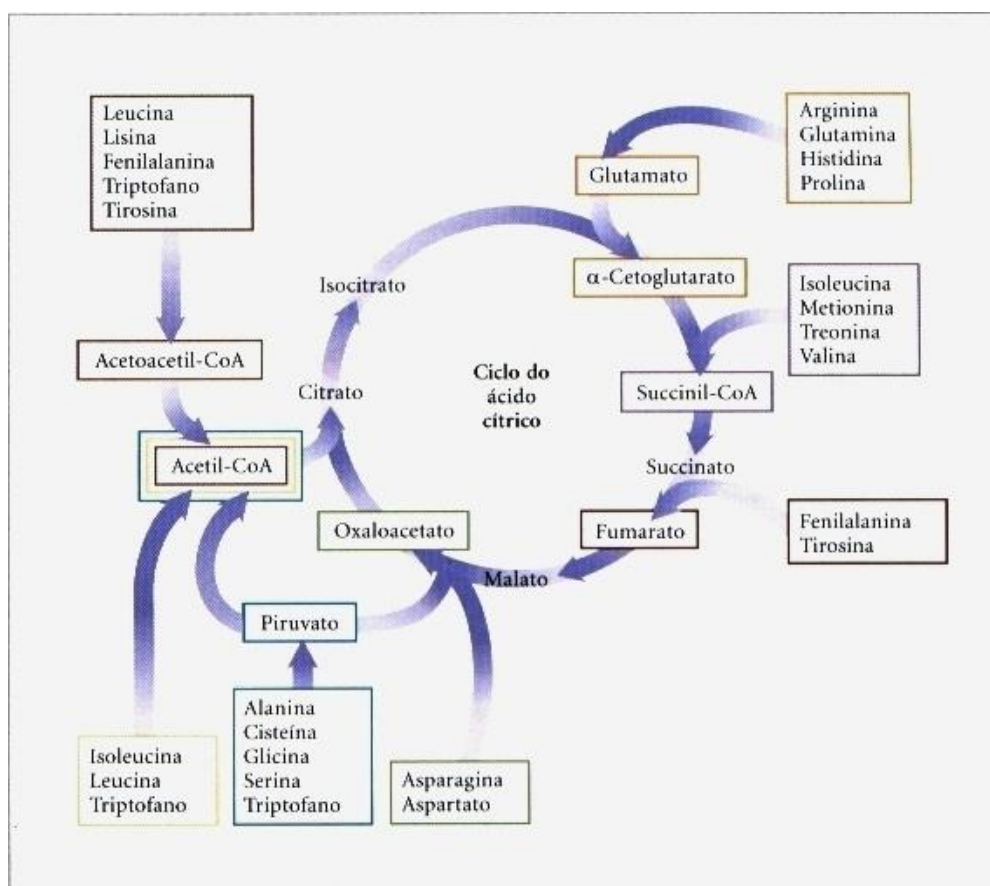


Figura 15. Destino dos aminoácidos.

Para ficar mais claro, a figura abaixo (Figura 16) mostra bioquimicamente todo esse processo discutido anteriormente, de uma outra forma.

Essa figura mostra todo processo desde o consumo de um alimento, passando pela digestão, absorção e o metabolismo, até a excreção dos resíduos. No primeiro estágio (que ocorre fora da célula) ocorre a degradação das macromoléculas até as suas unidades simples (leve em conta a proteína sendo convertida até aminoácidos).

O segundo estágio envolve o citosol do fígado e a parte final envolve a mitocôndria. Aqui é possível verificar a degradação das sub unidades até Acetil-CoA, acompanhada pelo consumo de ATP e NADH (nicotinamida adenina dinucleotídeo + H^+).

O terceiro estágio ocorre na mitocôndria, aqui acontece a oxidação completa do Acetil-CoA até água + CO_2 , acompanhado da produção de NADH e ATP.

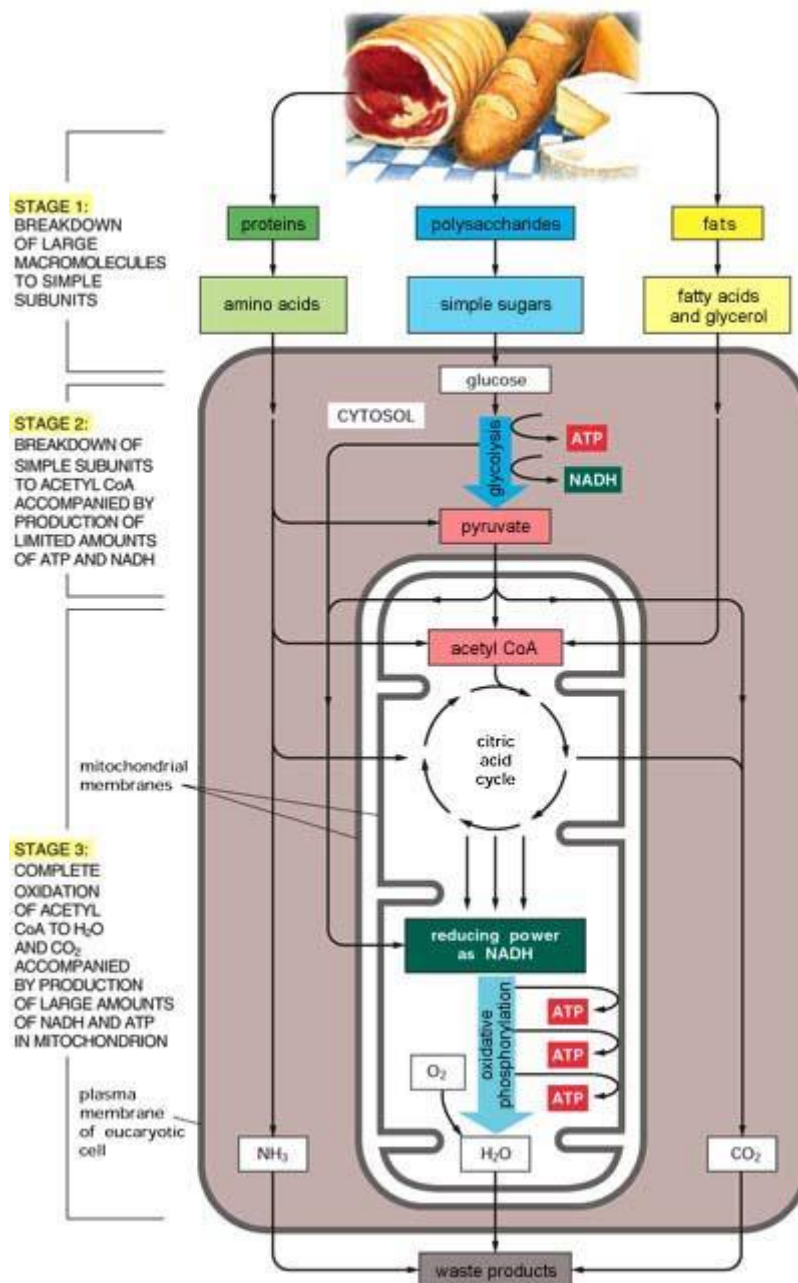


Figura 16. Via bioquímica da degradação de proteína, carboidratos e lipídios.

Resumindo, podemos colocar o diagrama abaixo para representar todo o esquema de metabolismo proteico (Figura 17).

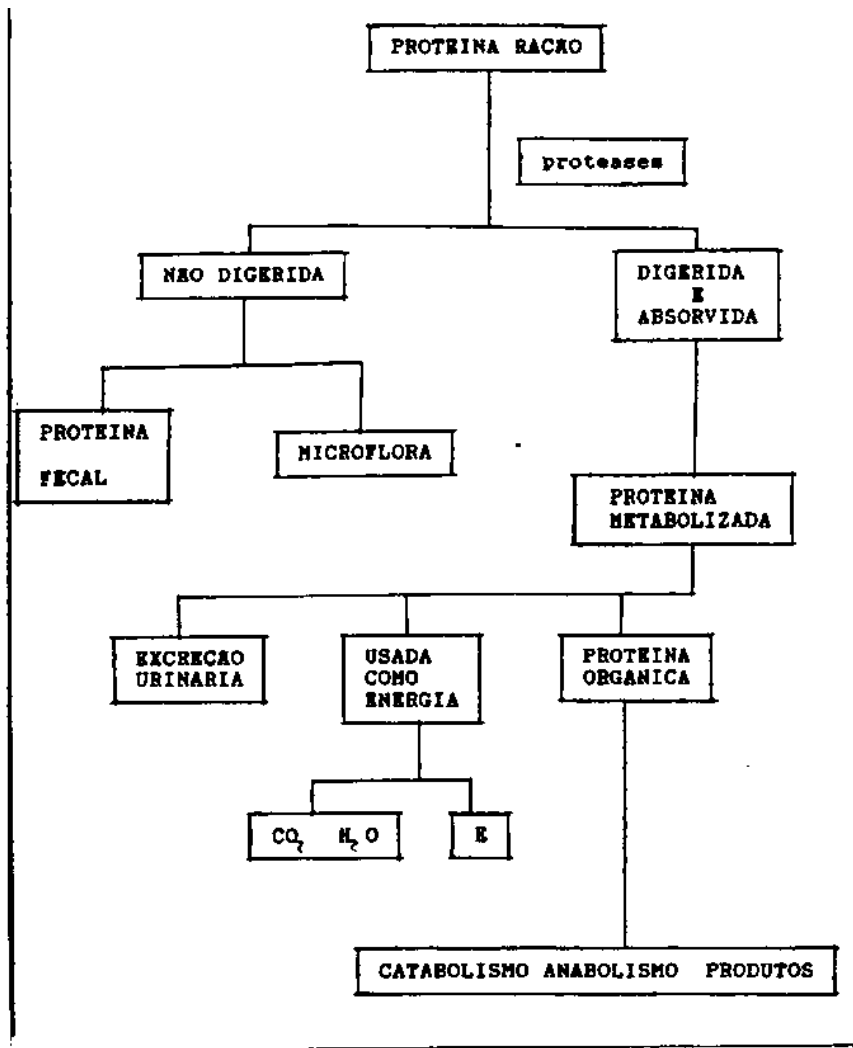


Figura 17. Esquema geral do metabolismo proteico.

Espaço reservado para anotações:

[illegible]

9. Proteína nos órgãos alvos

A proteína da dieta é consumida pelo peixe, passa por todos os processos de digestão, absorção, e é então transportada para os órgãos alvos, isso vai ser dependente da função do animal, se ele é uma matriz reprodutora, a sua função é prover alevinos em maior quantidade, logo se fornece proteína para esse fim, ao mesmo tempo, se o animal tem destino final para alimentação humana, fornecemos proteína para que o mesmo ganhe tecido muscular.

9.1. Músculo

Alguns estudos foram e ainda estão sendo realizados para quantificar os tecidos e órgãos dos peixes que permanecem com níveis de aminoácidos elevados após o consumo de uma dieta. Nesse sentido, Mente et al. (2003), observaram que aumentando o teor de proteína da dieta do salmão do Atlântico, há um aumento linear na quantidade de histidina no músculo branco, isso pode estar relacionado ao padrão corporal de aminoácidos. Porém a lisina apresentou comportamento de redução linear conforme se aumentou o nível proteico, isso pode ser explicado pela fonte de proteína, que no caso foi o glúten de milho, e esse produto apresenta baixa quantidade de lisina na sua composição (Verifique as tabelas de composição de alimentos que foi disponibilizada neste texto, ou o conteúdo da aula de alimentos e aditivos).

Mente et al. (2003) também verificaram que o conteúdo de aminoácidos essenciais e não essenciais no músculo após algumas horas da refeição não são

estatisticamente diferentes, porém apresentam variação, isso pode ser explicado pelos processos de absorção e oxidação, não sendo estocado aminoácidos no corpo.

Em estudo com matrinxãs, Vieira et al. (2005) verificaram que quando fornecidas fontes protéicas mistas de farinha de peixe, farelo de soja e levedura, em dietas com níveis crescentes de proteína, ocorre um aumento linear no músculo branco do peixe, na quantidade de aminoácidos livres, lactato e glicose, e decrescem linearmente as quantidades de glicogênio e piruvato, já a quantidade proteica do músculo é constante. Porém, segundo os autores, essas concentrações podem variar de acordo com o que é disponibilizado na dieta, sendo o matrinxã um peixe frugívoro, maiores concentrações de carboidratos são necessários à sua dieta, enquanto o conteúdo de proteínas pode ser reduzido.

A idade é outro fator que altera a quantidade proteica muscular, ou seja, a taxa de síntese expressada em % ao dia é acentuada quando os indivíduos são jovens em relação a animais com crescimento completo, assim como a capacidade de síntese proteica (mg RNA por grama de proteína). Em contrapartida, quanto mais velho o peixe, a taxa de síntese protéica, expressada em miligrama de proteína do músculo branco, aumenta, bem como a eficiência da síntese proteica (Peragón et al., 2001).

9.2. Reprodução

Embora seja um campo menos estudado, todo o processo que envolve o cultivo de peixes, depende da reprodução saudável e que forneça quantidade suficiente de alevinos. Por isso a nutrição adequada de matrizes é indicada para obter maior quantidade de alevinos por reprodução.

Gunasekera et al. (1996) alimentaram fêmeas de tilápia do Nilo com dietas contendo 10, 20 e 35% de proteína bruta. Os animais que receberam 10% de proteína na dieta não tiveram ovos fertilizados, enquanto as fêmeas que receberam ração com 20 e 35% tiveram 79,8 e 83,8% dos ovos fertilizados. O número de ovos por desova também foi superior, conforme o maior nível proteico (359 e 398, respectivamente). Outro fator levado em consideração foi que 41,7 e 68,7% dos ovos eclodiram com 20 e 35% de proteína, e a porcentagem de larvas normais foi de 41,8 e 59,8%, respectivamente. A quantidade de aminoácidos no saco vitelínico das larvas também é superior nos animais aos quais foram fornecidas dietas com nível proteico superior.

Os efeitos do nível proteico na dieta sobre a maturação gonadal, tamanho e idade de primeira maturação, fecundidade e crescimento de tilápias do Nilo também foram avaliados por Hafedh et al. (1999). Os autores verificaram que os machos alimentados com 45% de proteína atingem a maturidade sexual com 14 semanas, enquanto as fêmeas com 18 semanas de cultivo.

9.3. Desempenho

O crescimento dos peixes em geral é afetado pela concentração de proteína fornecida na dieta. Com maiores níveis pode ser observado melhor ganho em peso, maior taxa de crescimento específico ao dia e redução da conversão alimentar.

O efeito da proteína para alevinos e dois tipos de juvenis pode ser visualizado na figura 18.

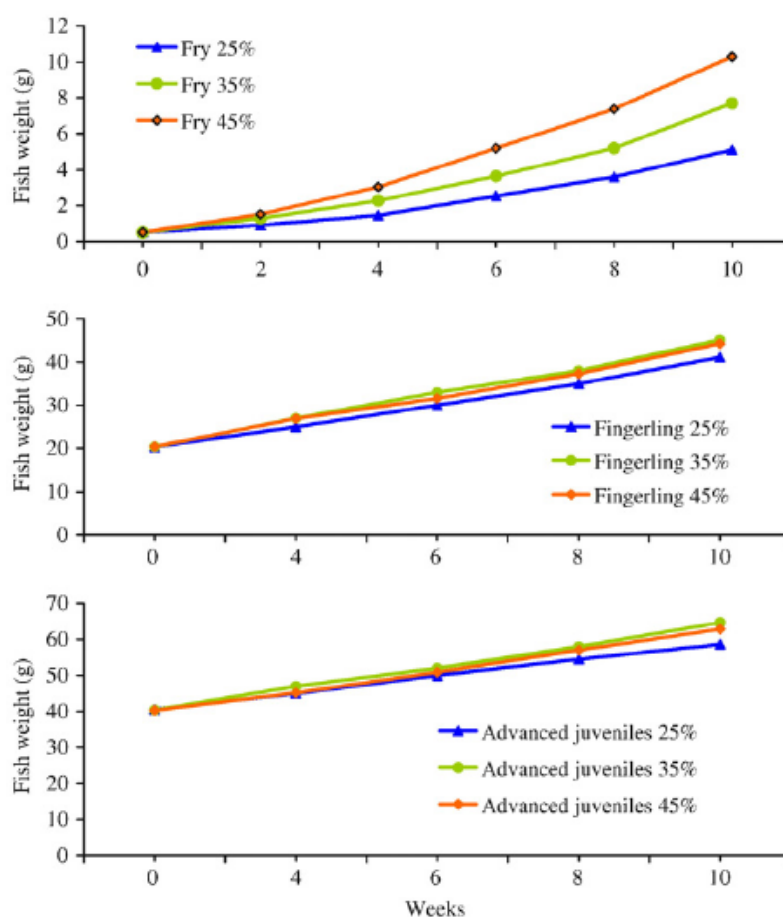


Figura 18. Mudanças no peso de tilápias do Nilo (g) alimentadas com diferentes níveis proteicos por 10 semanas. Adaptado de Abdel-Tawwab et al. (2010).

9.4. Parâmetros sanguíneos

O conteúdo proteico e aminoacídico do sangue dos peixes variam conforme a alimentação e o período pós alimentar. A dieta pode influenciar nas concentrações de proteína e aminoácidos, porém perde seu efeito em pouco tempo (4 horas). Quando muita proteína é fornecida na ração dos animais, o conteúdo de glicose, proteína e lipídios tende a aumentar devido ao excesso de aminoácidos ser convertidos em carboidratos e em gordura visceral.

Abdel-Tawwab et al. (2010) fornecendo três níveis proteicos (25, 35 e 45%) para tilápias do Nilo, em diferentes fases biológicas, observaram que os glóbulos vermelhos aumentam de quantidade, conforme o nível proteico da dieta aumenta, e esse comportamento segue para as fases de alevinos, juvenis e crescimento, esse mesmo comportamento foi verificado para hemoglobina, eritrócito, glicose e proteínas.

De acordo com Murai & Ogata (1990) após uma hora da alimentação de carpas comuns, os níveis de aminoácidos essenciais e não essenciais no sangue aumenta de 2 a 10 vezes, após uma a duas horas e meia a concentração dos aminoácidos tende a reduzir novamente.

10. Excreção

Os aminoácidos não são armazenados no corpo, e seu excesso é rapidamente desaminado, o grupo amino é liberado na forma de amônia por excreção (70 - 90% do catabolismo nitrogenado) (Guillaume et al., 2001), e o esqueleto de carbono é oxidado através do ciclo do ácido cítrico para produção de energia ou em alguns casos convertidos em glicose ou lipídios (Walton, 1985).

A amônia produzida pela desaminação oxidativa, se não reusada por aminação é tóxica e dessa forma não pode se acumular no sangue ou organismo. Usualmente os animais aquáticos resolvem esse problema excretando amônia no meio circundante. Esse método não é possível em animais terrestres, nesses, a amônia tóxica é convertida em componentes não tóxicos como a ureia em mamíferos e ácido úrico em aves. A conversão de amônia em ureia em mamíferos é realizada através da energia do ciclo da ornitina (Hepher, 1988) e requer energia, diferente da excreção de amônia pelos peixes que ocorre passivamente pelas brânquias sem gasto energético.

Smith (1936) *apud* Hepher (1988) encontrou concentração de 2% de ureia no tecido e no sangue em elasmobrânquios (peixes cartilagosos como raias, tubarões,

cações, etc.). Essa concentração é muito mais elevada do que em teleósteos, que contém cerca de 0,01 a 0,03%, e isso pode estar ligado ao papel da osmorregulação dos peixes. O ciclo da ornitina sintetiza a ureia, e isso tem sido observado em elasmobrânquios.

Vellas & Serfaty (1974) não encontraram atividade do ciclo da ornitina em carpas comuns. Forster & Goldstein (1969) relatam que a ureia é produzida nos peixes pela via da purina, em que os aminoácidos são transaminados para aspartato e glutamina e então convertidos sucessivamente até ácido úrico, ureia e outros compostos (Hepher, 1988).

A amônia (NH_3^+) é extremamente tóxica, mas quando é transformada em íon amônio (NH_4^+), é excretada com maior facilidade pelos peixes, além de ser menos tóxica. É excretada via brânquias ou urina (75 e 25%, respectivamente).

A síntese é energeticamente mais eficiente que outros processos de excreção, ocorrendo principalmente no fígado. A amônia produzida é transportada pelo sistema sanguíneo até as brânquias, de onde é excretada para a água (Ismiño-Orbe et al., 2003). Peixes carnívoros tendem a excretar mais amônia que peixes onívoros devido a necessidade de maior quantidade de proteína em suas dietas.

Os peixes elasmobrânquios (tubarões, raias e peixes de cartilagem em geral) excretam uréia (cerca de 5 a 20% do nitrogênio eliminado) ao invés de amônia, mas isso vem do catabolismo de purinas e arginina, e não de proteínas. Por isso, a excreção de uréia permanece baixa, em contraste a excreção de amônia tem um pico, algumas horas posteriores a refeição (Figura 19).

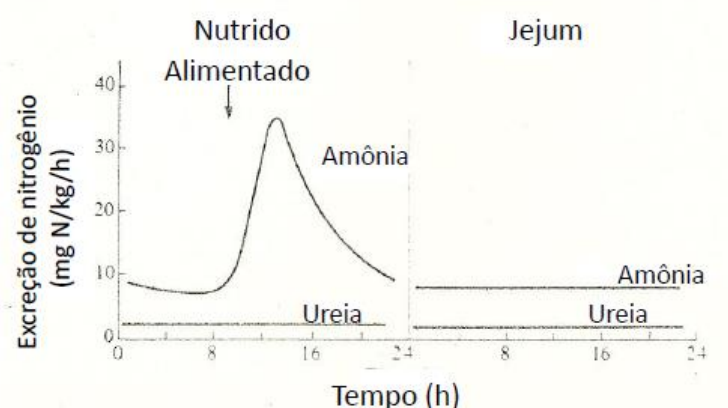


Figura 19. Padrão de variação nas taxas de excreção nitrogenada de salmões (sockeye salmon) alimentados com uma refeição diária e em jejum por 22 dias. Adaptado de Hepher (1988).

A excreção de amônia pelos peixes tem algumas vantagens sobre a excreção de uréia (Figura 20) e ácido úrico. É o mais simples composto dos produtos de excreção e tem a menor molécula. Portanto, a amônia passa facilmente através da membrana das brânquias e o custo de energia para sua excreção é mínimo. A amônia dissolve-se facilmente na água e 99% sofre dissociação iônica quando o pH do meio e do sangue estão próximos ao neutro (Hepher, 1988; Lovell, 1998).

A síntese de uréia é um processo que demanda energia (endergônica); É necessário ATP para que ocorra a síntese. Além disso, é necessário água na excreção de uréia, o que seria um limitante para peixes de água salgada, que necessitam conservar a água corporal (Lovell, 1998).

A ureia é produzida quase que totalmente no fígado (na mitocôndria dos hepatócitos) por meio do ciclo da ureia. Dos hepatócitos, a ureia passa para o sangue, que a transporta até os rins, onde é excretada na urina.

Explicando o ciclo: um grupo amino entra no ciclo da ureia a partir do carbamil fosfato (passo 1) formado na matriz mitocondrial, o outro grupo amino (que entra no passo 2) é derivado do aspartato, também formado na matriz por meio da transaminação do oxaloacetato com o glutamato em uma reação catalisada pela enzima aspartato aminotransferase. Em si mesmo o ciclo da ureia de quatro passos: (1) formação da citrulina a partir da ornitina e carbamil fosfato; a citrulina passa para o citosol. (2) Formação de argininosuccinato por meio de um intermediário citrulil-AMP. (3) formação de arginina a partir do argininosuccinato. Essa reação libera fumarato, que entra no ciclo do ácido cítrico. (4) formação da ureia. A reação da arginase também regenera o composto inicial do ciclo, a ornitina (Lehninger et al., 1995).

fisiologia desses animais é diferente uma das outras, portanto, o aproveitamento dos nutrientes serão diferenciados.

A digestão e absorção proteica são dificultadas quando os animais acabam de eclodir e ainda não possuem seu aparelho digestório completo, o que requer maior cuidado, pois os mesmos necessitam organismos vivos em sua alimentação. Com o passar dos dias, o aparelho digestório vai se formando, e quando o estômago passa a ser funcional os sucos gástricos são liberados, o que nos permite incluir proteínas complexas na ração.

Peixes maiores tem capacidade de hidrolisar as proteínas, essas em frações de aminoácidos e peptídeos são absorvidas no intestino e transportadas até a corrente sanguínea, seguindo para os órgãos alvos onde participarão das sínteses na produção de filé (músculo), obtendo imunidade, proporcionarão maior fertilidade e índices reprodutivos às matrizes.

Essa fração proteica pode virar energia, através do ciclo dos ácidos cítricos e o que não é utilizado é excretado como amônia principalmente através das brânquias e urina (peixes ósseos), já os peixes cartilagosos possuem excreção diferenciada, eliminando ureia.

Todas essas reações ocorrem constantemente e em conjunto nos peixes, o objetivo é que os animais ganhem peso, mantenham o estado sanitário adequado sem ocorrer mortalidade, para no final da cadeia alguém obter lucro com a venda do produto final.

13. Referências

ABDEL-TAWWAB, M.; AHMAD, M.H.; KHATTAB, Y.A.E. et al. Effect of dietary protein level, initial body weight, and their interaction on the growth, feed utilization, and physiological alterations of Nile tilapia *Oreochromis niloticus* (L.). **Aquaculture**, v. 298, p. 267-274, 2010.

ABIMORAD, E.G.; CARNEIRO, D.J. Métodos de coleta de fezes e determinação dos coeficientes de digestibilidade da fração protéica e da energia de alimentos para o pacu, *Piaractus mesopotamicus* (Holmberg, 1887). **Revista Brasileira de zootecnia**, v. 33, p. 1101-1109, 2004.

ASH, R. Protein digestion and absorption. In: COWEY, C.B., MACKIE, A.M., BELL, J.G. **Nutrition and feeding fish**. London: Academic Press, 1985, p. 69-94.

BENEVIDES, C.M.J.; SOUZA, M.V.; SOUZA, R.D.B.; LOPES, M.V. Fatores anti nutricionais em alimentos: Uma revisão. **Segurança Alimentar e Nutricional**, v. 18, n. 2, p. 67-79, 2011.

BORGHESI, R. **Exigências em proteína e energia e em valor biológico de alimentos para o dourado *Salminus brasiliensis***. 2008. 97f. Tese (Doutorado em Agronomia). Universidade de São Paulo, Piracicaba.

BORGHESI, R.; PORTZ, L.; OETTERER, M. et al. Apparent digestibility coefficient of protein and amino acids of acid, biological and enzymatic silage for Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). **Aquaculture Nutrition**, v. 14, p. 242-248, 2008.

CAI, Y.; BURTLE, G.J. Methionine of requeriment of channel catfish fed soybean meal-corn-based diets. **Journal of Animal Science**, v.74, p.514-521, 1996.

CHO, C.Y. Fish Nutrition, Feeds, and Feeding: With Special Emphasis on Salmonid Aquaculture. **Food Reviews International**, v.6, p.333-357, 1990.

CONCEIÇÃO, L.E.C.; ARAGÃO, C.; RØNNESTAD, I. Protein metabolism and amino acid requirement in fish larvae. In: CRUZ-SUAREZ, L.E.; RICQUE-MARIE, D.; TAPIA-SALAZAR, M. et al. (Eds), *Avances en Nutrición Acuicola X - Memorias del Décimo Simposio Internacional de Nutrición Acuicola*, 8-10 de Noviembre, San Nicolás de los Garza, N. L., México, 2010.

FAUCONNEAU, B. Protein synthesis and protein deposition in fish. In: COWEY, C.B., MACKIE, A.M., BELL, J.G. **Nutrition and feeding fish**. London: Academic Press, 1985, p. 17-45.

FEIDEN, A.; SIGNOR, A.A.; BOSCOLO, W.R. et al. Exigência de proteína de alevinos de piavuçu. **Ciência Rural**, v. 39, p. 859-865, 2009.

FERRARIS, R.P.; YASHARPOUR, S.; LLOYD, K.C.K. et al. Luminal glucose concentration in the gut under normal conditions. **The American Journal of Physiology**, v. 259, p. 822-837, 1990.

FERNANDES, J.B.K.; CARNEIRO, D.J.; SAKOMURA, N.K. Fontes e níveis de proteína bruta em dietas para alevinos de pacu (*Piaractus mesopotamicus*). **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 29, p. 646-653, 2000.

FERNANDES, J.B.K.; CARNEIRO, D.J.; SAKOMURA, N.K. Fontes e níveis de proteína bruta em dietas para juvenis de pacu (*Piaractus mesopotamicus*). **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 30, p. 617-626, 2001.

FIRETTI, R.; SALES, D.S. O futuro promissor da cadeia produtiva da piscicultura comercial. **Anualpec**, v.11, p.305-307, 2004.

FREIRE, E.S.; PEZZATO, L.E.; BARROS, M.M. Coeficiente de digestibilidade aparente e valores de aminoácidos digestíveis do sorgo baixo e alto tanino pela tilápia do Nilo. **Veterinária e Zootecnia**, v. 12, p. 77-89, 2005.

FÜLBER, V.M.; RIBEIRO, R.P.; VARGAS, L.D. et al. Desempenho produtivo de três linhagens de tilápia-do-Nilo (*Oreochromis niloticus*) alimentadas com dois níveis de proteína. **Acta Scientiarum Animal Sciences**, v. 32, p. 77-83, 2010.

FURUYA, W.M.; HAYASHI, C.; FURUYA, V.R.B. et al. Exigência de proteína para machos revertidos de tilápia do Nilo (*Oreochromis niloticus*) na fase juvenil. **Revista Unimar**, v.18, p.307-319, 1996.

FURUYA, W.M.; HAYASHI, C.; FURUYA, V.R.B. et al. Exigência de proteína para alevino revertido de tilápia do Nilo (*Oreochromis niloticus*). **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 29, p. 1912-1917, 2000.

FURUYA, W.M.; PEZZATO, L.E.; PEZZATO, A.C. et al. Coeficientes de digestibilidade aparente e valores de aminoácidos digestíveis de alguns ingredientes para tilápia do Nilo (*Oreochromis niloticus*). **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 30, p. 1143-1149, 2001a.

FURUYA, W.M.; SAMPAIO, G.; FURUYA, V.R.B. et al. Fitase na alimentação da tilápia do Nilo (*Oreochromis niloticus*), desempenho e digestibilidade. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 30, p. 924-929, 2001b.

FURUYA, W.M. **Tabelas brasileiras para a nutrição de tilápias**. Toledo: GFM, 2010, 100p.

FURUYA, W.M. Nutrição de tilápias no Brasil. **Revista Varia Scientia**, v. 3, n. 1, p. 133-150, 2013.

GLENCROSS, B.D.; CARTER, C.G.; DUIJSTER, N. et al. A comparison of the digestibility of a range of lupin and soybean protein products when fed to either Atlantic salmon (*Salmo salar*) or rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). **Aquaculture**, v. 237, p. 333-346, 2004.

GILDBERG A. Digestive enzyme activities in starved pre-slaughter farmed and wild-captured, Atlantic cod (*Gadus morhua*). **Aquaculture**, v. 238, p. 343-353, 2004.

GOMES, E.F.; REMA, P.; KAUSHIK, S.J. Replacement of fish meal by plant proteins in the diet of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): digestibility and growth performance. **Aquaculture**, v. 130, p. 177-186, 1995.

GÓMEZ-REQUENI, P.; MINGARRO, M.; CALDUCH-GINER, J.A. et al. Protein growth performance, amino acid utilization and somatotropic axis responsiveness to fish meal replacement by plant protein sources in gilthead sea bream (*Sparus aurata*). **Aquaculture**, v. 232, p. 493-510, 2004.

GONÇALVES, G.S. **Digestibilidade e exigência de lisina, proteína e energia em dietas para tilápia do Nilo**. 2007. 109f. Tese (Doutorado em Aquicultura). Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal.

GONÇALVES, G.S.; PEZZATO, L.E.; BARROS, M.M. et al. Energia e nutrientes digestíveis de alimentos para tilápia do Nilo. **Boletim do Instituto de Pesca**, v. 5, p. 201-213, 2009.

GROSELL, M.; FARRELL, A.P.; BRAUNER, C.J. **The multifunctional gut of fish**. San Diego: Academic Press, 2011, 448p.

GUIMARÃES, I.G.; PEZZATO, L.E.; BARROS, M.M. et al. Nutrient digestibility of cereal grain products and by-products in extruded diets for Nile tilapia. **Journal of the World Aquaculture Society**, v. 39, p. 781-789, 2008a.

GUIMARÃES, I.G.; PEZZATO, L.E.; BARROS, M.M. Amino acid availability and protein digestibility of several protein sources for Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*. **Aquaculture Nutrition**, v. 14, p. 396-404, 2008b.

GUNASEKERA, R.M.; SHIM, K.F.; LAM, T.J. Influence of protein content of broodstock diets on larval quality and performance in Nile tilapia *Oreochromis niloticus* (L.). **Aquaculture**, v. 146, p. 245-259, 1996.

HAYASHI, C.; BOSCOLO, W.R.; SOARES, C.M. et al. Exigência de proteína digestível para larvas de tilápia do Nilo (*Oreochromis niloticus*), durante a reversão sexual. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 31, p. 823-828, 2002.

HENDRICKS, J.D. Adventitious Toxins. In: HALVER, J.E. **Fish Nutrition**. London: Academic Press, 3rd edition, 2002. P 601-649.

HEPHER, B. **Nutrition of pond fishes**. Cambridge: Cambridge University Press, 1988, 307p.

HISANO, H.; SAMPAIO, F.G.; BARROS, M.M. et al. Composição nutricional e digestibilidade aparente da levedura íntegra, da levedura autolisada e da parede celular pela tilápia-do-Nilo. **Ciência Animal Brasileira**, v. 9, p. 43-49, 2008.

ISMIÑO-ORBE, R.A.; ARAÚJO-LIMA, C.A.R.M.; GOMES, L.C. Excreção de amônia por tambaqui (*Colossoma macropomum*) de acordo com variações na temperatura da água e massa do peixe. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 38, p. 1243-1247, 2003.

JOBLING, M.; GOMES, E.; DIAS, J. Feed types, manufacture and ingredients. In: HOULIHAN, D.; BOUJARD, T.; JOBLING, M. **Food intake in fish**. Oxford: Blackwell Science Ltd, 2001, 418p.

KIM, J.D.; BREQUE, J.; KAUSHIK, S.J. Apparent digestibilities of feed components from fish meal or plant protein based diets in common carp as affected by water temperature. **Aquatic Living Resources**, v. 11, p. 269-272, 1998.

LAZZARI, R.; RADÜNZ NETO, J.; PEDRON, F.A. et al. Protein sources and digestive enzyme activities in jundiá (*Rhamdia quelen*). **Scientia Agrícola**, v. 67, p. 259-266, 2010.

LEHNINGER, A.L.; NELSON, D.L.; COX, M.M. **Princípios da bioquímica**. São Paulo: Sarvier Editora de Livros Médicos Ltda, 1995, 839p.

LOVELL, T. **Nutrition and feeding of fish**. Massachusetts: Kluwer Academic Publishers, 1998, 271p.

LUNDSTEDT, L.M.; MELO, F.B.; MORAES, G. Digestive enzymes and metabolic profile of *Pseudoplatystoma corruscans* (Teleostei: Siluriformes) in response to diet composition. **Comparative biochemistry and Physiology Part B**, v. 137, p. 331-339, 2004.

MCLEAN, E.; ASH, R. Intact protein (antigen) absorption in fishes: mechanisms and physiological significance. **Journal of Fish Biology**, v. 31, p. 219-223, 1987.

MCLEAN, E.; DONALDSON, E.M. Absorption of bioactive proteins by the gastrointestinal tract of fish: a review. **Journal of Aquatic Animal Health**, v. 2, p. 1-11, 1990.

MENTE, E.; DEGUARA, S.; BEGOÑA SANTOS, M. et al. White muscle free amino acid concentrations following feeding a maize gluten dietary protein in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). **Aquaculture**, v. 225, p. 133-147, 2003.

MEURER, F.; HAYASHI, C.; BARBERO, L.M. et al. Farelo de soja na alimentação de tilápias do Nilo durante o período de reversão sexual. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 37, p. 791-794, 2008.

MINISTÉRIO DA PESCA E AQUICULTURA – MPA. **Produção Pesqueira e Aquícola: censo 2008 e 2009**. Brasília, 2010, 32p.

MURAI, T.; OGATA, H. Changes in free amino acid levels in various tissues of common carp in response to insulin injection followed by force-feeding in amino acid diet. **The Journal of Nutrition**, v. 120, p. 711-718, 1990.

NARVÁEZ-SOLARTE, W.V. Avaliação de farinhas de sangue como fontes de proteínas para tilápia do Nilo (*Oreochromis niloticus*). Tese (Doutorado em Zootecnia) 2006. 85f. Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Botucatu.

OLIVEIRA FILHO, P.R.C.; FRACALOSSI, D.M. Coeficientes de digestibilidade aparente de ingredientes para juvenis de jundiá. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 35, p. 1581-1587, 2006.

OXLEY, A.; JUTFELT, F.; SUNDELL, K. et al. Sn-2-monoacylglycerol, not glycerol, is preferentially utilised for triacylglycerol and phosphatidylcholine biosynthesis in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) intestine. **Comparative Biochemistry Physiology**, v. 146, p. 115-123, 2007.

PERAGÓN, J.; BARROSO, J.B.; GARCÍA-SALGUERO, L. et al. Growth, protein-turnover rates and nucleic-acid concentrations in the white muscle of rainbow trout

during development. **The International Journal of Biochemistry & Cell Biology**, v. 33, p. 1227-1238, 2001.

PEZZATO, L.E.; BARROS, M.M.; FRACALOSSO, D.M. et al. Nutrição de peixes. In: CYRINO, J.E.P.; URBINATI, E.C.; FRACALOSSO, D.M. et al. **Tópicos especiais em piscicultura de água doce tropical intensiva**. São Paulo: Tecart, 2004. p.75-169.

RIBEIRO, R.B. **Digestibilidade aparente e verdadeira de proteína e aminoácidos em alimentos para tilápia do Nilo**. 2009. 72f. Tese (Doutorado em Zootecnia). Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.

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

SANTOS, V.G.; FERNANDES JUNIOR, A.C.; KOCK, J.F.A. et al. Composição química e digestibilidade do farelo de nabo forrageiro para tilápia do Nilo. **Revista Brasileira de Saúde e Produção Animal**, v. 11, p. 537-546, 2010.

SEIXAS FILHO, J.T. Uma revisão sobre o papel do carboidrato e da proteína no metabolismo de peixes com hábitos alimentar carnívoro e onívoro. **Augustus**, v. 9, p. 32-51, 2004.

SIGNOR, A.; SIGNOR, A.A.; FEIDEN, A. et al. Exigência de proteína bruta para alevinos de jundiá *Rhamdia quelen*. **Varia scientia**, v. 4, p. 79-89, 2004.

SIGNOR, A.A.; BOSCOLO, W.R.; FEIDEN, A. et al. Proteína e energia na alimentação de pacus (*Piaractus mesopotamicus*) criados em tanques rede. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 39, p. 2336-2341, 2010.

TACHIBANA, L.; GONÇALVES, G.S.; GUIMARÃES, I. et al. Digestibilidade aparente do triticle para a tilápia do Nilo. **Boletim do Instituto de Pesca**, v. 36, p. 39-44, 2010.

VIEIRA, V.P.; INOUE, L.A.K.; MORAES, G. Metabolic responses of matrinxã (*Brycon cephalus*) to dietary protein level. **Comparative Biochemistry and Physiology, Part A**, v. 140, p. 337-342, 2005.

WALTON, M.J. Aspects of amino acid metabolism in teleost fish. In: COWEY, C.B., MACKIE, A.M., BELL, J.G. **Nutrition and feeding fish**. London: Academic Press, 1985, p. 47-67.

WILSON, R.P. Amino acid and protein requirements of fish. In: COWEY, C.B., MACKIE, A.M., BELL, J.G. **Nutrition and feeding fish**. London: Academic Press, 1985, p. 1-16.

WILSON, R.P.; HALVER, J.E. Protein and amino acid requirements of fishes. **Annual Review of Nutrition**, v. 6, p. 225-244, 1986.

WILSON, R.P. Amino acids and proteins. In: HALVER, J.E. **Fish Nutrition**. London: Academic Press, 3rd edition, 2002. 824p.

ZANARDI, M.F.; BOQUEMBUZO, J.E.; DIAS KOBERSTEIN, T.C.R. Desempenho de juvenis de pintado (*Pseudoplatystoma corruscans*) alimentados com três diferentes dietas. **Revista Acadêmica: Ciências Agrárias e Ambientais**, v. 6, p. 445-450, 2008.