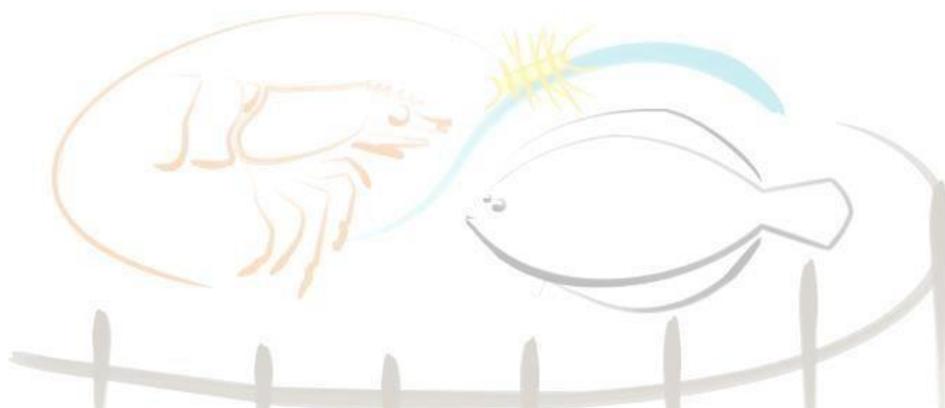


UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE - FURG

INSTITUTO DE OCEANOGRAFIA (IO)

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AQUICULTURA



**CRESCIMENTO COMPENSATÓRIO NO CAMARÃO-
BRANCO DO PACÍFICO *Litopenaeus vannamei* (BOONE, 1931),
CULTIVADO EM DIFERENTES TEMPERATURAS SOB
RESTRICÇÃO ALIMENTAR EM SISTEMA DE BIOFLOCOS**

Elisa Cordeiro Andrade Prates

Rio Grande, RS

2021

Universidade Federal do Rio Grande
Instituto de Oceanografia

**CRESCIMENTO COMPENSATÓRIO NO CAMARÃO
BRANCO DO PACÍFICO, *Litopenaeus vannamei* (BOONE, 1931),
CULTIVADO EM DIFERENTES TEMPERATURAS SOB
RESTRICÇÃO ALIMENTAR EM SISTEMA DE BIOFLOCOS**

Discente: Elisa Cordeiro Andrade Prates

Orientador: Dr. Wilson Francisco Britto Wasielesky Junior

Coorientadores: Dr. José María Monserrat e Dra. Mariana Holanda

Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do grau de mestre em Aquicultura no Programa de Pós Graduação em Aquicultura da Universidade Federal do Rio Grande.

Rio Grande, RS

Fevereiro 2021

Ficha Catalográfica

P912c Prates, Elisa Cordeiro Andrade.

Crescimento compensatório no Camarão Branco do Pacífico *Litopenaeus vannamei* (BOONE, 1931), cultivado em diferentes temperaturas sob restrição alimentar em sistema de bioflocos / Elisa Cordeiro Andrade Prates. – 2021.

62 f.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Rio Grande – FURG, Programa de Pós-Graduação em Aquicultura, Rio Grande/RS, 2021.

Orientador: Dr. Wilson Francisco Britto Wasielesky Junior.

Coorientador: Dr. José María Monserrat.

Coorientadora: Dra. Mariana Holanda.

1. *Litopenaeus vannamei* 2. Sistema BFT 3. Alimentação
4. Reservas Energéticas 5. Resposta Imunológica I. Wasielesky Junior, Wilson Francisco Britto II. Monserrat, José María III. Holanda, Mariana IV. Título.

CDU 639.512

Catálogo na Fonte: Bibliotecário José Paulo dos Santos CRB 10/2344

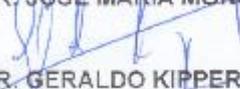
ATA 06/2021

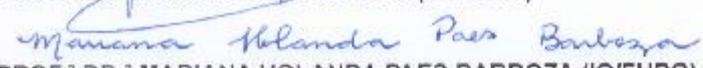
DE DEFESA DA 201ª DISSERTAÇÃO DE Mestrado EM AQUICULTURA

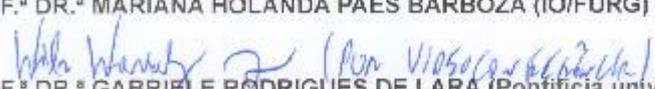
No dia vinte e seis de fevereiro de dois mil e vinte e um, às quatorze horas, reuniu-se a Banca Examinadora de Dissertação de Mestrado em Aquicultura, da **ELISA CORDEIRO ANDRADE PRATES**, orientada pelo Prof. Dr. Wilson Wasielesky Junior composta pelos seguintes membros: Prof. Dr. Wilson Wasielesky Junior (orientador – IO/FURG), Prof. Dr. José Maria Monserrat (Co orientador - ICB/FURG), Prof. Dr. Geraldo Kipper Fôes (IO/FURG), Dr.ª Mariana Holanda Paes Barboza (IO/FURG) e a Prof.ª Dr.ª Gabriele Rodrigues de Lara (Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Chile). Título da dissertação: "Crescimento compensatório no camarão-branco do pacífico *Litopenaeus vannamei* (BOONE, 1931), cultivado em diferentes temperaturas e sob restrição alimentar em sistema de bioflocos". Dando início à defesa, o Coordenador do PPGAq Prof. Dr. Ricardo Vieira Rodrigues, passou a presidência da sessão ao Prof. Dr. Wilson Wasielesky Junior, que na qualidade de orientador, passou a palavra para a candidata apresentar a Dissertação. Após ampla discussão entre os membros da Banca e a candidata, a Banca se reuniu sob a presidência do Coordenador em Exercício. Durante esse encontro ficou estabelecido que as sugestões dos membros da Banca Examinadora devem ser incorporadas na versão final da dissertação, ficando a cargo do Orientador o cumprimento desta decisão. A candidata **ELISA CORDEIRO ANDRADE PRATES** foi considerada **APROVADA**, devendo a versão definitiva da Dissertação ser entregue a Secretaria do PPGAq, no prazo estabelecido nas Normas Complementares do Programa. Nada mais havendo a tratar, foi lavrada a presente ata, que após lida e aprovada, será assinada pela Banca Examinadora, pelo candidato e pelo Coordenador do PPGAq.

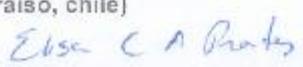

PROF. DR. WILSON WASIELESKY JUNIOR (ORIENTADOR – IO/FURG)

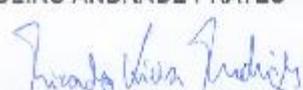

PROF. DR. JOSÉ MARIA MONSERRAT (CO ORIENTADOR - ICB/FURG)


PROF. DR. GERALDO KIPPER FÔES (IO/FURG)


PROF.ª DR.ª MARIANA HOLANDA PAES BARBOZA (IO/FURG)


PROF.ª DR.ª GABRIELE RODRIGUES DE LARA (Pontificia universidad católica de valparaíso, chile)


ELISA CORDEIRO ANDRADE PRATES


PROF. DR. RICARDO VIEIRA RODRIGUES (Coordenador do PPGAq)

SUMÁRIO

DEDICATÓRIA	v
AGRADECIMENTOS	vi
RESUMO GERAL	viii
ABSTRACT	xi
1. INTRODUÇÃO GERAL	13
2. OBJETIVOS	19
2.1. Objetivo geral.....	19
2.2. Objetivos específicos	19
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	20
Capítulo I	25
Resumo	26
Abstract.....	27
1. Introdução.....	28
2. Materiais e métodos.....	30
2.1. Localização	30
2.2. Delineamento experimental	31
2.3. Monitoramento da qualidade de água	32
2.4. Coleta de dados e desempenho zootécnico	32
2.5. Determinação da concentração de proteínas totais	33
2.6. Determinação da concentração de triglicerídeos	33
2.7. Determinação da concentração de glicogênio.....	34
2.8. Contagem diferencial de hemócitos (CDH).....	34
2.9. Análises estatísticas	34
3. Resultados.....	35
3.1. Qualidade de água.....	35

3.2. Desempenho zootécnico	35
3.3. Conteúdo de proteínas totais, triglicerídeos e glicogênio no hepatopâncreas.....	39
3.4. Contagem diferencial de hemócitos (CDH).....	42
4. Discussão	43
4.1. Crescimento compensatório.....	43
4.2. Reservas energéticas	48
4.3. Sistema imunológico.....	50
5. Conclusão	51
6. Referências	52
CONSIDERAÇÕES FINAIS	61

DEDICATÓRIA

Para as três pessoas mais importantes da minha vida: Ana, Oswaldo e Ian.

AGRADECIMENTOS

Quando me questiono o porquê de estar escolhendo o caminho acadêmico e a carreira de pesquisadora, penso que gostaria que meu trabalho fosse meu próprio reflexo e de fato me pertencesse, e não um produto a que outros atribuíssem um determinado valor.

Ao longo desses dois anos de trajetória, percebi que, para que uma dissertação evolua de um projeto para um artigo, alguém precisa também transformar um aluno (a) em um(a) pesquisador(a). Assim, a experiência daqueles que dedicaram tempo, paciência e conhecimento na formação de pessoas, é fundamental. Por ter me acolhido vindo de uma área tão distante da aquicultura, respeitado minhas individualidades, pelas oportunidades e por ser um exemplo a ser seguido como profissional e pessoa, ao meu orientador, Prof. Dr. Wilson Wasielesky, meu agradecimento.

Difícil falar em exemplo, sem mencionar o Prof. Dr. José Monserrat, que - mesmo em plena pandemia - aceitou um (tardio) pedido de coorientação e, que em nenhum momento, mediu esforços para que eu conseguisse concluir meus objetivos da dissertação. Por mais curta que tenha sido nossa convivência, agradeço-o por fazer seu trabalho sobre pessoas e não sobre produtos, por ser um verdadeiro professor e por toda paciência e dedicação ao longo desses últimos meses.

Outra pessoa imprescindível para o desenvolvimento deste trabalho: Dra. Mariana Holanda, também coorientadora deste trabalho. Me guiou ao longo desses dois anos, muitas vezes confiou mais em mim do que eu mesma e sempre teve disposição para enfrentar ao meu lado todos os obstáculos durante o desenvolvimento dessa dissertação. Mari, não tenho palavras para te agradecer toda a ajuda durante esse tempo.

Além disso, vale lembrar que é impossível desenvolver qualquer trabalho sozinho: dessa forma, um agradecimento a todos do Projeto Camarão – alunos, técnicos e professores - que me auxiliaram em momentos de experimento, coletas e análises. Em especial, àqueles que se tornaram grandes amigos – dentro e fora da EMA -, responsáveis para que o ano de 2020 tenha sido um pouco menos trágico: Inácio, Jéssica, Flávia, Helly, Ednara, Missy, Marília, Virgínia, Bel, Juli e Carol De-Zotti. À minha grande amiga de Belo Horizonte, Dani Bento que, mesmo estando longe, está sempre presente.

Aos meus pais, Ana e Oswaldo e ao meu irmão, Ian – que sempre me deram suporte ao longo de todos esses anos fora de casa – e de quem eu mais sinto saudades

no meu dia-a-dia. À minha companheira, Andrea, que esteve ao meu lado durante esses dois anos e que espero que continue fazer parte das próximas fases que estão por vir.

Também não poderia deixar de agradecer à FURG, responsável por boa parte formação acadêmica, ao Programa de Pós Graduação em Aquicultura, pela formação profissional e à CAPES, pela concessão da Bolsa.

RESUMO GERAL

O crescimento compensatório, o qual é definido como um processo fisiológico onde o organismo passa por uma fase de crescimento rápido após um período de desenvolvimento restrito, é uma estratégia desenvolvida por algumas espécies devido a frequentes situações de estresse no ambiente, havendo uma alocação de recursos entre manutenção, crescimento e reprodução. No contexto da aquicultura, a utilização da restrição alimentar e o cultivo em baixas temperaturas como um gatilho para o crescimento compensatório podem ser consideradas estratégias para redução de oferta de ração, dos custos e para o aumento do período de cultivo de espécies tropicais em regiões onde o cultivo restringe-se apenas ao verão. Além disso, o sistema BFT (*Biofloc Technology System*) pode também trazer vantagens ao cultivo, onde, além da redução do uso de água e maior biossegurança, a comunidade microbiana pode servir como fonte suplementar de alimento para os organismos 24 horas por dia, contribuindo também para a redução de alimento ofertado ao sistema. Neste contexto, o objetivo do presente trabalho foi avaliar a ocorrência do crescimento compensatório no camarão *Litopenaeus vannamei*, em três diferentes temperaturas (20, 24 e 28 °C) e sob restrição alimentar, cultivados em sistema de bioflocos, e analisar a dinâmica das reservas energéticas no hepatopâncreas e a condição imunológica dos organismos ao longo do período experimental. O experimento foi realizado durante 64 dias e dividido em duas etapas:

(1) Restrição e (2) Recuperação, as quais tiveram duração de 36 e 28 dias, respectivamente. Inicialmente, juvenis de *L. vannamei* foram estocados com um peso médio de 1,78 g ($\pm 0,38$ g), em densidade de 300 camarões/m² (n=54). Na primeira fase, o experimento teve um desenho experimental fatorial (três temperaturas e dois regimes alimentares), totalizando seis tratamentos, que foram realizados em triplicatas. Três temperaturas foram escolhidas como ótima (28 °C), intermediária (24 °C) e baixa (20 °C) e, para cada temperatura, foram aplicados dois regimes alimentares: controle, onde os organismos receberam 100 % da taxa de arraçoamento previamente calculada; e restrição, a qual a taxa de alimentação ofertada foi de 40 % em relação aos tratamentos controle. Ao final da primeira fase (dia 36), todas as unidades experimentais (n=18) foram expostas as condições favoráveis de cultivo (28 °C e 100 % de taxa de alimentação) durante 28 dias. Para a determinação da concentração das reservas energéticas (proteínas totais, glicogênio e triglicerídeos) no hepatopâncreas e avaliação do estado de saúde dos animais, feita a partir da contagem diferencial de hemócitos (CDH), foram coletados três animais por unidade experimental ao início do experimento

(dia 0), ao final da fase de restrição (dia 36) e ao final da fase de recuperação (dia 64). Ao final da primeira fase, os animais submetidos à restrição alimentar e mantidos a 24 e 28 °C apresentaram peso significativamente menor em comparação aos seus respectivos controles ($P < 0,05$), enquanto que os camarões mantidos à 20°C (controle e restrição) apresentaram pesos similares entre si ($P > 0,05$). Além disso, os tratamentos em diferentes temperaturas e sem restrição alimentar, apresentaram pesos significativamente diferentes, onde o tratamento mantido a 20 °C apresentou menor taxa de crescimento, seguido pelos tratamentos de 24 e 28 °C, respectivamente. A concentração de proteínas totais no hepatopâncreas não foi afetada em nenhum tratamento ($P > 0,05$), enquanto que os níveis de triglicérides foram afetados nos tratamentos em restrição mantidos a 24 e 28 °C ($P < 0,05$), mas não em 20°C ($P > 0,05$). Já a concentração de glicogênio, foi menor em todos os tratamentos que sofreram restrição alimentar em relação aos seus controles ($P < 0,05$) e apresentou um efeito da temperatura, onde temperaturas mais baixas foram mais afetadas pela restrição. A CDH apresentou diferenças entre os tratamentos ($P < 0,05$), mas todos os valores estavam dentro da faixa esperada para animais saudáveis cultivados em bioflocos. Após o fim do período de recuperação (dia 64), todos os tratamentos que haviam sofrido restrição na primeira fase, apresentaram pesos similares aos seus respectivos controles ($P > 0,05$). Em relação à temperatura, animais mantidos a 20 e 24 °C durante a primeira fase e alimentados *ad libitum* durante todo o experimento, não alcançaram o peso dos camarões mantidos em 28° C durante todo o período experimental e sem restrição alimentar ($P < 0,05$). A concentração de proteínas totais não sofreu alteração em nenhum tratamento ($P > 0,05$) e os estoques de triglicérides foram recuperados nos tratamentos mantidos na primeira fase sob restrição em 20° e 24 °C, mas não em 28 °C, o qual apresentou valores menores em relação ao seu controle ($P < 0,05$). Já a concentração de glicogênio, foi recuperada nos três tratamentos afetados anteriormente pelo período de restrição ($P > 0,05$). A CDH apresentou diferença entre tratamentos ($P < 0,05$), mas os valores se mantiveram dentro da faixa ideal para camarões cultivados em sistema de bioflocos. Dessa forma, pode-se concluir que os substratos utilizados para lidar com a restrição alimentar foram glicogênio e triglicérides, em detrimento da utilização de proteína. Em relação ao estado de saúde dos animais, as baixas temperaturas e a restrição alimentar não afetaram o sistema imunológico inato do camarão. Portanto, os resultados do presente trabalho mostraram que é possível submeter *L. vannamei* à restrição alimentar parcial, como um gatilho para o crescimento

compensatório total, a fim de melhorar a eficiência alimentar dos animais e reduzir os custos de produção. Além disso, em regiões onde a baixa temperatura é um fator limitante para a produção, é viável explorar o crescimento compensatório parcial, com o objetivo de aumentar o período de cultivo anual.

Palavras-chave: *Litopenaeus vannamei*, Sistema BFT, Alimentação, Reservas energéticas, Resposta imunológica.

ABSTRACT

Compensatory growth is defined as a phase of accelerated growth when favorable conditions are restored after a period of growth depression caused by a stressing factor. It is a strategy developed in some species due to frequent stress situations in the environment, assuming trade-offs in resource allocation among growth, reproduction and self-maintenance. In aquaculture, the use of feed restriction and low temperatures as a trigger for compensatory growth can be considered strategies to reduce feed supply, costs and to increase the period of production of tropical species in regions that growing seasons is limited by low water temperature. In addition, Biofloc Technology System (BFT), can also bring several production advantages compared to the traditional systems in ponds, as increase the stock density, and improvement in water quality and biosafety. Furthermore, microorganisms community besides removing nitrogen compounds, also acts as a food supplement for shrimps, providing a constant feed supply 24 h a day. Thus, the present study aimed to evaluate the occurrence of compensatory growth in *Litopenaeus vannamei*, in three different temperatures (20, 24 and 28° C) under feed restriction reared in a biofloc system, and its effect energy reserves and immunological condition of shrimps. The experiment lasted 64 days and was divided in two phases: (1) Restriction and (2) Recovery. *L. vannamei* were stocked with 1.78 g (± 0.38) in a stocking density of 300 shrimps/m³. In the first phase (36 days), the experiment was performed using a 3 x 2 (three temperatures and two feed regimes) experimental design, totaling six treatments (in triplicate). Three temperatures were chosen as optimum (28 °C), intermediate (24 °C) and low (20 °C) and two feeding regimes were established for each temperature: the control that received 100% of the calculated feed rate and feed restriction, where the feed rate was 40% of the control. In the second phase (28 days), all the experimental units (n=18) were exposed to favorable conditions (100% of feeding rate and 28 °C). Three shrimps per tank (nine per treatment) was collected at days 0, 36 and 64 to determine energy reserves content (total protein, glycogen and triglycerides) in hepatopancreas and assess differential hemocyte count (DHC) in hemolymph. In the end of the experiment, previously restricted shrimps held at 24 and 28 °C displayed complete body weight catch-up through compensatory growth following the restriction period with depressed growth ($P > 0.05$). Shrimps maintained at 20 and 24 °C with no feed restriction did not reach 28°C treatment body mass when favorable temperature (28 °C) was established ($P < 0.05$). Protein levels in hepatopancreas were not affected in any treatment over the experiment ($P > 0.05$) and

glycogen was used as a metabolic fuel in all restricted groups during phase 1 ($P < 0.05$), but fully recovered when total feed supply was offered ($P > 0.05$). Triglycerides were also used in restricted shrimps held at 24 and 28 °C in phase 1 ($P < 0.05$), and after recovery period, only treatment previously maintained at 24° C presented total recovery ($P > 0.05$). DHC presented differences among treatments ($P < 0.05$) but was maintained in the safe range for healthy shrimps reared in BFT system over the experimental period. Also, survival was not affected by feed restriction or low and intermediary temperatures ($P > 0.05$). Therefore, it is possible to submit *L. vannamei* to partial feed deprivation with a later recovery period as a trigger for total compensatory growth, in order to improve feed efficiency and decrease of feed supply. Also, in regions that low temperatures are a limiting to shrimp growing seasons, it is viable to explore partial compensatory growth to increase annual production.

Key-words: *Litopenaeus vannamei*, BFT system, Feeding, Energy reserves, Immune response.

1. INTRODUÇÃO GERAL

O camarão-branco-do Pacífico (*Litopenaeus vannamei*) tem o seu ciclo de vida caracterizado pela fase adulta e reprodução no ambiente marinho e pela fase pós-larval e juvenil em ambientes estuarinos (Edwards, 1977). Em relação a esses habitats, o ambiente estuarino está sujeito a grandes flutuações ambientais, como temperatura, disponibilidade de alimentos, salinidade e turbidez. Dentre esses parâmetros, temperatura e disponibilidade de alimentos são dois dos principais fatores que afetam o metabolismo (Walker et al., 2011).

Devido à grande variabilidade de sistemas aquáticos naturais e consequentes situações de estresse, algumas espécies desenvolveram estratégias para se adaptar a essas condições, havendo uma alocação de recursos para a manutenção, crescimento e reprodução (Steinberg, 2018). Dessa forma, após o período de estresse e posterior restauração das condições favoráveis, pode ocorrer um período de crescimento compensatório, o qual é definido como um processo fisiológico onde o organismo passa por uma fase de crescimento rápido após um período de desenvolvimento restrito (Ali et al., 2003). Esse estresse pode ser causado por diferentes fatores e, no contexto da aquicultura, alguns trabalhos vêm sendo desenvolvidos para avaliar esse crescimento em condições de restrição alimentar (Zhu et al., 2016; Lara et al., 2017), hipóxia (Remen et al., 2014) altas densidades (Fóes et al., 2016; Wasielesky et al., 2013), temperatura (Nicieza & Metcalfe, 1997; Hostins et al., 2015) e exposição a compostos tóxicos (Ghazali et al., 2009).

A taxa de crescimento após o período de estresse varia de acordo com alguns fatores como espécie, estágio de crescimento, maturidade sexual, condições ambientais, nutricionais, severidade e duração do estresse e a forma que o organismo é submetido às condições adequadas novamente (Ali et al., 2003). Além disso, de acordo com os mesmos autores, este efeito pode ocorrer em diferentes graus (Figura 1): sobre compensação, onde os animais que experimentaram restrição atingem peso e/ou tamanho maiores do que os animais controle; compensação completa, onde os organismos que sofreram alguma privação atingem o mesmo peso de animais que se mantiveram em condições adequadas; compensação parcial, quando os animais que passaram por alguma restrição apresentam uma taxa elevada de crescimento, mas não atingem o mesmo tamanho e peso dos animais mantidos em condições controle; e a não

compensação, quando os organismos não conseguem voltar a crescer quando as condições ótimas são reestabelecidas.

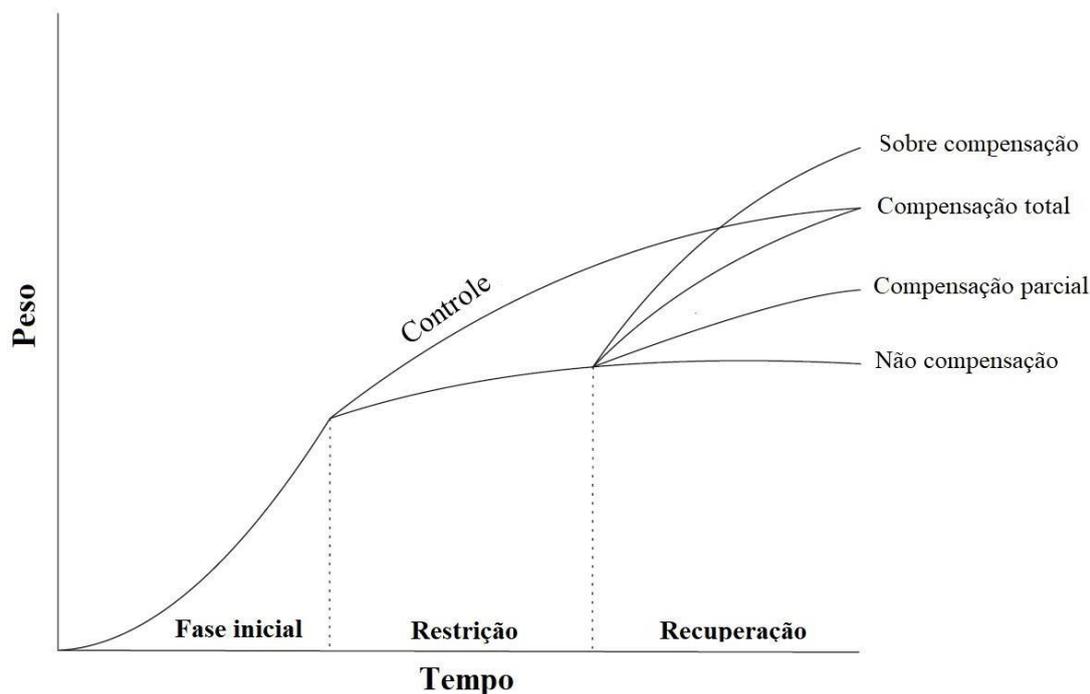


Figura 1: Padrões teóricos de crescimento compensatório para camarão em sistema de bioflocos. Adaptado de Ali et al. (2003).

A exploração do crescimento compensatório na aquicultura pode trazer diversas vantagens para a produção. No campo do manejo alimentar, é possível reduzir a quantidade de ração ofertada e, conseqüentemente, os custos com alimentação em até 25% (Foés et al., 2016; Lara et al., 2017). Além disso, a restrição alimentar com posterior realimentação dos organismos como um gatilho para o crescimento compensatório, pode melhorar os índices de eficiência alimentar, desempenho zootécnico dos animais e menor descarte de nitrogênio e fósforo no sistema, resultando em uma melhora na qualidade de água (Zhu et al., 2016).

De maneira geral, a hiperfagia é um dos mecanismos mais comumente reportado como causa do ganho compensatório. Esse fenômeno é caracterizado pela ingestão significativamente maior de alimento pelos animais que sofreram restrição, comparado aos organismos expostos a condições ótimas e acesso alimentar contínuo (Ali et al 2003), resultando em elevadas taxas de crescimento e melhoria da eficiência alimentar. Nesse contexto, alguns estudos vêm sendo realizados para diversas espécies de crustáceos: Wu et al. (2001) reportaram um aumento na ingestão de alimentos e uma

melhora na eficiência alimentar dos organismos que sofreram restrição alimentar durante 10 dias, no camarão *Fenneropenaeus chinensis*. Nesse estudo, os animais com menor nível de restrição apresentaram crescimento compensatório total, enquanto que os camarões expostos a uma restrição mais severa tiveram uma recuperação parcial e não alcançaram o peso do grupo controle. Para *L. vannamei*, Zhu et al. (2016) demonstraram melhoria da eficiência alimentar em camarões submetidos a restrições curtas, de um a três dias, os quais apresentaram crescimento compensatório total em relação ao grupo controle alimentado *ad libitum*. Em outro estudo, realizado em sistema de bioflocos, também com *L. vannamei*, Rocha et al. (2019) também encontraram maior eficiência alimentar na fase de recuperação nos grupos que sofreram restrição alimentar, mas os animais não chegaram a alcançar o peso do grupo controle, resultando em crescimento parcial. Em contrapartida, Lara et al. (2017) após submeterem juvenis de *L. vannamei* a diferentes taxas de restrição alimentar durante 21 dias em sistema BFT, não encontraram diferenças significativas no consumo e na eficiência alimentar entre os animais restritos e do grupo controle após o reestabelecimento das condições ótimas. Apesar disso, os animais que sofreram restrição apresentaram boas taxas de crescimento após o reestabelecimento da alimentação contínua, resultando em crescimento compensatório parcial.

Além da exploração do crescimento compensatório a partir do manejo alimentar, a avaliação da ocorrência desse processo em relação à temperatura pode possibilitar, por exemplo, o cultivo de espécies tropicais em zonas subtropicais durante todo o ano, ao invés do cultivo se restringir apenas ao verão (Hostins et al., 2015). Este contexto aplica-se ao cultivo de *L. vannamei* no sul do Brasil, onde o período de cultivo da espécie é limitado devido às baixas temperaturas durante o outono e o inverno. Dessa forma, a avaliação e uma possível confirmação do grau de crescimento compensatório após o reestabelecimento das condições ótimas de temperatura para a espécie, permitiria o armazenamento de pós-larvas em estufas, mesmo com baixas taxas de crescimento durante o outono e o inverno, e posterior transferência dos animais para viveiros (ou manutenção nas próprias estufas) quando as temperaturas estivessem mais elevadas. Assim, seria possível alcançar taxas de crescimento satisfatórias através do crescimento compensatório (Kumlu et al., 2010) e possibilitaria a produção de mais safras anuais.

Os processos de restrição alimentar ou estresse ambiental, como baixas temperaturas com posterior recuperação, também são acompanhados de mudanças fisiológicas, como alterações na dinâmica de reservas nutricionais, que podem afetar o

sistema imunológico e, conseqüentemente, a suscetibilidade a patógenos (Sánchez-Paz et al., 2007). Estudos a respeito do metabolismo de crustáceos demonstraram alta variabilidade na mobilização de reservas de energia, e na seqüência de fontes utilizadas durante o período de restrição, de acordo com a espécie, estágio de desenvolvimento, tempo e severidade da restrição (Clifford & Brick, 1983; Sanchez-Paz et al, 2006). Dessa forma, é difícil generalizar um perfil metabólico padrão para crustáceos e a seqüência em que os substratos energéticos são utilizados. Em relação aos camarões peneídeos, alguns estudos avaliaram a dinâmica energética desses animais quando submetidos à restrição alimentar e posterior recuperação. Para *L. vannamei*, Sanchez- Paz et al. (2007) submeteram os organismos a cinco dias de restrição e constataram um rápido decréscimo nos estoques de glicogênio e lipídeos no hepatopâncreas, com 80% e 84% de mobilização, respectivamente. Em outro estudo realizado com a mesma espécie, Pascual et al. (2006) relataram diminuição significativa das concentrações de lipídeos totais no hepatopâncreas após 21 dias de restrição alimentar, mas não detectaram diferenças no estoque de glicogênio. Na hemolinfa, a concentração de proteína reduziu aproximadamente 75% no dia 14, mas apresentou um aumento ao final da terceira semana do experimento (dia 21), onde o valor de proteína foi de 50% da concentração inicial.

Em relação ao sistema imunológico, o estabelecimento de padrões como referência para avaliar o estado de saúde dos camarões, pode contribuir significativamente para o desenvolvimento da carcinicultura, principalmente em um contexto atual em que os sistemas de produção tendem a se intensificar. Diferentemente dos organismos vertebrados, os crustáceos não apresentam um sistema imune específico com presença de memória imunológica adaptativa (Söderhäll & Cerenius, 1992). Dessa forma, além da barreira física passiva representada pelo rígido exoesqueleto quitinoso, os camarões possuem um sistema imunológico inato, composto por hemócitos, os quais estão presentes na hemolinfa. De maneira geral, essas células são classificadas em dois grupos principais: hialinas e granulares, as quais se diferem quanto à morfologia e função. Os hemócitos hialinos, são células pequenas, possuem formato arredondado, apresentam uma alta relação núcleo- citoplasma, ausência de grânulos citoplasmáticos e estão relacionadas principalmente a atividade de coagulação da hemolinfa. Já os hemócitos granulares, são geralmente divididos em dois subgrupos: hemócitos semi - granulares (ou com grânulos pequenos) e hemócitos com grânulos grandes. Essas células possuem maiores dimensões, formato oviforme, menor relação núcleo

citoplasma e apresentam grande quantidade de grânulos citoplasmáticos (Martin & Graves, 1985; Johansson et al. 2000). São consideradas células com maior capacidade imunocompetente, sendo principalmente responsáveis pela fagocitose de microrganismos, encapsulação, formação de nódulos e produção de moléculas microbicidas destinadas à neutralização/degradação de patógenos. Além disso, armazenam moléculas do sistema pro-fenoxidase, o qual é reconhecido como uma das principais respostas imunoefetoras dos crustáceos e responsável por desencadear o processo de melanização (Hose et al.,1990; Aguirre-Guzman et al., 2009).

Dentre os parâmetros imunológicos, a contagem total e diferencial de hemócitos, é um dos imunoparâmetros mais afetados quando os organismos se encontram em condições de estresse, podendo ser utilizados como um indicador do estado de saúde do animal. Para *L. vannamei*, alguns estudos já foram realizados utilizando esse parâmetro e observaram alterações em situações de restrição alimentar, estresse ambiental e em condições patológicas. Por exemplo, Pascual et al. (2006) observaram uma redução de aproximadamente 50% na quantidade de hemócitos após submeter camarões a 21 dias de restrição alimentar. Em outro estudo, onde os camarões foram submetidos a baixas temperaturas, Xu et al. (2019) identificaram uma redução na contagem total de hemócitos e alterações na quantidade relativa entre hemócitos granulares, semi- granulares e hialinos. Em relação a estresses patológicos, um estudo realizado com *Fenneropenaeus indicus* e *Penaeus monodon*, detectou a diminuição da contagem total de hemócitos e aumento relativo dos hemócitos granulares em camarões infectados com Vírus da Síndrome da Mancha Branca (WSSV), Monodon Baculovirus, Necrose Hipodérmica Hematopoiética Infecciosa (IHHN) e Vibriose Bacteriana (Chidhambaram et al., 2013).

Aliado aos possíveis benefícios da exploração do crescimento compensatório, a utilização do sistema de BFT (*Biofloc Technology System*) também traz vantagens para a produção em relação ao sistema tradicional. Esse sistema, apresenta melhoria da qualidade de água, sem (ou pouca) renovação de água e conseqüente redução de efluentes, aumento da densidade de estocagem, melhoria na biossegurança e remoção dos compostos nitrogenados através da absorção pela comunidade de microrganismos. Essa comunidade, também atua como suplemento alimentar para os organismos, disponibilizando alimento 24 horas por dia e possibilitando ainda a redução do teor de proteína ofertado via ração (Moss et al. 2012; Wasielesky et al. 2006). Neste contexto, alguns estudos foram realizados para avaliar a contribuição dos bioflocos na

alimentação do camarão *L. vannamei*, através da utilização de isótopos estáveis. Burford et al. (2004) concluíram que a contribuição do nitrogênio proveniente dos bioflocos na composição dos camarões foi entre 18% a 29%, enquanto Cardona et. al (2015) encontraram valores ainda mais elevados, onde a produtividade natural do sistema de bioflocos contribuiu com 39,8% e 36,9%, para carbono e nitrogênio, respectivamente.

O sistema de bioflocos também é considerado um sistema imunoestimulante (Kim et al., 2014), devido à comunidade microbiana associada. Os microrganismos presentes nos flocos microbianos, como fungos e bactérias, apresentam componentes na parede celular que estimulam a atividade do sistema imune não específico de crustáceos e peixes, como lipopolissacarídeos, peptidoglicano e β -1, 3-glucanase (Johansson & Söderhäll, 1989; Söderhäll & Cerenius, 1998). Dessa forma, em camarões peneídeos cultivados em sistema de bioflocos, há um aumento da resistência contra infecções virais e bacterianas em organismos, quando comparada com o cultivo em sistema tradicional (Xu & Pan, 2013; Kim et al., 2014; Lee et al., 2017), reduzindo os riscos de perdas na produção em função de patologias.

Para *L. vannamei*, alguns estudos confirmam a ocorrência do crescimento compensatório e avaliam este processo em condições de restrição alimentar (Zhu et al., 2016). Porém, para sistemas superintensivos em bioflocos, estudos avaliando o crescimento compensatório para a espécie ainda são escassos e ainda não há trabalhos que avaliem este processo considerando duas condições de estresse simultâneas e avaliando a dinâmica energética e a condição imunológica dos organismos. Dessa forma, o presente estudo tem como objetivo avaliar o crescimento compensatório do camarão *L. vannamei*, em diferentes temperaturas e restrição alimentar e possíveis mudanças fisiológicas nos organismos durante o período de condições desfavoráveis e após o período de recuperação.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo geral

Avaliar a ocorrência e grau de crescimento compensatório do camarão *Litopenaeus vannamei*, em diferentes temperaturas (20, 24 e 28 °C) e com restrição alimentar, cultivados em sistema de bioflocos.

2.2. Objetivos específicos

- Comparar o desempenho zootécnico dos animais mantidos em diferentes temperaturas (20, 24 e 28 °C), com e sem restrição alimentar, após o período de restrição e de recuperação.

- Avaliar a dinâmica das reservas energéticas (proteína, glicogênio, triglicérides) em animais mantidos em diferentes temperaturas (20, 24 e 28 °C) submetidos a diferentes regimes alimentares.

- Avaliar possíveis efeitos de a restrição alimentar e diferentes temperaturas (20, 24 e 28°C) no sistema imunológico de camarão *L. vannamei*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguirre-Guzmán, G., Sánchez-Martínez, J.G., Campa-Córdova, A.I., Luna-González, A., Ascencio, F., 2009. Penaeid shrimp immune system. *Thai J. Vet. Med.* 39, 205–215.
- Ali, M., Nieceza, A., Wootton, R.J., 2003. Compensatory growth in fishes: A response to growth depression. *Fish Fish.* 4, 147–190. <https://doi.org/10.1046/j.1467-2979.2003.00120.x>.
- Burford, M.A., Thompson, P.J., McIntosh, R.P., Bauman, R.H., Pearson, D.C., 2004. The contribution of flocculated material to shrimp (*Litopenaeus vannamei*) nutrition in a high-intensity, zero-exchange system. *Aquaculture* 232, 525–537. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(03\)00541-6](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(03)00541-6).
- Cardona, E., Lorgeoux, B., Geffroy, C., Richard, P., Saulnier, D., Gueguen, Y., Guillou, G., Chim, L., 2015. Relative contribution of natural productivity and compound feed to tissue growth in blue shrimp (*Litopenaeus stylirostris*) reared in biofloc: Assessment by C and N stable isotope ratios and effect on key digestive enzymes. *Aquaculture* 448, 288–297. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.05.035>.
- Chidhambaram, P., Athithan, S., Saravanan, R., Vasantharajan, M., 2013. Haematological studies on aquacultured shrimps species from Tamilnadu, Índia. *Aquacult* 14, 57–64.
- Clifford, H.C., Brick, R.W., 1983. Nutritional physiology of the freshwater shrimp *Macrobrachium rosenbergi* - Substrate metabolism in fasting juvenile shrimp. *Comp. Biochem. Physiol. Part A Physiol.* 74, 561–568. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(83\)90548-0](https://doi.org/10.1016/0300-9629(83)90548-0).
- Edwards, R.R.C., 1977. Field experiments on growth and mortality of *Penaeus vannamei* in a Mexican coastal lagoon complex. *Estuarine and Coastal Marine Science* 5, 107–121.
- Fóes, G., Krummenauer, D., Lara, G., Poersch, L., Wasielesky, W., 2016. Long term

- storage and the compensatory growth of white shrimp *Litopenaeus vannamei* in aquaculture ponds. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 44, 588–594. <https://doi.org/10.3856>.
- Ghazali, I. El, Saqrane, S., Carvalho, A.P., Ouahid, Y., Oudra, B., Campo, F.F. Del, Vasconcelos, V., 2009. Compensatory growth induced in zebrafish larvae after pre-exposure to a microcystis aeruginosa natural bloom extract containing microcystins. *Int. J. Mol. Sci.* 10, 133–146. <https://doi.org/10.3390>.
- Hose, J.E., Martin, G.G., Gerard, A.S., 1990. A Decapod Hemocyte Classification Scheme Integrating Morphology, Cytochemistry, and Function. *Biol. Bull.* 178, 33–45. <https://doi.org/10.2307/1541535>.
- Hostins, B., Braga, A., Lopes, D.L.A., Wasielesky, W., Poersch, L.H., 2015. Effect of temperature on nursery and compensatory growth of pink shrimp *Farfantepenaeus brasiliensis* reared in a super-intensive biofloc system. *Aquac. Eng.* 66, 62–67. <https://doi.org/10.1016/j.aquaeng.2015.03.002>.
- Johansson, M.W., Keyser, P., Sritunyalucksana, K., Söderhäll, K., 2000. Crustacean haemocytes and haematopoiesis. *Aquaculture* 191, 45–52. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(00\)00418](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(00)00418).
- Johansson, M.W., Soderhall, K., 1989. Cellular immunity in crustaceans and the proPO system. *Parasitol.* 5, 171–176. [https://doi.org/10.1016/0169-4758\(89\)90139-7](https://doi.org/10.1016/0169-4758(89)90139-7).
- Kim, S.K., Pang, Z., Seo, H.C., Cho, Y.R., Samocha, T., Jang, I.K., 2014. Effect of bioflocs on growth and immune activity of Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei* postlarvae. *Aquac. Res.* 45, 362–371. <https://doi.org/10.1111/are.12319>.
- Kumlu M., Türkmen, S., Kumlu, M., 2010. Thermal tolerance of *Litopenaeus vannamei* (Crustacea: Penaeidae) acclimated to four temperatures. *J. Therm. Biol.* 35, 305–308. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2010.06.009>.
- Lara, G., Hostins, B., Bezerra, A., Poersch, L., Wasielesky, W., 2017. The effects of different feeding rates and re-feeding of *Litopenaeus vannamei* in a biofloc culture

- system. *Aquac. Eng.* 77, 20–26. <https://doi.org/10.1016/j.aquaeng.2017.02.003>.
- Lee, C., Kim, S., Lim, S.J., Lee, K.J., 2017. Supplemental effects of biofloc powder on growth performance, innate immunity, and disease resistance of Pacific whiteshrimp *Litopenaeus vannamei*. *Fish. Aquat. Sci.* 20, 1–7. <https://doi.org/10.1186/s41240-017-0059-7>.
- Martin, G.G., Graves, B.L., 1985. Fine Structure and Classification of Shrimp Hemocytes. *J. Morphol.* 185, 339–348.
- Moss, S.M., Moss, D.R., Arce, S.M., Lightner, D. V., Lotz, J.M., 2012. The role of selective breeding and biosecurity in the prevention of disease in penaeid shrimp aquaculture. *J. Invertebr. Pathol.* 110, 247–250. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2012.01.013>.
- Nicieza, A.G., Metcalfe, N.B., 1997. Growth Compensation in Juvenile Atlantic Salmon: Responses to Depressed Temperature and Food Availability. *Ecology* 78, 2385–2400. <https://doi.org/10.1890/0012-9658>.
- Pascual, C., Sánchez, A., Zenteno, E., Cuzon, G., Gabriela, G., Brito, R., Gelabert, R., Hidalgo, E., Rosas, C., 2006. Biochemical, physiological, and immunological changes during starvation in juveniles of *Litopenaeus vannamei*. *Aquaculture* 251, 416–429. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2005.06.001>.
- Remen, M., Aas, T.S., Vågseth, T., Torgersen, T., Olsen, R.E., Imsland, A., Oppedal, F., 2014. Production performance of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) postsmolts in cyclic hypoxia, and following compensatory growth. *Aquac. Res.* 45, 1355–1366. <https://doi.org/10.1111/are.12082>.
- Rocha, J.V., Silva, J.F., Barros, C., Peixoto, S., Soares, R., 2019. Compensatory growth and digestive enzyme activity of *Litopenaeus vannamei* submitted to feeding restriction in a biofloc system. *Aquac. Res.* 50, 3653–3662. <https://doi.org/10.1111/are.14323>.
- Sánchez-Paz, A., García-Carreño, F., Hernández-López, J., Muhlia-Almazán, A., Yepiz-

- Plascencia, G., 2007. Effect of short-term starvation on hepatopancreas and plasma energy reserves of the Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 340, 184–193. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.09.006>.
- Sánchez-Paz, A., García-Carreño, F., Muhlia-almaza, A., Peregrino-Uriarte B., A., Hernández-López, J., Yepiz-plascencia, G., 2006. Usage of energy reserves in crustaceans during starvation : Status and future directions. Insect Biochem. Mol. Biol. 36, 241–249. <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2006.01.002>.
- Söderhäll, K., Cerenius, L., 1998. Role of the prophenoloxidase-activating system in invertebrate immunity. Curr. Opin. Immunol. 10, 23–28. [https://doi.org/10.1016/S0952-7915\(98\)80026-5](https://doi.org/10.1016/S0952-7915(98)80026-5).
- Söderhäll, K., Cerenius, L., 1992. Crustacean immunity. Annu. Rev. Fish Dis. 2, 3–23. [https://doi.org/10.1016/0959-8030\(92\)90053](https://doi.org/10.1016/0959-8030(92)90053).
- Steinberg, C.E.W., 2018. Aquatic animal nutrition: A mechanistic perspective from individuals to generations, Aquatic Animal Nutrition: A Mechanistic Perspective from Individuals to Generations. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-91767-2>.
- Walker, S.J., Neill, W.H., Lawrence, A.L., Gatlin, D.M., 2011. Effects of temperature and starvation on ecophysiological performance of the Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*). Aquaculture 319, 439–445. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2011.07.015>.
- Wasielesky, W., Atwood, H., Stokes, A., Browdy, C.L., 2006. Effect of natural production in a zero exchange suspended microbial floc based super-intensive culture system for white shrimp *Litopenaeus vannamei*. Aquaculture 258, 396–403. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2006.04.030>.
- Wasielesky, W., Froes, C., Fóes, G., Krummenauer, D., Lara, G., Poersch, L., 2013. Nursery of *Litopenaeus vannamei* Reared in a Biofloc System: The Effect of Stocking Densities and Compensatory Growth . J. Shellfish Res. 32, 799–806. <https://doi.org/10.2983/035.032.0323>.

- Wu, L., Dong, S., Wang, F., Tian, X., Ma, S., 2001. The effect of previous feeding regimes on the compensatory growth response in chinese shrimp, *Fenneropenaeus chinensis*. A. J. Crustac. Biol. 21, 559–565. <https://doi.org/10.1163/20021975-99990157>.
- Xu, W.J., Pan, L.Q., 2013. Enhancement of immune response and antioxidant status of *Litopenaeus vannamei* juvenile in biofloc-based culture tanks manipulating high C/N ratio of feed input. Aquaculture 412–413, 117–124. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2013.07.017>.
- Xu, Z., Guan, W., Xie, D., Lu, W., Ren, X., Yuan, J., Mao, L., 2019. Evaluation of immunological response in shrimp *Penaeus vannamei* submitted to low temperature and air exposure. Dev. Comp. Immunol. 100, 103413. <https://doi.org/10.1016/j.dci.2019.103413>.
- Zhu, Z.M., Lin, X.T., Pan, J.X., Xu, Z.N., 2016. Effect of cyclical feeding on compensatory growth, nitrogen and phosphorus budgets in juvenile *Litopenaeus vannamei*. Aquac. Res. 47, 283–289. <https://doi.org/10.1111/are.12490>.

Capítulo I

Crescimento compensatório no camarão-branco do Pacífico, *Litopenaeus vannamei* (Boone, 1931), cultivado em diferentes temperaturas sob restrição alimentar em sistema de bioflocos

Elisa Prates¹, Mariana Holanda¹, José M. Monserrat^{1,2}, Wilson Wasielesky^{1, *}

1. Programa de Pós Graduação em Aquicultura, Instituto de Oceanografia (IO),
Universidade Federal do Rio Grande - FURG (PPGAq-IO-FURG).

Rua do Hotel, n°2, Cassino, Rio Grande, RS, Brazil. ZIP code: 96210-030

2. Instituto de Ciências Biológicas (ICB), Universidade Federal do Rio Grande - FURG.
Av. Itália km 8 s/n - Caixa Postal 474, Rio Grande, RS, Brazil. ZIP code: 96200-970

* Autor correspondente: Rua do Hotel, n°2, Cassino, Rio Grande, RS, Brazil. CEP:
96210-030 (E-mail: manow@mikrus.com.br).

Manuscrito a ser traduzido e submetido para a revista Aquaculture

ISSN: 0044-8486

Resumo

O presente estudo teve como objetivo avaliar a ocorrência de crescimento compensatório no camarão-branco do Pacífico (*Litopenaeus vannamei*) cultivado em diferentes temperaturas sob restrição alimentar em Sistema de Bioflocos (BFT) e seus efeitos nas reservas energéticas e no sistema imunológico. O experimento teve duração de 64 dias e foi dividido em duas fases: (1) Restrição e (2) Recuperação. Juvenis de *L. vannamei* foram estocados com 1,78 g (\pm 0,38) em uma densidade de estocagem de 300 camarões / m³. Na primeira fase (36 dias), o experimento foi realizado a partir de um delineamento experimental fatorial (três temperaturas e dois regimes alimentares), totalizando seis tratamentos (em triplicata). Três temperaturas foram escolhidas como ótima (28 °C), intermediária (24 °C) e baixa (20 °C) e dois regimes de alimentação foram estabelecidos para cada temperatura: controle, que recebeu 100% da taxa de alimentação calculada e a restrição alimentar, onde a alimentação a taxa foi de 40% do controle. Na fase 2 (28 dias), todas as unidades experimentais (n = 18) foram expostas a condições favoráveis (100% da taxa de alimentação e 28° C). Nos dias 0, 36 e 64 foram coletados 3 animais por unidade experimental, para a determinação do teor de proteínas totais, glicogênio e triglicerídeos no hepatopâncreas e contagem diferencial de hemócitos (CDH) na hemolinfa. Ao final do experimento, camarões previamente restritos mantidos a 24 e 28 °C apresentaram recuperação total em peso através do crescimento compensatório após o período de restrição. Camarões mantidos a 20 e 24 °C sem restrição alimentar na primeira fase não atingiram o peso dos organismos mantidos 28 °C durante todo o experimento, quando a temperatura favorável (28 °C) foi estabelecida. Os níveis de proteína no hepatopâncreas não foram afetados em nenhum tratamento durante o experimento e o glicogênio foi utilizado como fonte energética em todos os grupos sob restrição durante a primeira fase, mas seu estoque foi totalmente recuperado após o reestabelecimento das condições adequadas de alimentação. As reservas lipídicas (triglicerídeos) também foram utilizadas em camarões submetidos a restrição em 24 e 28 °C na fase 1, e após o período de recuperação, apenas o tratamento previamente mantido a 24 °C apresentou recuperação total. A CDH apresentou diferenças entre os tratamentos, mas se manteve na faixa adequada para camarões saudáveis cultivados em sistema BFT, ao longo de todo período experimental. Além disso, a sobrevivência não foi afetada pela restrição alimentar ou temperaturas baixa e intermediária. Portanto, é possível submeter *L. vannamei* à restrição alimentar parcial como gatilho para o crescimento compensatório total, a fim de melhorar a eficiência alimentar e diminuir a oferta de ração. Além disso, em regiões em que as baixas temperaturas são limitantes para o cultivo de camarão, é viável explorar o crescimento compensatório parcial para aumentar o período de cultivo, sem danos na sobrevivência.

Palavras - chave: *Litopenaeus vannamei*, Sistema BFT, Alimentação, Reservas energética, Resposta imune.

Abstract

The present study aimed to evaluate the occurrence of compensatory growth in the Pacific White Shrimp (*Litopenaeus vannamei*) reared in different temperatures and under feed restriction in Biofloc Technology System (BFT) and its effects in energy reserves and immune system. The experiment lasted 64 days and was divided in two phases: (1) Restriction and (2) Recovery. *L. vannamei* were stocked with 1.78 g (± 0.38) in a stocking density of 300 shrimps/m³. In the first phase (36 days), the experiment was performed using a 3 x 2 (three temperatures and two feed regimes) experimental design, totaling six treatments (in triplicate). Three temperatures were chosen as optimum (28 °C), intermediate (24 °C) and low (20 °C) and two feeding regimes were established for each temperature: the control that received 100% of the calculated feed rate and feed restriction, where the feed rate was 40% of the control. In phase 2 (28 days), all the experimental units (n=18) were exposed to favorable conditions (100% of feeding rate and 28° C). Total protein, glycogen and triglycerides content were quantified in hepatopancreas and differential hemocyte count (DHC) was analyzed in hemolymph, in days 0, 36 and 64. In the end of the experiment, previously restricted shrimps held at 24 and 28 °C displayed complete body weight catch-up through compensatory growth following the restriction period with depressed growth. Shrimps maintained at 20 and 24 °C with no feed restriction did not reach 28 °C treatment body mass when favorable temperature (28 °C) was established. Protein levels in hepatopancreas were not affected in any treatment over the experiment and glycogen was used as a metabolic fuel in all restricted groups during phase 1, but fully recovered when total feed supply was offered. Triglycerides were also used in restricted shrimps held at 24 and 28 °C in phase 1, and after recovery period, only treatment previously maintained at 24 °C presented total recovery. DHC presented differences among treatments, but was maintained in the optimal range for healthy shrimps reared in BFT system over the experimental period. Also, survival was not affected by feed restriction or low and intermediary temperatures. Therefore, it is possible to submit *L. vannamei* to partial feed restriction with as a trigger for total compensatory growth, in order to improve feed efficiency and decrease feed supply. Also, in regions that low temperatures are a limiting to shrimp growing seasons, it is viable to explore partial compensatory growth to increase annual harvests.

Key-words: *Litopenaeus vannamei*, BFT system, Feeding, Energy reserves, Immune response.

1. Introdução

O ciclo de vida do camarão-branco do Pacífico *Litopenaeus vannamei* (Boone, 1931) é caracterizado pela fase pós-larval / juvenil em ambientes estuarinos e adulta e reprodução em habitats marinhos (Edward, 1977). Em relação a esses habitats, os estuários estão sujeitos a flutuações significativas dos fatores ambientais, como disponibilidade de alimentos, salinidade, turbidez e temperatura. A temperatura e a disponibilidade de alimentos, em particular, são dois dos mais importantes controladores do metabolismo em todos os estágios do ciclo de vida do camarão e afetam diretamente o crescimento, muda, consumo de oxigênio e a atividade enzimática (Zhou et al., 2010).

Devido a essa variabilidade nos sistemas aquáticos naturais, algumas espécies desenvolveram estratégias para lidar com situações de estresse, incluindo a realocação de recursos energéticos entre crescimento, manutenção e reprodução (Steinberg, 2018). Assim, após o período de estresse e posterior restauração das condições favoráveis, pode ocorrer um período de crescimento compensatório, o qual é definido como um processo fisiológico em que o organismo passa por uma fase rápida de crescimento após um período restrito de desenvolvimento (Ali et al., 2003). O estresse pode ser causado por diversos fatores e na aquicultura, alguns estudos têm sido desenvolvidos para avaliar o crescimento compensatório através da restrição alimentar (Zhu et al., 2016; Lara et al., 2017), hipóxia (Remen et al., 2014), altas densidades (Wasiolesky et al., 2013; Fóes et al., 2016), temperatura (Nicieza e Metcalfe, 1997; Hostins et al., 2015) e exposição a compostos tóxicos (Ghazali et al., 2009).

A taxa de crescimento após o período de estresse varia de acordo com a espécie, estágio de vida, condições ambientais, severidade e duração do estresse, além da forma como o organismo retorna às condições ideais. Além disso, o crescimento compensatório pode ocorrer em diferentes graus: compensação total, onde os organismos que sofreram algum tipo de estresse atingem o mesmo peso dos animais que permaneceram em condições adequadas durante todo o período avaliado; compensação parcial, quando animais que passaram por alguma situação de estresse apresentam elevadas taxas de crescimento durante o período de recuperação, mas não atingem o mesmo peso dos animais mantidos em condições controle; sobre compensação, onde os animais que passaram pelo estresse atingem peso superior em comparação com os animais controle; e a não compensação, quando o organismo não consegue crescer após o período de estresse ou cresce em taxas muito baixas (Ali et al., 2003).

Em geral, o ganho compensatório é acompanhado por um aumento na ingestão de alimentos, conhecido como hiperfagia, e uma melhora na taxa de conversão alimentar (Ali et al., 2003). Além disso, os processos de restrição alimentar ou estresse ambiental, com subsequente período de recuperação, também são acompanhados de alterações bioquímicas e fisiológicas, alterando a dinâmica de reservas nutricionais no organismo, o sistema imunológico e a suscetibilidade a patógenos (Sánchez-Paz et al., 2007). No entanto, alguns estudos sobre o metabolismo de crustáceos demonstraram alta variabilidade na mobilização das reservas energéticas e a sequência em que esses substratos são utilizados, variando de acordo com a espécie, estágio de desenvolvimento e duração e severidade da restrição ou estresse (Sanchez-Paz et al., 2006; Steinberg, 2018). Desta forma, é difícil determinar um perfil metabólico padrão e a sequência de utilização de substratos (Clifford e Brick, 1983) em um contexto avaliando o crescimento compensatório. Além disso, estudos avaliando a mobilização de reservas energéticas em camarões cultivados em sistema de bioflocos ainda são escassos.

Em relação ao sistema imunológico, os hemócitos desempenham um papel central no mecanismo de defesa de crustáceos e a contagem total de hemócitos e a proporção entre os diferentes tipos de células (contagem diferencial de hemócitos) são dois dos imunoparâmetros mais afetados em situações de estresse em função de flutuações ambientais (Johansson e Soderhall, 1989). Portanto, a contagem de hemócitos tem sido considerada um indicador adequado para avaliar o estado de saúde do camarão (Rodriguez et al., 2000). Porém, para o sistema BFT, o qual é considerado um ambiente imunoestimulante (Xu & Pan, 2013), ainda há uma escassez de informações sobre as respostas imunes em condições de restrição alimentar e baixas temperaturas.

A exploração do crescimento compensatório na aquicultura pode trazer diversas vantagens para a produção. Em relação ao manejo alimentar, é possível reduzir a quantidade de ração ofertada e, conseqüentemente, os custos da alimentação em até 25% (Fóes et al., 2016; Lara et al., 2017). Além disso, a restrição alimentar com um posterior período de recuperação como um gatilho para o crescimento compensatório, pode induzir uma melhora na eficiência alimentar, aumentar o desempenho zootécnico e resultar em menos descarte de nitrogênio e fósforo no sistema, resultando em uma melhoria na qualidade da água (Zhu et al., 2016).

Além de explorar o crescimento compensatório a partir do manejo alimentar, a avaliação deste processo em relação à temperatura possui grande relevância,

especialmente em regiões com clima subtropical ou temperado, como o sul do Brasil, onde a estação de cultivo é limitada pelas baixas temperaturas da água durante o outono e inverno (Krummenauer et al., 2006). Assim, a avaliação do crescimento compensatório após o restabelecimento da temperatura ótima para a espécie, permitiria a produção de duas ou mais safras anuais, apesar das baixas taxas de crescimento durante a estação fria.

Aliado aos benefícios da exploração do crescimento compensatório, o uso do Sistema de Bioflocos (BFT) também pode trazer vantagens para a produção em relação aos sistemas tradicionais de cultivo. Esse sistema tem um efeito na melhoria da qualidade da água e redução do descarte de efluentes, uma vez que há pouca (ou nenhuma) renovação de água. Além disso, possibilita o aumento da densidade de estocagem, maior biossegurança e a remoção de compostos nitrogenados através da absorção pela comunidade de microrganismos. Essa comunidade também atua como um suplemento alimentar para os organismos cultivados, fornecendo alimento 24h por dia e também possibilitando uma redução na proteína oferecida na ração (Wasielesky et al., 2006; Moss et al., 2012).

Para *L. vannamei*, estudos confirmam a ocorrência de crescimento compensatório e avaliam esse processo em condições de restrição alimentar (Zhu et al., 2016; Lara et al., 2017). Porém, para sistemas superintensivos em bioflocos, estudos avaliando o crescimento compensatório para a espécie ainda são escassos e também não há trabalhos que avaliem esse processo considerando duas condições de estresse simultâneas. Dessa forma, o presente estudo teve como objetivo avaliar a ocorrência de crescimento compensatório em *L. vannamei* cultivados em três diferentes temperaturas (20, 24 e 28 °C), sob restrição alimentar e possíveis alterações bioquímicas e fisiológicas nos organismos durante o período de condições desfavoráveis e após o período de recuperação.

2. Materiais e métodos

2.1. Localização

O presente estudo foi realizado na Estação Marinha de Aquicultura, pertencente ao Instituto de Oceanografia da Universidade Federal do Rio Grande (FURG), localizada na cidade de Rio Grande – RS. Os náuplios de *L. vannamei* foram obtidos do laboratório comercial Aquatec Ltda., localizado no estado do Rio Grande do Norte – Brasil.

2.2. Delineamento experimental

Inicialmente, todas as 18 unidades experimentais (180L de volume útil) foram preenchidas com 18L (10% do volume total) de inóculo de bioflocos maduros obtidos de um cultivo de engorda de *L. vannamei*, que continha 0,02 mg. L⁻¹ de amônia total, 0,04 mg. L⁻¹ de nitrito (N-NO₂⁻), 210 mg. L⁻¹ nitrato (N-NO₃⁻), 140 CaCO₃ mg. L⁻¹ de alcalinidade e 525 mg. L⁻¹ de sólidos suspensos totais. Posteriormente, foram adicionados 162 L de água marinha clorada com 20 ppm de hipoclorito de sódio e neutralizada com 1ppm de ácido ascórbico. Para compensar as perdas por evaporação e manter a salinidade constante durante o período experimental, foi utilizada água doce previamente clorada e declorada, a partir de 20 ppm de hipoclorito de sódio e 1 ppm de ácido ascórbico, respectivamente.

Os juvenis de *L. vannamei* foram estocados com um peso inicial de 1,78g ± 0,38 g) em uma densidade de 300 camarões /m³ (n =54). O experimento foi realizado a partir de um desenho experimental fatorial (três temperaturas e dois regimes alimentares), totalizando seis tratamentos (em triplicata) e teve duração total de 64 dias. O experimento foi dividido em duas fases: (1) Restrição e (2) Recuperação. Três temperaturas foram escolhidas como ótima (28 °C), intermediária (24 °C) e baixa (20 °C) e dois regimes alimentares foram estabelecidos para cada temperatura: controle, onde os animais receberam 100% da taxa de alimentação previamente calculada pela metodologia proposta por Jory et al. (2001), e restrição, onde os organismos receberam 40% da taxa dos animais controle. Os camarões foram alimentados com uma dieta comercial (Guabi™) que continha 38% de proteína, através de bandejas de alimentação.

Após a primeira fase, a qual teve duração de 36 dias, todas as unidades experimentais (n=18) foram expostas as condições ideais de cultivo (28°C e 100% da taxa de alimentação) durante 28 dias, para avaliar a ocorrência do crescimento compensatório (Fig. 1).

Os tratamentos controle (sem restrição alimentar) foram nomeados como 28 °C, 24 °C e 20 °C, enquanto que os grupos que foram submetidos a restrição alimentar foram chamados de 20 °C R, 24 °C R e 28 °C R.

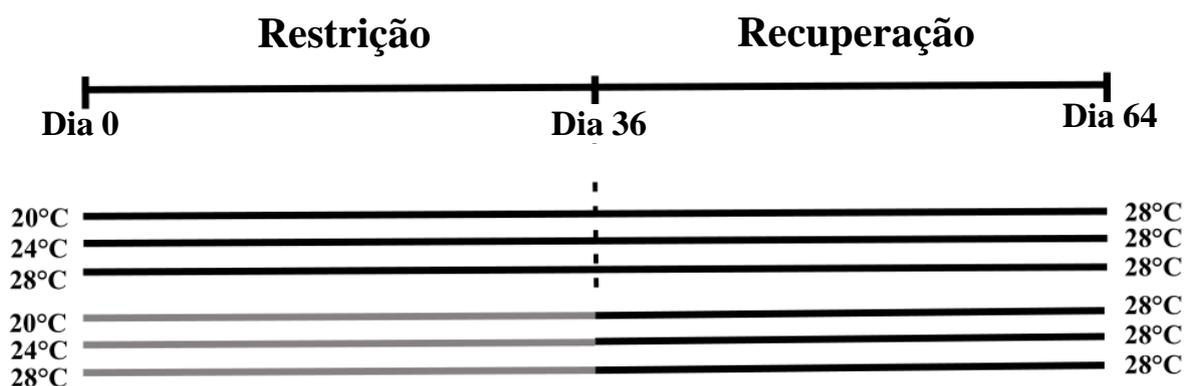


Fig. 1. Protocolo geral aplicado ao experimento. Cada linha representa um tratamento utilizado no experimento com juvenis de *L. vannamei*. Linhas pretas: camarões alimentados com 100% da taxa de alimentação. Linhas cinzas: camarões alimentados com 40% da taxa de alimentação.

2.3. Monitoramento da qualidade de água

Temperatura da água, oxigênio dissolvido (OD) e salinidade foram monitorados duas vezes ao dia a partir de um multiparâmetro digital (*Hach company*, HQ40d) e o pH uma vez ao dia utilizando-se um pHmetro de bancada (*Mettler Toledo*, FEP20, Brasil). Amônia total (UNESCO, 1983), nitrito (Strickland & Parsons, 1972), e alcalinidade (APHA, 1998) foram monitorados três vezes por semana, e nitrato, fosfato e sólidos suspensos totais (Aminot & Chaussepied, 1983; AOAC, 1999), foram mensurados semanalmente. Alcalinidade e pH foram corrigidos de acordo com a metodologia proposta por Furtado et al. (2014), utilizando-se hidróxido de cálcio para manter as concentrações acima de 150 mg.L^{-1} e 7,2, respectivamente.

2.4. Coleta de dados e desempenho zootécnico

Ao início do experimento e ao final da primeira e segunda fases (dias 0, 36 e 64, respectivamente), foram coletados três camarões por tanque para realizar a contagem diferencial de hemócitos (CDH) e análises bioquímicas no hepatopâncreas (proteínas totais, glicogênio e triglicerídeos).

Semanalmente, 20 camarões por tanque foram pesados para a determinação da taxa de crescimento e índices zootécnicos. Ao final do experimento, todos os animais de todas as unidades experimentais foram contados e pesados individualmente. Além disso, Taxa de Crescimento Específica (TCE), Ganho de Peso Semanal (GPS), Eficiência alimentar (EA) e Conversão Alimentar Aparente (CAA) foram calculadas para as duas fases do estudo, de acordo com as seguintes fórmulas:

$$\text{TCE (\% dia}^{-1}\text{)} = 100 \times (\ln P_f - \ln P_i) / T_d$$

$$\text{GPS (g)} = (P_f - P_i) / T_s$$

$$\text{EA (\%)} = 100 \times (P_f - P_i) / C$$

$$\text{CAA} = C / (P_f - P_i)$$

Onde P_f e P_i representam o peso (g) final e inicial dos camarões, respectivamente, T_d o tempo em dias e T_s , o tempo em semanas. C representa a quantidade de ração ofertada (em gramas).

2.5. Determinação da concentração de proteínas totais

A concentração total de proteínas no hepatopâncreas foi determinada a partir do método Biureto. Foram utilizados 9 camarões por tratamento (três por tanque), os quais foram selecionados aleatoriamente nos dias 0, 36 e 64. Os tecidos foram pesados e homogeneizados em uma solução tampão contendo Sacarose (5×10^{-3} M), Tris base (20×10^{-3} M), EDTA (1×10^{-3} M), KCl (150×10^{-3} M), e PMSF (fluoreto de fenilmetilsulfonil) (1×10^{-3} M) com pH ajustado em 7,6 em uma relação de 1:5 (tecido: solução). Posteriormente, foram centrifugados a $100 \times g$ a 4°C durante 5 minutos e alíquotas do sobrenadante foram utilizadas para determinar a concentração de proteínas utilizando-se kit comercial Bioclin®. A leitura foi realizada em um leitor de microplacas (Biotek, Synergy HT) a 550nm de absorbância.

2.6. Determinação da concentração de triglicerídeos

Para a determinação da concentração de triglicerídeos no hepatopâncreas, nove camarões de cada tratamento (três camarões por tanque) foram selecionados aleatoriamente nos dias 0, 36 e 64. Posteriormente, as amostras de hepatopâncreas foram pesadas e homogeneizadas em uma solução de clorofórmio/metanol (2:1) em uma relação de 1:20 (tecido: solução) e centrifugadas a $48 \times g$ a 4°C durante dois minutos. O sobrenadante foi colocado para secagem em estufa a 60°C durante 24 horas, até a completa evaporação. O conteúdo resultante foi pesado para a determinação de lipídeos totais em mg. g^{-1} de tecido e ressuspensionado com água destilada. Posteriormente, a concentração de triglicerídeos foi quantificada utilizando kit

comercial Bioclin®, de acordo com as instruções do fabricante. A leitura foi realizada em um leitor de microplacas (Biotek, Synergy HT) a 490nm de absorvância.

2.7. Determinação da concentração de glicogênio

Para a determinação da concentração de glicogênio no hepatopâncreas, nove camarões de cada tratamento (três camarões por tanque) foram selecionados aleatoriamente nos dias 0, 36 e 64, pesados e homogeneizados de acordo com Van Handel (1965). As amostras foram adicionadas a uma solução de KOH 30 % e Na₂SO₄ 5,0 % e colocadas em banho maria a 100 °C durante 10 minutos, para completa dissolução dos tecidos. Após esfriar, adicionou-se etanol 95% e as amostras foram deixadas em repouso durante 40 minutos. O precipitado foi ressuspenso com água destilada e novamente adicionou-se álcool 95 %. A mistura ficou em repouso por 90 minutos e o precipitado foi coletado para a determinação de glicose a partir de kit comercial Bioclin®, de acordo com as instruções do fabricante. A leitura foi realizada em um leitor de microplacas (Biotek, Synergy HT) a 490nm de absorvância.

2.8. Contagem diferencial de hemócitos (CDH)

Para a determinação da contagem diferencial de hemócitos, foi utilizada uma metodologia adaptada de Salimi et al. (2009). A hemolinfa foi coletada da região ventral de nove camarões por tratamento (três por tanque) nos dias 0, 36 e 64, com seringas de 1,0 ml previamente heparinizadas (Hepamax-S®). O conteúdo coletado de cada animal foi imediatamente colocado em lâmina de vidro para a realização do esfregaço. Posteriormente, as lâminas foram fixadas com paraformaldeído 4% e coradas com May-Grunwald Giemsa. A contagem de hemócitos granulares e hialinos foi determinada em microscópio óptico (40x).

2.9. Análises estatísticas

Inicialmente, todos os dados foram submetidos aos testes de normalidade e homoscedasticidade, através dos testes de Shapiro-Wilks e Levene, respectivamente.

Os dados relativos aos parâmetros de qualidade de água e sobrevivência foram analisados a partir de uma análise de variância (ANOVA) de uma via. Para as variáveis de desempenho zootécnico (TCE, GPS, EA e CAA), calculadas ao fim da primeira e da segunda fase, utilizou-se uma ANOVA de duas vias para avaliar o efeito da temperatura (fator fixo com três níveis: 20, 24 e 28 °C), e regime alimentar (fator fixo com 2 níveis:

controle e restrição alimentar). Uma ANOVA fatorial foi utilizada para avaliar o efeito da temperatura, regime alimentar e tempo (fator fixo com três níveis: 0, 36 e 64) nas seguintes variáveis: proteínas totais, triglicerídeos, glicogênio e contagem diferencial de hemócitos. Caso tenham sido encontradas diferenças estatísticas entre os tratamentos ($p < 0,05$), utilizou-se o teste Post-Hoc de Tukey. Todas as análises foram testadas utilizando erro do tipo I com 5% de significância (Zar, 2010).

3. Resultados

3.1. Qualidade de água

As médias dos parâmetros de qualidade de água durante o período experimental estão expressas na Tabela 1. Durante a primeira fase (restrição), não foram encontradas diferenças ($p > 0,05$) entre os tratamentos em que se esperava a mesma temperatura: 20 °C - 20 °C R; 24 °C - 24 °C R e 28 °C - 28 °C R. Na segunda fase, quando todos os tratamentos foram ajustados para 28 °C, não foram encontradas diferenças estatísticas ($p < 0,05$) entre suas respectivas temperaturas (Fig. 2).

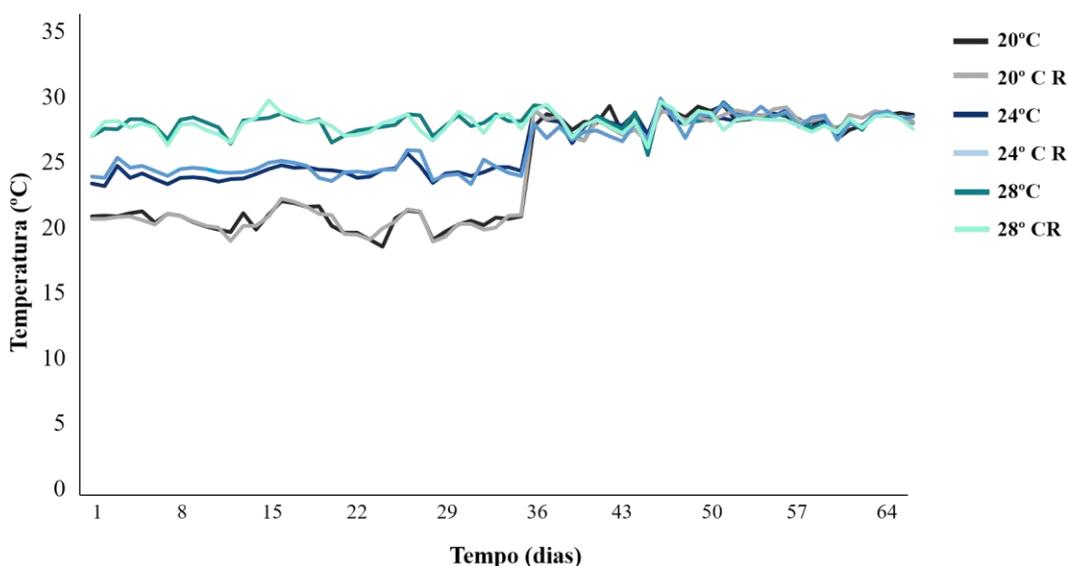


Fig. 2. Médias diárias de temperatura durante o período experimental dos tratamentos controle 20, 24, 28°C representadas pelas linhas cinza, azul e verde escuras, respectivamente; e tratamentos em restrição 20 °C R, 24 °C R, e 28 °C, representadas pelas linhas cinza, azul e verde claras, respectivamente, durante o período experimental.

A concentração de oxigênio dissolvido ($\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$) foi menor ($p < 0,05$) em ambos os tratamentos mantidos a 28 °C em relação aos tratamentos 24 °C, 20 °C e 20 °C R e o tratamento 24 °C R foi estatisticamente diferente apenas do 20 °C R ($p < 0,05$). A salinidade foi menor no tratamento 20 °C comparado ao tratamento 24 °C R ($p < 0,05$) e os outros tratamentos não apresentaram diferenças entre si. ($p > 0,05$). Em relação aos

outros parâmetros de qualidade de água (pH, Amônia total, Nitrito (N-NO_2^-), (N-NO_3^-), ortofosfato, alcalinidade e SST) registrados ao longo do período experimental, não apresentaram diferenças entre os tratamentos ($p > 0,05$).

Tabela 1. Média \pm desvio padrão de Temperatura (T), Salinidade, Oxigênio dissolvido (OD), Amônia total, Nitrito (N-NO_2^-), Nitrato (N-NO_3^-), Ortofosfato, Alcalinidade e Sólidos Suspensos Totais (SST) do cultivo de *L. vannamei* em sistema de bioflocos durante 35 dias, submetidos à 20, 24 e 28 °C, sem e com restrição alimentar (R). Fase 1 caracteriza o período de restrição e fase 2 o período de recuperação. Letras iguais indicam ausência de diferenças estatísticas entre os tratamentos ($p > 0,05$)

	20 °C	20 °C R	24 °C	24 °C R	28 °C	28 °C R
T°C (Fase 1)	20,61 ^a \pm 0,90	20,46 ^a \pm 0,85	24,16 ^b \pm 0,67	24,45 ^b \pm 0,90	27,93 ^c \pm 0,68	27,87 ^c \pm 0,88
T°C (Fase 2)	28,35 ^a \pm 1,11	28,26 ^a \pm 1,16	28,22 ^a \pm 0,73	28,06 ^a \pm 1,32	28,29 ^a \pm 1,02	28,15 ^a \pm 0,93
Salinidade	26,39 ^a \pm 1,16	26,91 ^{ab} \pm 1,14	27,18 ^{ab} \pm 1,22	27,65 ^b \pm 1,33	27,19 ^{ab} \pm 1,46	27,20 ^{ab} \pm 1,55
pH	7,75 ^a \pm 0,31	7,81 ^a \pm 0,27	7,80 ^a \pm 0,27	7,74 ^a \pm 0,25	7,66 ^a \pm 0,52	7,70 ^a \pm 0,26
OD (mg. L⁻¹)	7,18 ^{bc} \pm 0,89	7,34 ^c \pm 0,69	7,01 ^{bc} \pm 0,65	6,83 ^{ab} \pm 0,61	6,4 ^a \pm 0,54	6,47 ^a \pm 0,60
Amônia total (mg. L⁻¹)	0,19 ^a \pm 0,32	0,15 ^a \pm 0,20	0,15 ^a \pm 0,20	0,16 ^a \pm 0,11	0,21 ^a \pm 0,17	0,14 ^a \pm 0,13
N-NO₂⁻ (mg. L⁻¹)	0,97 ^a \pm 1,51	0,34 ^a \pm 2,06	0,70 ^a \pm 1,97	0,56 ^a \pm 1,31	1,18 ^a \pm 1,10	0,52 ^a \pm 1,05
N-NO₃⁻ (mg. L⁻¹)	77,60 ^a \pm 30,59	61,94 ^a \pm 36,10	71,42 ^a \pm 35,53	73,05 ^a \pm 33,79	73,38 ^a \pm 41,15	71,63 ^a \pm 36,14
Ortofosfato (mg. L⁻¹)	2,26 ^a \pm 0,10	2,67 ^a \pm 0,06	2,16 ^a \pm 0,48	2,44 ^a \pm 0,33	2,24 ^a \pm 0,28	2,34 ^a \pm 0,22
Alcalinidade (CaCO₃ mg. L⁻¹)	15,84 ^a \pm 26,05	150,19 ^a \pm 28,96	155,59 ^a \pm 26,76	153,40 ^a \pm 35,92	153,90 ^a \pm 25,36	158,12 ^a \pm 31,81
SST (mg. L⁻¹)	495,53 ^a \pm 164,62	499,14 ^a \pm 170,15	467,06 ^a \pm 169,35	482,15 ^a \pm 188,87	444,92 ^a \pm 192,96	436,27 ^a \pm 168,39
Tempo de clarificação (min)	75 ^b \pm 0	50 ^a \pm 0	100 ^c \pm 0	75 ^b \pm 0	125 ^d \pm 0	100 ^c \pm 0

Os resultados relativos à sobrevivência, peso, ganho de peso semanal (GPS), taxa de crescimento específica (TCE), eficiência alimentar (EA) e conversão alimentar aparente (CAA) estão expressos na Tabela 2.

A sobrevivência não foi afetada pela restrição alimentar ou baixas temperaturas, apresentando valores estatisticamente iguais em todos os tratamentos ($p > 0,05$).

Tabela 2. Média (\pm erro padrão) da Sobrevivência, Peso inicial e final, Ganho de Peso Semanal (GPS), Taxa de Crescimento Específico (TCE), Conversão Alimentar Aparente (CAA) e Eficiência Alimentar de *L. vannamei* cultivados em diferentes temperaturas e submetidos a diferentes regimes alimentares em sistema de bioflocos, nas fases 1 e 2. Letras iguais indicam ausência de diferenças estatísticas entre os tratamentos ($p > 0,05$). Fase 1 representa o período de restrição, e fase 2 o período de recuperação. R representa os tratamentos submetidos a restrição alimentar durante a primeira fase.

	20 °C	20 °C R	24 °C	24 °C R	28 °C	28 °C R
Sobrevivência (%)	84,9 ^a \pm 6,93	81,8 ^a \pm 3,15	85,1 ^a \pm 5,55	84,9 ^a \pm 6,28	79,4 ^a \pm 5,84	87,9 ^a \pm 4,58
Peso inicial (g)	1,78 ^a \pm 0,38	1,78 ^a \pm 0,38	1,78 ^a \pm 0,38	1,78 ^a \pm 0,38	1,78 ^a \pm 0,38	1,78 ^a \pm 0,38
Peso final (g) (fase 1)	3,65 ^d \pm 0,27	3,45 ^d \pm 0,43	5,54 ^b \pm 0,82	4,59 ^c \pm 0,58	7,63 ^a \pm 0,91	6,04 ^b \pm 0,52
GPS (g) (fase 1)	0,37 ^d \pm 0,05	0,33 ^d \pm 0,08	0,75 ^b \pm 0,16	0,56 ^c \pm 0,12	1,17 ^a \pm 0,18	0,85 ^b \pm 0,10
TCE% (fase 1)	2,05 ^d \pm 0,21	1,89 ^d \pm 0,33	3,24 ^b \pm 0,40	2,70 ^c \pm 0,35	4,16 ^a \pm 0,33	3,49 ^b \pm 0,36
CAA (fase 1)	1,78 ^a \pm 0,21	0,86 ^b \pm 0,12	1,64 ^a \pm 0,26	0,95 ^b \pm 0,11	1,74 ^a \pm 0,25	1,09 ^b \pm 0,14
EA (%) (fase 1)	56,10 ^d \pm 4,87	116,28 ^a \pm 4,72	60,90 ^d \pm 3,12	105,75 ^b \pm 3,90	57,44 ^d \pm 2,53	94,59 ^c \pm 2,15
Peso final (g) (fase 2)	7,37 ^c \pm 0,45	6,96 ^c \pm 0,39	9,22 ^b \pm 0,74	8,95 ^b \pm 0,41	11,01 ^a \pm 1,57	10,17 ^{ab} \pm 0,93
GPS (g) (fase 2)	0,93 ^a \pm 0,08	0,87 ^a \pm 0,10	0,92 ^a \pm 0,19	1,09 ^a \pm 0,24	0,84 ^a \pm 0,16	1,03 ^a \pm 0,19
TCE% (fase 2)	2,33 ^a \pm 0,17	2,35 ^a \pm 0,30	1,63 ^b \pm 0,27	2,26 ^a \pm 0,11	1,21 ^c \pm 0,27	1,73 ^b \pm 0,07
CAA (fase 2)	1,17 ^c \pm 0,16	1,24 ^c \pm 0,15	1,53 ^b \pm 0,14	1,22 ^c \pm 0,19	1,80 ^a \pm 0,16	1,52 ^b \pm 0,11
EA (%) (fase 2)	85,79 ^a \pm 4,75	80,54 ^a \pm 4,41	65,39 ^b \pm 4,95	81,45 ^a \pm 2,36	55,40 ^c \pm 3,18	63,98 ^b \pm 2,78

O peso final dos juvenis de *L. vannamei* ao final do período de restrição (dia 36), foi afetado significativamente pela restrição alimentar em 24 °C e 28 °C (Fig. 3B e 3C, respectivamente; $p < 0,05$), mas não em 20 °C (Fig. 3A; $p > 0,05$). O crescimento foi também afetado pela temperatura, onde o peso dos animais expostos a temperaturas baixa (20 °C) e intermediária (24 °C) foi significativamente menor em relação aos camarões expostos à temperatura ótima (28 °C) (Fig. 3D; $p < 0,05$). A TCE e o GPS na primeira fase foram significativamente maiores no grupo mantido a 28 °C sem restrição alimentar ($p < 0,05$), seguido pelos tratamentos 28 °C R e 24 °C, 24 °C R e ambos os tratamentos mantidos a 20 °C, os quais não diferiram entre si. A CAA foi superior ($p < 0,05$) nos tratamentos 20 °C, 24 °C e 28 °C em relação aos grupos 20 °C R, 24 °C R e 28 °C R. Consequentemente, a EA foi menor ($p < 0,05$) nos tratamentos controle (20 °C, 24

°C e 28 °C) e maior nos tratamentos que sofreram restrição (20 °C R, 24 °C R e 28 °C R).

Após a fase de recuperação (dia 64), onde todos os tratamentos serem expostos à temperatura recomendada (28 °C e alimentação *ad libitum*, o peso dos camarões mantidos à mesma temperatura na primeira fase e regimes alimentares diferentes (28 °C e 28 °C R; 24 °C e 24 °C R; 20 °C e 20 °C R) não apresentaram diferenças estatísticas (Tabela 2; $p > 0,05$). Em contrapartida, o efeito da temperatura sobre o crescimento dos animais persistiu, e os camarões expostos à 20 °C e 24 °C durante a primeira fase não alcançaram o peso dos organismos mantidos à 28 °C durante todo o período experimental (Fig. 3D; $p < 0,05$). A TCE (Tabela 2) foi superior ($p < 0,05$) nos tratamentos 20 °C, 20 °C R, e 24 °C R, seguidos pelos tratamentos 24 °C R e 28 °C R. Já o grupo controle (28 °C sem restrição alimentar) apresentou a menor TCE ($p < 0,05$).

O GPS (Tabela 2) não apresentou diferenças estatísticas entre os tratamentos. Em relação a CAA (Tabela 2), o tratamento 28 °C apresentou valor superior em relação a todos os tratamentos, enquanto que os tratamentos 20 °C, 20 °C R, e 24 °C R apresentaram os menores valores e os grupos 24 °C e 28 °C R apresentaram uma resposta intermediária. Assim, a EA (Tabela 2) foi superior nos grupos 20 °C, 20 °C R e 24 °C R, seguidos pelos tratamentos 24 °C e 28 °C R. Já o tratamento 28 °C apresentou a menor EA ($p < 0,05$).

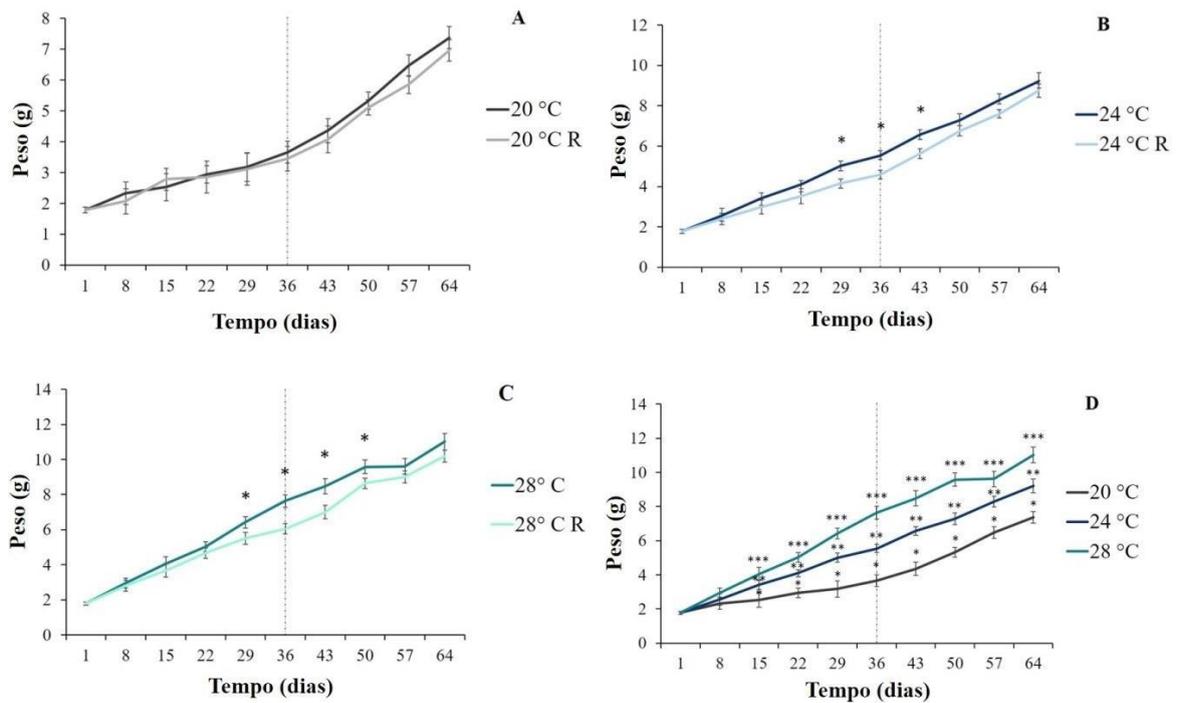


Fig. 3. Crescimento dos camarões (em gramas) ao longo do período experimental, comparando os tratamentos submetidos a restrição alimentar (R) e sem restrição alimentar (controle) em diferentes temperaturas: (A) 20 °C; (B) 24 °C; (C) 28 °C. Fig. (D) compara os tratamentos 20°C, 24°C e 28°C sem restrição alimentar ao longo do experimento. Linha pontilhada vertical representa o fim da primeira fase e início da segunda fase. Asteriscos indicam diferença estatística entre os tratamentos ($p < 0,05$) em um mesmo dia.

3.2. Conteúdo de proteínas totais, triglicerídeos e glicogênio no hepatopâncreas

A figura 4 expressa os resultados de concentração de proteínas totais no hepatopâncreas. Não houve diferenças estatísticas entre os tratamentos nos tempos 0, 36 e 64 (letras minúsculas) e a concentração de proteínas de nenhum tratamento variou ao longo do período experimental (letras maiúsculas).

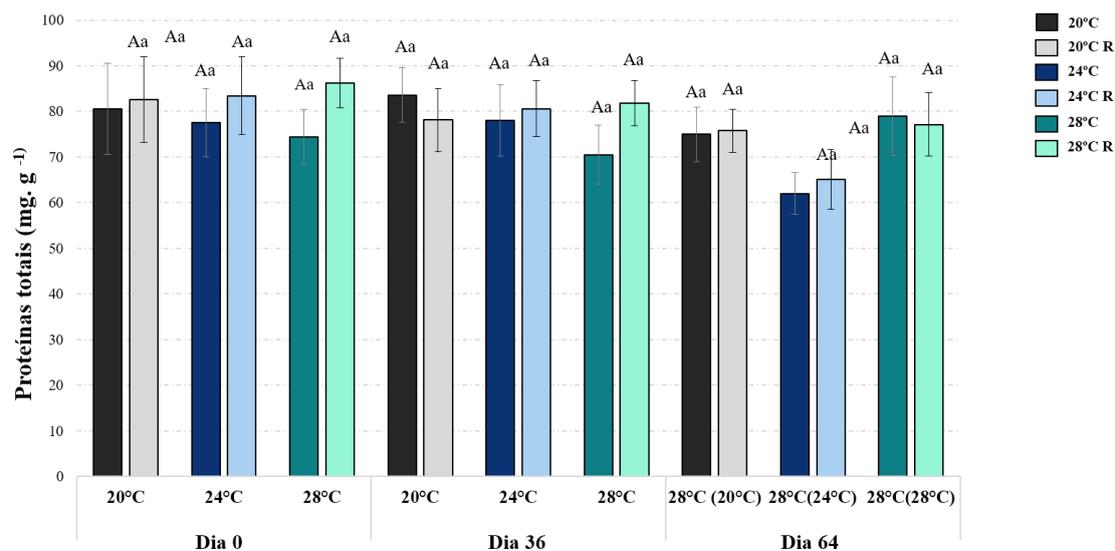
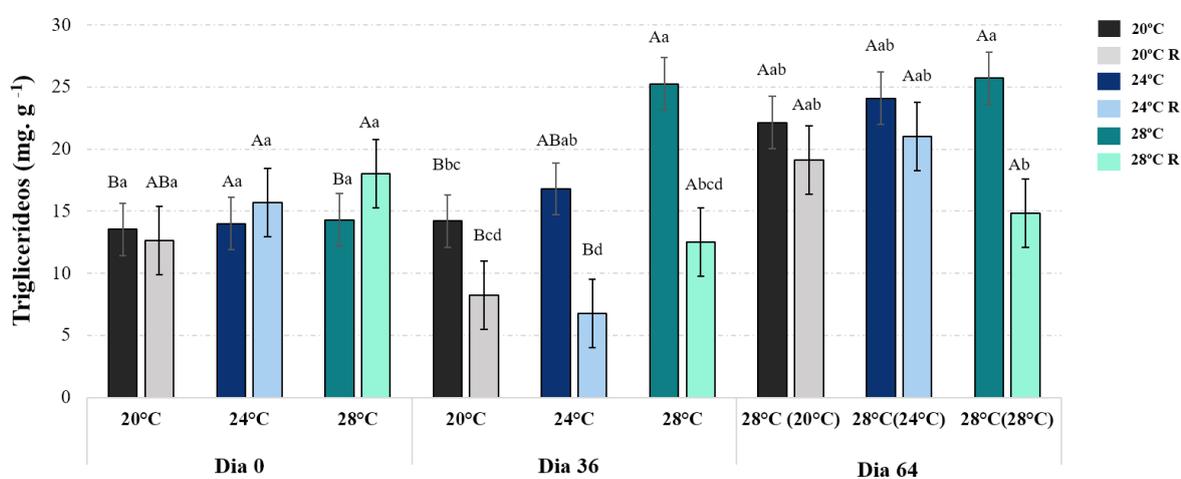


Fig. 4. Conteúdo de proteínas totais (mg. g^{-1}) no hepatopâncreas dos camarões cultivados em diferentes temperaturas e sob regimes alimentares diferentes nos dias 0 (início do experimento), 36 (fim da primeira fase) e 64 (fim da fase de recuperação). Letras minúsculas iguais indicam ausência diferença estatística ($p > 0,05$) entre os tratamentos em um mesmo dia. Letras maiúsculas iguais indicam ausência de diferença estatística ($p > 0,05$) na concentração de proteínas totais no hepatopâncreas de mesmo tratamento ao longo do tempo. R representa tratamentos submetidos à restrição alimentar na primeira fase. Colunas escuras (cinza, azul e verde) representam os tratamentos controle (20 °C, 24 °C, e 28 °C, respectivamente). E colunas claras (cinza, azul e verde) representam os tratamentos sob restrição alimentar (R) (20 °C R, 24 °C R, e 28 °C R, respectivamente) ao longo do período experimental.

A concentração de triglicerídeos no hepatopâncreas ao longo do período experimental está representada na figura 5. Ao início do experimento (dia 0), não houve diferenças estatísticas entre os tratamentos. Ao final da primeira fase (dia 36), os tratamentos submetidos a restrição alimentar em 24 e 28 °C, apresentaram menores concentrações de triglicerídeos no hepatopâncreas ($p < 0,05$) em relação aos seus respectivos controles, enquanto que os tratamentos 20 °C e 20 °C R não apresentaram diferença entre si ($p > 0,05$). Em relação à temperatura, o tratamento 28 °C apresentou níveis significativamente mais altos ($p < 0,05$) de triglicerídeos no hepatopâncreas comparado ao tratamento 20 °C, enquanto que o tratamento 24 °C apresentou uma resposta intermediária. Além disso, os tratamentos mantidos sob restrição alimentar durante a primeira fase (20 °C R, 24 °C R, e 28 °C R), não apresentaram diferenças entre si ($p > 0,05$).

Comparando-se o mesmo tratamento ao longo do tempo (letras maiúsculas), o conteúdo de triglicerídeos dos grupos 24 °C e 28 °C R não variou ($p > 0,05$) durante todo o período experimental. Os camarões mantidos a 20 °C apresentaram maior teor de triglicerídeos no dia 64 ($p < 0,05$) e não houve diferenças entre os dias 0 e 36 ($p > 0,05$). Já o tratamento 20 °C R, apresentou uma maior concentração de triglicerídeos no dia 64 em relação ao dia 36 ($p < 0,05$), mas ambos não diferiram do dia 0 ($p > 0,05$). Os camarões mantidos a 28 °C sem restrição alimentar, mostraram uma menor concentração de triglicerídeos no dia 0 ($p < 0,05$), comparado aos dias 0 e 64, os quais não diferiram entre si ($p > 0,05$). Já o tratamento 24 °C R apresentou valor inferior de



triglicerídeos no dia 36 em comparação aos dias 0 e 64 ($p < 0,05$).

Fig. 5. Conteúdo de triglicerídeos (mg. g⁻¹) no hepatopâncreas dos camarões cultivados em diferentes temperaturas e sob regimes alimentares diferentes nos dias 0 (início do experimento), 36 (fim da primeira fase) e 64 (fim da fase de recuperação). Letras minúsculas iguais indicam ausência de diferença estatística ($p > 0,05$) entre os tratamentos em um mesmo dia. Letras maiúsculas iguais indicam ausência de diferença estatística ($p > 0,05$) na concentração de triglicerídeos no hepatopâncreas de mesmo tratamento ao longo do tempo. R representa tratamentos submetidos à restrição alimentar na primeira fase. Colunas escuras (cinza, azul e verde) representam os tratamentos controle ao longo do tempo (20 °C, 24 °C, e 28 °C, respectivamente). Colunas claras (cinza, azul e verde) representam os tratamentos sob restrição alimentar (R) (20 °C R, 24 °C R, e 28 °C R, respectivamente) ao longo do período experimental.

O conteúdo de glicogênio no hepatopâncreas, apresentado na figura 6, não mostrou diferenças entre os tratamentos ao início (dia 0) e ao final do experimento (dia 64) ($p > 0,05$). Ao final do período de restrição (dia 36), houve uma interação entre temperatura e regime alimentar ($p = 0,0362$), onde os tratamentos submetidos à restrição (20 °C R, 24 °C R e 28 °C R), apresentaram valores significativamente menores ($p < 0,05$) em relação aos seus respectivos controles (20 °C, 24 °C, e 28 °C) e o tratamento 20°C R foi mais afetado do que o tratamento 28 °C R. Além disso, a temperatura não

afetou o conteúdo de glicogênio dos grupos controle 20 °C, 24 °C, e 28 °C ao longo do tempo ($p > 0,05$). Em contrapartida, a concentração de glicogênio no hepatopâncreas dos camarões do tratamento 20 °C R foi estatisticamente inferior ($p < 0,05$) àqueles do tratamento 28°C R, e ambos não diferiram dos organismos mantidos a 24 °C com restrição alimentar (24 °C R) ($p > 0,05$).

Ao se comparar a concentração de glicogênio no hepatopâncreas de um mesmo tratamento ao longo do tempo, os tratamentos 20 °C, 24 °C, 24 °C R, 28°C e 28 °C R não variaram durante o período experimental ($p > 0,05$). O tratamento 20 °C R apresentou um valor inferior no dia 36 ($p < 0,05$), e não houve diferença estatística entre as concentrações de glicogênio no hepatopâncreas nos dias 0 e 64.

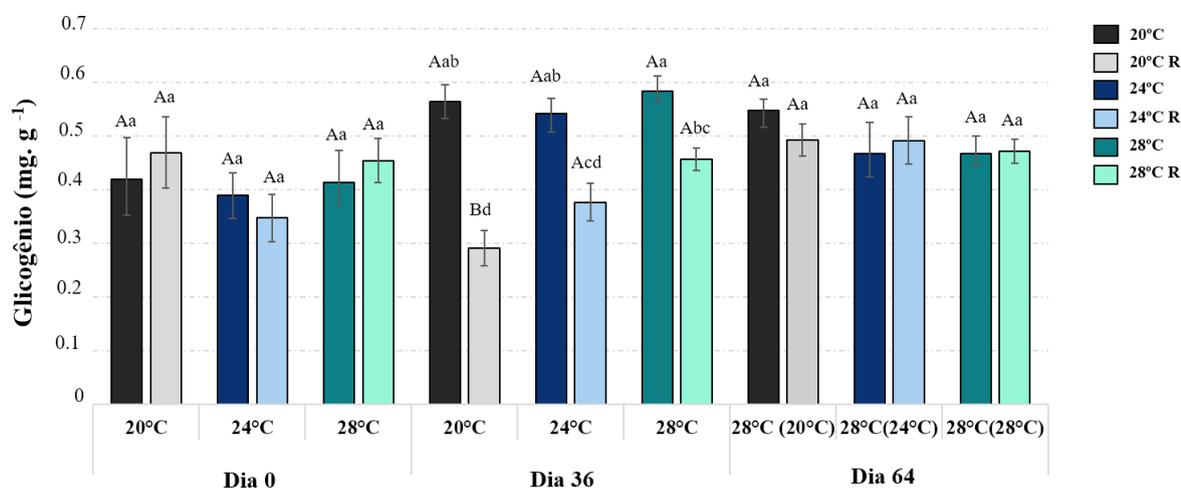


Fig. 6. Conteúdo de glicogênio (mg. g^{-1}) no hepatopâncreas dos camarões cultivados em diferentes temperaturas e sob regimes alimentares diferentes nos dias 0 (início do experimento), 36 (fim da primeira fase) e 64 (fim da fase de recuperação). Letras minúsculas iguais indicam ausência diferença estatística ($p > 0,05$) entre os tratamentos em um mesmo dia. Letras maiúsculas iguais indicam ausência de diferença estatística ($p > 0,05$) na concentração de glicogênio no hepatopâncreas de mesmo tratamento ao longo do tempo. R representa tratamentos submetidos à restrição alimentar na primeira fase. Colunas escuras (cinza, azul e verde) representam os tratamentos controle ao longo do tempo (20 °C, 24 °C, e 28 °C, respectivamente). Colunas claras (cinza, azul e verde) representam os tratamentos sob restrição alimentar (R) (20 °C R, 24 °C R, e 28 °C R, respectivamente) ao longo do período experimental.

3.3. Contagem diferencial de hemócitos (CDH)

A Contagem Diferencial de Hemócitos (CDH) não apresentou diferenças ($p > 0,05$) entre os tratamentos ao início do experimento (dia 0) (Tabela 3). Após a primeira fase (dia 36), os camarões mantidos a 20 °C e submetidos a restrição alimentar apresentou uma menor ($p < 0,05$) quantidade relativa de hemócitos hialinos e, conseqüentemente, uma maior proporção de hemócitos granulares, comparado aos tratamentos 24 e 28 °C. Os valores encontrados nos tratamentos 20 °C, 24 °C R e 28 °C

R não diferiram ($p > 0,05$) de nenhum tratamento ou entre si. Após a fase de recuperação (dia 64), o tratamento 20 °C R apresentou valor inferior de hemócitos hialinos comparado ao grupo 20 °C ($p < 0,05$). Os outros tratamentos (24 °C, 24 °C R, 28 °C e 28 °C) não apresentaram diferenças entre si e aos camarões mantidos a 20° C durante a primeira fase.

Ao avaliar o mesmo tratamento ao longo do período experimental (letras maiúsculas) os tratamentos 20 °C R, 24 °C, 24 °C R, 28 °C, e 28 °C R não variaram ao longo do tempo ($p > 0,05$). No tratamento mantido a 20 °C sem restrição alimentar, foi observado uma menor proporção de hemócitos hialinos no dia 36 em relação ao dia 64 ($p < 0,05$), e os valores encontrados em ambos não diferiram da contagem realizada no dia 0 ($p > 0,05$).

Tabela 3. Hemócitos Hialinos (HH) e Hemócitos Granulares (HG) nos dias 0 (início do experimento), 36 (fim da primeira fase) e 64 (fim da fase de recuperação) dos camarões cultivados em diferentes temperaturas e sob regimes alimentares diferentes. Letras minúsculas iguais indicam ausência de diferença estatística ($p > 0,05$) entre os tratamentos em um mesmo dia. Letras maiúsculas iguais indicam ausência de diferença estatística ($p > 0,05$) na contagem diferencial de hemócitos de mesmo tratamento ao longo do tempo. R representa tratamentos submetidos à restrição alimentar na primeira fase.

Tratamentos	Hemócitos Hialinos (%HH) dias			Hemócitos Granulares (%HG) dias		
	0	36	64	0	36	64
20 °C	41,69 ^{ABa} ±3,21	36,55 ^{Bab} ±4,63	46,52 ^{Aa} ±3,78	58,31 ^{ABa} ±3,21	63,45 ^{Bab} ±2,63	53,48 ^{Aa} ±3,78
20 °C R	43,01 ^{Aa} ±4,66	35,68 ^{Aa} ±4,94	40,13 ^{Ab} ±1,74	46,99 ^{Aa} ±3,21	64,32 ^{Aa} ±4,94	59,87 ^{Ab} ±1,74
24 °C	44,23 ^{Aa} ±2,15	45,21 ^{Ab} ±3,15	44,51 ^{Aab} ±4,52	55,77 ^{Aa} ±3,21	54,79 ^{Ab} ±3,15	55,49 ^{Aab} ±4,52
24 °C R	38,82 ^{Aa} ±5,28	38,44 ^{Aab} ±5,85	42,00 ^{Aab} ±2,83	58,31 ^{Aa} ±3,21	61,56 ^{Aab} ±5,85	58,00 ^{Aab} ±2,83
28 °C	41,44 ^{Aa} ±5,11	40,67 ^{Ab} ±1,74	43,38 ^{Aab} ±2,21	61,18 ^{Aa} ±3,21	59,33 ^{Ab} ±1,74	56,62 ^{Aab} ±2,21
28 °C R	42,54 ^{Aa} ±2,38	44,18 ^{Aab} ±5,20	42,75 ^{Aab} ±5,34	57,46 ^{Aa} ±3,21	55,82 ^{Aab} ±5,20	57,25 ^{Aab} ±5,34

4. Discussão

4.1. Crescimento compensatório

A avaliação do crescimento compensatório pode trazer diversas vantagens para a produção aquícola. No campo do manejo alimentar, a restrição pode auxiliar na melhoria da qualidade de água, reduzindo o desperdício de ração, as excretas dos animais e, consequentemente, a quantidade de partículas orgânicas e nível de amônia no

sistema (Zhu et al., 2016). Isso é especialmente importante para o sistema de bioflocos, uma vez que há baixa (ou nenhuma) renovação de água e a concentração de SST durante o ciclo de produção tende a aumentar continuamente (Gaona et al., 2011). No presente estudo, apesar da concentração de SST não apresentar diferença entre os tratamentos, os tratamentos sem restrição alimentar nas três temperaturas demandaram uma maior remoção de sólidos através da clarificação em relação aos seus respectivos controles, para manter os SST entre 400 e 600 mg. L⁻¹, o qual é o nível máximo recomendado para *L. vannamei* (Samocha, et al., 2007; Gaona et al., 2011). Além disso, as altas concentrações de SST em todos os tratamentos, garantiu que os camarões de todas as unidades experimentais tivessem suplemento alimentar disponível 24 horas por dia, através da produção natural do sistema, reduzindo assim a severidade da restrição alimentar. Os outros parâmetros de qualidade de água (oxigênio dissolvido, salinidade, alcalinidade, amônia total, nitrito, nitrato e fosfato) se mantiveram em níveis seguros para a espécie em todos os tratamentos, assim como a temperatura na fase de recuperação (Van Wyk & Scarpa, 1999).

Além do efeito na qualidade de água, a avaliação da aplicabilidade da restrição alimentar durante um período como um gatilho para o crescimento compensatório, pode trazer benefícios à produção, minimizando a oferta de ração e os custos operacionais (Fóes et al., 2016; Lara et al., 2017). Para a detecção da ocorrência do crescimento compensatório, a TCE é considerado um parâmetro adequado (Wu et al., 2001) e é constantemente utilizado em estudos de crescimento compensatório, os quais relacionam a recuperação parcial ou total com altas TCE após o período de restrição ou estresse (Wasielesky et al., 2013, Hostins et al., 2015; Fóes et al., 2016; Lara et al., 2017). Além disso, a hiperfagia e a melhoria da eficiência alimentar também vêm sendo associados com as respostas de crescimento compensatório através da restrição alimentar e posterior realimentação em diferentes crustáceos: *L. vannamei* (Zheng et al., 2008; Zhu et al., 2016), *Fenneropenaeus chinensis* (Wu et al., 2001), e *Cherax quadricarinatus* (Stumpf et al., 2011).

No presente estudo, após 28 dias de realimentação (fase de recuperação), os camarões sob restrição na primeira fase mantidos a 24°C e 28°C, alcançaram pesos estatisticamente iguais aos seus respectivos controles alimentados *ad libitum* durante todo o experimento, indicando recuperação total através do crescimento compensatório (Ali et al., 2003). A TCE dos grupos mantidos sob restrição a 24 e 28 °C, apresentaram valores significativamente maiores em relação aos animais mantidos na mesma

temperatura e sem restrição alimentar, sendo assim suficientemente elevadas para a recuperação total. Similarmente, a eficiência alimentar foi também superior nos tratamentos 24 °C R e 28 °C R em relação aos seus controles. O ganho de peso semanal não apresentou diferenças estatísticas entre os tratamentos, indicando um padrão de recuperação nos tratamentos que sofreram restrição durante os primeiros 36 dias experimentais e mostrando que a redução da oferta de ração não afetou a habilidade dos animais de voltarem a crescer com taxas elevadas quando expostos às condições ideais de cultivo.

A recuperação total ou parcial através do crescimento compensatório, já foi reportando em estudos anteriores. Para *L. vannamei*, Lara et al. (2017) avaliaram o crescimento compensatório em juvenis cultivados em sistema BFT e submetidos à diferentes taxas de alimentação durante 21 dias com um posterior período de recuperação. Os tratamentos que receberam 0%, 14,29% e 28,6% da taxa de alimentação do grupo controle, apresentaram uma maior TCE na fase de recuperação, mas não alcançaram o peso dos camarões do grupo controle, caracterizando um crescimento compensatório parcial. Por outro lado, Zhu et al. (2016) não encontrou diferenças de peso ao final da fase de recuperação entre grupos em restrição alimentar total cíclica de 1, 2 e 3 dias, e o grupo controle. Além disso, os autores encontraram maiores TCE e eficiência alimentar nos grupos sob restrição. Em ambos os estudos, a hiperfagia não foi mencionada como fator contribuinte para o alcance do crescimento compensatório. Lin et al. (2008) apresentou resultados similares, com crescimento compensatório total após curtos períodos de restrição total (1 a 3 dias), mas a hiperfagia foi mencionada como importante fator para a recuperação, já que houve maior consumo alimentar dos camarões submetidos à restrição, no período de realimentação, em comparação ao tratamento controle. Neste estudo, a conversão alimentar aparente na fase de recuperação foi menor nos grupos sob restrição alimentar mantidos à 24 e 28 °C na primeira fase, em relação aos seus respectivos controles, o que pode explicar a ocorrência do crescimento compensatório total.

É importante destacar que, a maioria dos estudos de crescimento compensatório através da restrição alimentar, geralmente são conduzidos em água clara e avaliam curtos períodos de restrição. Atualmente, ainda existe uma lacuna de estudos de crescimento compensatório em sistema de bioflocos, onde os organismos cultivados têm acesso a alimentação suplementar 24h por dia, proveniente da produção natural do sistema. Estudos têm demonstrado que camarões cultivados em BFT apresentam melhor

performance quando comparados a camarões mantidos em água clara, incluindo sobrevivência, taxas de crescimento e eficiência alimentar (Wasielesky et al. 2006; Xu et al., 2012). Além disso, Burford et al. (2004) concluíram que o consume de bioflocos pode contribuir com 20-30% na nutrição proteica de *L. vannamei*. Em outro estudo realizado com o camarão *Litopenaeus stylirostris*, Cardona et al. (2015) avaliaram a contribuição relativa da produção natural do BFT no crescimento dos organismos e concluíram que a contribuição de C e N do sistema na composição do camarão foi de 39,8% e 36,9%, respectivamente. No presente estudo, apesar dos grupos em restrição mantidos a 24 e 28 °C receberem apenas 40% da ração ofertada nos tratamentos controle, ao final da primeira fase seus pesos foram respectivamente 82,85% e 79,16% dos camarões mantidos em mesma temperatura, mas sem restrição alimentar. Esse resultado reflete a importância da disponibilidade da produção natural proveniente do sistema de bioflocos, a qual pode reduzir a severidade da restrição e contribuir para o crescimento do camarão.

Neste estudo, o crescimento compensatório através da restrição alimentar não foi discutido nos camarões mantidos à 20 °C, já que o tratamento submetido à restrição não apresentou peso estatisticamente diferente comparado ao grupo controle, o qual foi alimentado *ad libitum*, ao final da fase de restrição. Em outro estudo, Wu Dong (2002) reportaram resultados similares para o camarão chinês *Fenneropenaeus chinensis*, onde os animais restritos expostos a 18 °C e 22 °C, apresentaram um peso ligeiramente menor em relação aos seus controles alimentados *ad libitum*. Temperatura é um dos fatores mais importantes no metabolismo e crescimento do camarão, e, para *L. vannamei*, a faixa ideal de temperatura é de 28 a 32 °C (Wyban et al., 1995; Van Wyk and Scarpa, 1999). Dessa forma, ambos os tratamentos mantidos à 20 °C (com e sem restrição alimentar), apresentaram taxas muito baixas de crescimento durante a primeira fase, já que a temperatura do sistema estava muito abaixo do recomendado para a espécie.

É importante enfatizar que a restrição alimentar não afetou a sobrevivência em nenhuma temperatura, mostrando que é possível incluir a restrição no manejo alimentar durante um período como um gatilho para o crescimento compensatório, a fim de reduzir os custos com a alimentação. Ademais, a menor oferta de ração durante um período, pode ser utilizada em caso da degradação da qualidade de água, diminuindo a entrada de nutrientes no sistema, e permitindo sua recuperação sem perdas no desempenho zootécnico dos camarões.

No presente estudo, o crescimento compensatório foi também avaliado através da temperatura, onde avaliou-se o desempenho de camarões expostos a baixas temperaturas (20 °C e 24 °C) durante 36 dias e posteriormente, submetidos à um período de recuperação em temperatura ótima (28 °C) durante 28 dias. Os resultados mostraram que os tratamentos mantidos a 20 °C e 24 °C na primeira fase, não alcançaram o peso do tratamento mantidos em temperatura ótima (28 °C) durante todo o período experimental. Apesar disso, é importante destacar que as temperaturas fora da faixa ótima recomendada para a espécie, não afetou a sobrevivência dos camarões e, além disso, os organismos alcançaram boas taxas de crescimento quando foram expostos à temperatura ideal (28 °C) durante a fase de recuperação, mesmo quando submetidos à restrição alimentar. De acordo com Ali et al (2003), essas respostas caracterizam crescimento compensatório parcial, já que os organismos sob estresse não foram capazes de alcançar o peso do grupo controle, mas alcançaram elevadas taxas de crescimento após o período de recuperação. A TCE e a eficiência alimentar dos camarões mantidos à 20 e 24 °C foram significativamente maiores em relação aos animais mantidos 28 °C, sendo esses fatores responsáveis pela ocorrência da recuperação parcial. Em um estudo avaliando o crescimento compensatório através da temperatura no camarão *Farfantepenaeus brasiliensis*, Hostins et al. (2015) também reportaram uma maior TCE em tratamentos expostos a baixas temperaturas (21 e 24 °C) comparada ao grupo controle (28 °C). Além disso, os camarões alcançaram o peso do grupo controle, resultando em crescimento compensatório total.

Neste estudo, apesar de os camarões cultivados em temperaturas baixas não apresentarem recuperação total, os resultados têm uma importante aplicação na produção de *L. vannamei*, especialmente em regiões subtropicais e temperadas, como a região sul do Brasil. Nessas regiões, o cultivo geralmente é limitado às estações de verão e primavera, devido à baixa temperatura da água durante o outono e o inverno. Neste contexto, é possível manter juvenis de *L. vannamei* em baixas temperaturas por um período de tempo com baixas taxas de crescimento com posterior recuperação parcial quando expostos à altas temperaturas, sem danos na sobrevivência. Neste caso, os camarões podem ainda ser submetidos à restrição alimentar parcial, para reduzir os custos com alimentação e melhorar a qualidade de água.

4.2. Reservas energéticas

Devido à grande variabilidade dos sistemas aquáticos, os crustáceos apresentam adaptações para lidar com situação de estresse, como por exemplo baixa disponibilidade de alimentos e variações na temperatura do ambiente, resultando em ajustes fisiológicos. Em relação a mudanças na disponibilidade alimentar, os camarões podem tolerar um período de jejum, redirecionando energia destinada à muda e reprodução para a manutenção, compensando perdas de massa corporal (Comoglio et al., 2004). Em crustáceos decápodes, o hepatopâncreas é considerado um importante órgão de reserva, e é responsável por diversas funções metabólicas: absorção de nutrientes provenientes da alimentação, metabolismo de lipídios e carboidratos, catabolismo de compostos orgânicos e acúmulo e mobilização de reservas durante o processo de muda, baixa disponibilidade de alimentos e períodos de estresse ambiental (Gibson, 1979; Wang et al., 2014).

Estudos a respeito dos requerimentos metabólicos de proteínas, lipídeos e carboidratos sob restrição alimentar em crustáceos, apresentam altas variações (Sanchez-Paz et al., 2006). Há algumas décadas, New et al. (1976) propuseram que a proteína era a principal fonte energética de crustáceos, contrastando com aves e mamíferos, os quais utilizam principalmente carboidratos e lipídeos para o fornecimento de energia, evitando perdas proteicas (Cherel et al., 1992). Essa via metabólica já foi confirmada para algumas espécies (Comoglio et al., 2005; Moreira et al., 2015), mas não para todos os crustáceos.

Para *L. vannamei*, alguns estudos foram realizados para avaliar a dinâmica energética da espécie sob restrição alimentar, mas os resultados não corroboram com a teoria apresentada por New et al. (1976). Em um estudo avaliando as reservas energéticas durante o jejum, Pascual et al. (2006) submetem os camarões a 21 dias de restrição alimentar total e reportaram uma significativa redução de lipídeos totais no hepatopâncreas, mas não foram observadas variações nas concentrações de glicogênio. Em outro estudo que avaliou o efeito de curto período de jejum (5 dias) no metabolismo energético na mesma espécie, Sanchez-Paz (2007) identificaram uma redução de 80% e 84% do glicogênio e lipídeo no hepatopâncreas, respectivamente, enquanto que os níveis proteicos não foram afetados. Além disso, Cuzon et al. (1980) analisaram o metabolismo do camarão *Marsupenaeus japonicus*, expostos a quatro semanas de restrição alimentar total e observou que inicialmente, houve consumo de carboidratos, seguido da utilização de lipídeos. O estoque de

proteínas, só foi utilizado no final da última semana de restrição, quando os estoques lipídicos e de carboidratos já se encontravam esgotados.

No presente estudo, os resultados mostraram respostas semelhantes aos estudos previamente apresentados. Após serem submetidos à restrição parcial em diferentes temperaturas, os níveis de proteína o hepatopâncreas não foram afetados em nenhuma temperatura, mostrando que a proteína não foi utilizada como fonte energética primária para lidar com a restrição alimentar. Entretanto, houve redução da concentração de glicogênio em 48% em 20 °C, 33% em 24 °C, e 21% em 28 °C, indicando que os carboidratos foram utilizados como fonte energética para lidar com a baixa disponibilidade de alimentos e que sua utilização foi modulada pela temperatura. Os níveis de triglicerídeos também foram afetados, havendo redução de 42% em 20 °C, 60% em 24 °C, e 50% em 28 °C, mas não sofreu um efeito da temperatura. Portanto, as reservas de carboidratos e lipídeos foram utilizadas durante o período de restrição, enquanto a concentração de proteínas totais se manteve em níveis constantes em todos os tratamentos. Em relação à temperatura, ao se comparar as reservas energéticas nos tratamentos mantidos à 20, 24, a 28 °C, o glicogênio apresentou níveis similares em todos os grupos, indicando que a temperatura não afetou sua produção e estocagem. Todavia, a concentração de triglicerídeos no hepatopâncreas após a primeira fase foi significativamente mais alto nos camarões mantidos a 28 °C, devido ao metabolismo mais elevado e elevada oferta de ração, resultando em aumento da síntese e estocagem de lipídeos.

Após o período de recuperação, todos os grupos submetidos a restrição alimentar, alcançaram concentrações similares de glicogênio no hepatopâncreas aos seus respectivos controles e o estoque de triglicerídeos foi totalmente recuperado nos tratamentos mantidos a 20 e 24 °C na primeira fase. Esses resultados indicam que a restrição a parcial não afetou a síntese de carboidratos e lipídeos quando as condições adequadas foram reestabelecidas. Entretanto, o tratamento mantido à 28 °C com restrição alimentar, não alcançou os mesmos níveis de triglicerídeos após o período de recuperação. Essa recuperação parcial pode estar relacionada com o fato de que esses camarões foram submetidos na primeira fase com baixa oferta de ração combinada com altas temperaturas, elevando o metabolismo e o catabolismo de lipídeos. Dessa forma, a recuperação dos estoques de triglicerídeos na segunda fase foi prejudicada. Em 20 °C e 24 °C, apesar dos camarões dos grupos também estarem sob restrição alimentar, suas taxas metabólicas estavam limitadas devido às baixas temperaturas, reduzindo o

catabolismo de lipídeos e permitindo uma recuperação mais rápida dos níveis de triglicerídeos quando as condições favoráveis foram estabelecidas.

De modo geral, evidências anteriores e do presente estudo indicam que carboidratos e lipídios são os principais substratos energéticos empregados durante a restrição alimentar, de modo a evitar o catabolismo proteico. O restabelecimento das condições ideais resultou na recuperação das reservas nutricionais e permitiu que os camarões voltassem a crescer com altas taxas de crescimento na segunda fase.

4.3. Sistema imunológico

Diferentemente dos vertebrados, os crustáceos não apresentam uma resposta imune adaptativa, devido à falta de anticorpos. Portanto, as células hemolinfa desempenham um papel central no sistema imunológico e podem ser distinguidas em dois grupos principais: hemócitos hialinos e granulares (granulares e semigranulares) (Martin & Graves, 1995; Soderhall & Cernius, 1998).

No presente estudo, embora a CDH tenha apresentado diferenças entre os tratamentos nos dias 36 e 64, esses valores estão dentro da normalidade para camarões saudáveis em sistema de bioflocos. Portanto, as baixas temperaturas (20 e 24 °C) e a restrição alimentar parcial, não afetaram este imunoparâmetro. O sistema imunológico do camarão e suas atividades estão fortemente relacionadas às proteínas e, no caso dos hemócitos, há a produção de peptídeos antimicrobianos que atuam contra uma ampla gama de patógenos, principalmente bactérias Gram-positivas (Destoumieux et al., 2001). Além disso, o hepatopâncreas é um órgão integrado, o qual apresenta funções metabólicas e imunológicas, sendo uma importante fonte de moléculas para o sistema imune inato em crustáceos (Wei et al., 2020; Xu et al., 2020). Assim, considerando que os níveis de proteína em todos os grupos não foram afetados durante o período experimental no hepatopâncreas, e que os camarões não foram expostos à restrição total e alimentados com um alto nível de concentração de proteína, poderia se esperar que o sistema imunológico inato não fosse afetado pela redução da oferta de ração.

Estudos avaliando o padrão de hemócitos em camarões sob restrição alimentar ainda são escassos. Pascual et al. (2006) submeteram camarões a 21 dias de inanição em sistema de água clara, e detectaram uma diminuição significativa na contagem total de hemócitos, mas a contagem diferencial não foi avaliada. A presença de bioflocos como fonte complementar de alimento 24h por dia, pode ter reduzido a severidade da restrição

alimentar no presente, estudo, mantendo os camarões com uma condição imunológica satisfatória. Além disso, os camarões do presente estudo foram submetidos à restrição alimentar parcial, enquanto Pascual et al. (2006) mantiveram os grupos restritos sem nenhuma adição de alimentação artificial, sendo assim uma restrição mais severa.

Em relação à temperatura, resultados semelhantes foram relatados em Souza et al. (2019), onde juvenis de *L. vannamei* foram cultivados em sistema BFT e mantidos em 15, 21, 27 e 33 °C durante 60 dias e nenhuma diferença na CDH foi encontrada. Em outro estudo, Li et al. (2014) não encontraram diferenças na contagem de hemócitos totais (CTH) em camarões mantidos a 26°C, 23°C e 20°, mas camarões expostos a 17°C apresentaram uma diminuição significativa na CTH. Além disso, Xu et al. (2019) submeteram camarões a um choque de temperatura (13°C) para transporte e mostraram que baixas temperaturas podem afetar significativamente o sistema imunológico e a CDH. Porém, em ambos os estudos em que a temperatura apresentou um efeito no padrão de hemócitos, submeteram camarões a temperaturas mais baixas em comparação ao presente estudo, e foram realizados em água clara, o que pode explicar diferenças entre os resultados. O sistema BFT é conhecido como um sistema com propriedades imunoestimulantes, devido à presença de uma grande variedade de bactérias, fungos microalgas e protozoários (Hargreaves, 2006). Neste contexto, já foi relatado que a parede celular dos microrganismos contém peptidoglicanos, lipopolissacarídeos e β 1,3-glucanos, os quais tem um importante papel na ativação do sistema imunológico inato em peixes e crustáceos. Dessa forma, os microrganismos, além de remover o excesso de nutrientes do sistema e contribuir para a nutrição do camarão, também podem desempenhar um papel importante no aprimoramento do sistema imunológico.

5. Conclusão

Nossos resultados mostraram que é possível submeter *L. vannamei* à restrição alimentar parcial com um posterior período de recuperação como um gatilho para o crescimento compensatório total no sistema BFT. Nesse contexto, é possível reduzir os custos com alimentação e melhorar a qualidade da água sem perdas na sobrevivência. Em relação à temperatura, embora camarões mantidos em temperaturas baixas e intermediárias não tenham apresentado crescimento compensatório total, os camarões voltaram a crescer com altas taxas quando a temperatura favorável foi estabelecida e apresentaram uma melhora na eficiência alimentar. Esses resultados caracterizam o crescimento compensatório parcial e esses resultados têm uma importante aplicação

para a produção de *L. vannamei*, em regiões temperadas e subtropicais, onde o período de cultivo é limitado devido à baixas temperaturas durante parte do ano. Assim, é possível manter juvenis *L. vannamei* em baixas temperaturas por um período com baixas taxas de crescimento e posterior recuperação parcial do crescimento quando expostos às temperaturas adequadas, sem comprometer sua sobrevivência.

Quanto às reservas energéticas, é possível concluir que o estresse causado pela restrição e por baixas temperaturas não resultou em perdas proteicas no hepatopâncreas, e apenas lipídeos e carboidratos foram utilizados como fonte energética sob as condições de estresse impostas. Além disso, apesar de glicogênio e triglicerídeos terem sido utilizados, suas concentrações não chegaram a níveis de esgotamento, refletindo também a importância do BFT como suplemento alimentar.

6. Referências

- Ali, M., Nicieza, A., Wootton, R.J., 2003. Compensatory growth in fishes: A response to growth depression. *Fish Fish.* 4, 147–190. <https://doi.org/10.1046/j.1467-2979.2003.00120>.
- Aminot, A. E Chaussepied, M., 1983. Manuel des analyses chimiques en milieu marin. Brest, CNEXO, 395p.
- AOAC 1999. Official Methods of Analysis of the Association of Official Analytical Chemists. Arlington. v. 2, cap.35, 1-30.
- APHA AWWA WEF. 1998. Standard methods for the examination of water and wastewater. Washington, DC.
- Boone, L., 1931. Anomuran, macruran Crustacea from Panama and Canal Zone. *Bull. Am. Museum Nat. Hist.* 63, 137–189.
- Burford, M.A., Thompson, P.J., McIntosh, R.P., Bauman, R.H., Pearson, D.C., 2004. The contribution of flocculated material to shrimp (*Litopenaeus vannamei*) nutrition in a high-intensity, zero-exchange system. *Aquaculture* 232, 525–537. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(03\)00541-6](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(03)00541-6).

- Cardona, E., Lorgeoux, B., Geffroy, C., Richard, P., Saulnier, D., Gueguen, Y., Guillou, G., Chim, L., 2015. Relative contribution of natural productivity and compound feed to tissue growth in blue shrimp (*Litopenaeus stylirostris*) reared in biofloc: Assessment by C and N stable isotope ratios and effect on key digestive enzymes. *Aquaculture* 448, 288–297. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.05.035>.
- Cherel, Y., Robin, J.P., Heitz, A., Calgari, C., le Maho, Y., 1992. Relationships between lipid availability and protein utilization during prolonged fasting. *J. Comp. Physiol. B* 162, 305–313. <https://doi.org/10.1007/BF00260757>.
- Clifford, H.C., Brick, R.W., 1983. Nutritional physiology of the freshwater shrimp macrobrachium rosenbergii (de man)-I. Substrate metabolism in fasting juvenile shrimp. *Comp. Biochem. Physiol. -- Part A Physiol.* 74, 561–568. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(83\)90548-0](https://doi.org/10.1016/0300-9629(83)90548-0).
- Comoglio, L.I., Gaxiola, G., Roque, A., Cuzon, G., Amin, O., 2004. The effect of starvation on refeeding, digestive enzyme activity, oxygen consumption, and ammonia excretion in juvenile white shrimp *Litopenaeus vannamei*. *J. Shellfish Res.* 23, 243–249.
- Comoglio, L., Smolko, L., Amin, O., 2005. Effects of starvation on oxygen consumption, ammonia excretion and biochemical composition of the hepatopancreas on adult males of the False Southern King crab *Paralomis granulosa* (Crustacea, Decapoda). *Comp. Biochem. Physiol. - B Biochem. Mol. Biol.* 140, 411–416. <https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2004.11.003>.
- Cuzon, G., Cahu, C., Aldrin, J.F., Messenger, J.L., Stephan, G., Mevel, M., 1980. Starvation effect on metabolism of *Penaeus japonicus*. *Proc. World Maricult. Soc.* 11, 410–423.
- Destoumieux, D., Saulnier, D., Garnier, J., Jouffrey, C., Bulet, P., Bachere, E., 2001. Antifungal peptides are generated from the C terminus of shrimp hemocyanin in response to microbial challenge. *J. Biol. Chem.* 276, 47070–47077.
- Edwards, R.R.C., 1977. Field experiments on growth and mortality of *Penaeus*

vannamei in a Mexican coastal lagoon complex. Estuarine and Coastal Marine Science 5, 107–121.

Fóes, G., Krummenauer, D., Lara, G., Poersch, L., Wasielesky, W., 2016. Long term storage and the compensatory growth of white shrimp *Litopenaeus vannamei* in aquaculture ponds. Lat. Am. J. Aquat. Res. 44, 588–594. <https://doi.org/10.3856>.

Furtado, P.S., Poersch, L.H., Wasielesky, W., 2014. The effect of different alkalinity levels on *Litopenaeus vannamei* reared with biofloc technology (BFT).Aquac. Int. 23, 345-358. <https://doi.org/10.1007/s10499-014-9819>.

Gaona, C.A.P., Poersch, L.H., Krummenauer, D., Foes, G.K., Wasielesky, W.J., 2011. The Effect of Solids Removal on Water Quality, Growth and Survival of *Litopenaeus vannamei* in a Biofloc Technology Culture System. Int. J. Recirc. Aquac. 12. <https://doi.org/10.21061/ijra.v12i1.1354>.

Ghazali, I. El, Saqrane, S., Carvalho, A.P., Ouahid, Y., Oudra, B., Campo, F.F. Del, Vasconcelos, V., 2009. Compensatory growth induced in zebrafish larvae after pre-exposure to a microcystis aeruginosa natural bloom extract containing microcystins. Int. J. Mol. Sci. 10, 133–146. <https://doi.org/10.3390/ijms10010133>.

Gibson, R. (1979). The decapod hepatopancreas. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 17, 285-346.

Hargreaves, J. A. 2006. Photosynthetic suspended-growth systems in aquaculture. Aquacult eng. 34(3), 344-363. <https://doi.org/10.1016/j.aquaeng.2005.08.009>.

Hostins, B., Braga, A., Lopes, D.L.A., Wasielesky, W., Poersch, L.H., 2015. Effect of temperature on nursery and compensatory growth of pink shrimp *Farfantepenaeus brasiliensis* reared in a super-intensive biofloc system. Aquac. Eng. 66, 62–67. <https://doi.org/10.1016/j.aquaeng.2015.03.002>.

Johansson, M.W., Soderhall, K., 1989. Cellular immunity in crustaceans and the proPO system. Parasitol. Today 5, 171–176. <https://doi.org/10.1016/0169->

4758(89)901397.

Jory, D.E., Cabrera, T.R., Dugger, D.M., Fegan, D., Lee, P.G., Lawrence, L., Jackson, C.J., McIntosh, R.P., Castañeda, J., International, B., Park, H.A., Hwy, N.O.D., Pierce, F., 2001. A global review of shrimp feed management: status and perspectives. 104–152.

Krummenauer, D., Wasielesky, W.J., Cavalli, R.O., Peixoto, S., Zogbi, P.R., 2006. Viabilidade do cultivo do camarão-rosa *Farfantepenaeus paulensis* (Crustácea:Decapoda) em gaiolas sob diferentes densidades durante o outono no sul do Brasil. *Ciênc. Rural* 36, 252–257. <https://doi.org/10.1590/S0103-84782006000100039>.

Lara, G., Hostins, B., Bezerra, A., Poersch, L., Wasielesky, W., 2017. The effects of different feeding rates and re-feeding of *Litopenaeus vannamei* in a biofloc culture system. *Aquac. Eng.* 77, 20–26. <https://doi.org/10.1016/j.aquaeng.2017.02.003>.

Li, B., Xian, J. A., Guo, H., Wang, A. L., Miao, Y. T., Ye, J. M. & Liao, S. A., 2014. Effect of temperature decrease on hemocyte apoptosis of the white shrimp *Litopenaeus vannamei*. *Aquac. Int.* 22, 761–774. <https://doi.org/10.1007/s10499-013-9704-z>

Lin, X. T., Pan, J. X., Xu, Z. N., Li, Z. J., Li, H., 2008. Effect of periodic starvation on feeding, growth and defecation of *Litopenaeus vannamei*. *Acta hydrob. sinica*, 32, 403-407.

Martin, G.G., Graves, B.L., 1985. Fine Structure and Classification of Shrimp Hemocytes. *J. Morphol.* 185, 339–348. <https://doi.org/10.1002/jmor.1051850306>

Moreira, C. F. D. A., De Carvalho, A. P. A. F., Campos, J. C. V. D. B., 2015. Comparing the Response of the Brown Shrimp *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758) to prolonged deprivation of food in two seasons. *J. Shellfish Res.* 34. <https://doi.org/10.2983/035.034.0237>.

Moss, S.M., Moss, D.R., Arce, S.M., Lightner, D. V., Lotz, J.M., 2012. The role of

- selective breeding and biosecurity in the prevention of disease in penaeid shrimp aquaculture. *J. Invertebr. Pathol.* 110, 247–250. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2012.01.013>.
- New, M.B., 1976. A review of dietary studies with shrimp and prawns. *Aquaculture*. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(76\)90055-7](https://doi.org/10.1016/0044-8486(76)90055-7).
- Nicieza, A.G., Metcalfe, N.B., 1997. Growth Compensation in Juvenile Atlantic Salmon: Responses to Depressed Temperature and Food Availability. *Ecology* 78, 2385–2400. <https://doi.org/10.1890/0012-9658>.
- Pascual, C., Sánchez, A., Zenteno, E., Cuzon, G., Gabriela, G., Brito, R., Gelabert, R., Hidalgo, E., Rosas, C., 2006. Biochemical, physiological, and immunological changes during starvation in juveniles of *Litopenaeus vannamei*. *Aquaculture* 251, 416–429. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2005.06.001>.
- Remen, M., Aas, T.S., Vågseth, T., Torgersen, T., Olsen, R.E., Imsland, A., Oppedal, F., 2014. Production performance of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) postsmolts in cyclic hypoxia, and following compensatory growth. *Aquac. Res.* 45, 1355–1366. <https://doi.org/10.1111/are.12082>.
- Rodríguez, J., Le Moullac, G., 2000. State of the art of immunological tools and health control of penaeid shrimp. *Aquaculture* 191, 109–119. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(00\)00421](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(00)00421).
- Salimi, L., Jamili, S., Motalebi, A., Eghtesadi-Araghi, P., Rabbani, M., Rostami-Beshman, M., 2009. Morphological characterization and size of hemocytes in *Anodonta cygnea*. *J. Invertebr. Pathol.* 101, 81–85. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2009.03.003>.
- Samocha, T.M., Patnaik, S., Speed, M., Ali, A.M., Burger, J.M., Almeida, R. V., Ayub, Z., Harisanto, M., Horowitz, A., Brock, D.L., 2007. Use of molasses as carbon source in limited discharge nursery and grow-out systems for *Litopenaeus vannamei*. *Aquac. Eng.* 36, 184–191. <https://doi.org/10.1016/j.aquaeng.2006.10.004>.

- Sánchez-Paz, A., García-Carreño, F., Muhlia-almaza, A., Peregrino-Uriarte B., A., Hernández-López, J., Yepiz-plascencia, G., 2006. Usage of energy reserves in crustaceans during starvation: Status and future directions. *Insect Biochem. Mol. Biol.* 36, 241–249. <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2006.01.002>.
- Sánchez-Paz, A., García-Carreño, F., Hernández-López, J., Muhlia-Almazán, A., Yepiz-Plascencia, G., 2007. Effect of short-term starvation on hepatopancreas and plasma energy reserves of the Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*). *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 340, 184–193. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.09.006>.
- Söderhäll, K., Cerenius, L., 1998. Role of the prophenoloxidase-activating system in invertebrate immunity. *Curr. Opin. Immunol.* 10, 23–28. [https://doi.org/10.1016/S0952-7915\(98\)80026-5](https://doi.org/10.1016/S0952-7915(98)80026-5).
- Souza, D.M., Borges, V.D., Furtado, P., Romano, L.A., Wasielesky, W., Monserrat, J.M., de Oliveira Garcia, L., 2016. Antioxidant enzyme activities and immunological system analysis of *Litopenaeus vannamei* reared in biofloc technology (BFT) at different water temperatures. *Aquaculture* 451, 436–443. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.10.006>.
- Steinberg, C.E.W., 2018. Aquatic animal nutrition: A mechanistic perspective from individuals to generations, *Aquatic Animal Nutrition: A Mechanistic Perspective from Individuals to Generations*. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-91767-2>.
- Stumpf, L., Calvo, N.S., Díaz, F.C., Valenti, W.C., Greco, L.S.L., 2011. Effect of intermittent feeding on growth in early juveniles of the crayfish *Cherax quadricarinatus*. *Aquaculture* 319, 98–104. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2011.06.029>.
- Strickland, J.D.H., Parsons, T.R., 1972. A practical handbook of seawater analysis. Ottawa: Fishery Research Board Canada, 310p.
- UNESCO 1983. Chemical methods for use in marine environmental monitoring.

Manual and Guides 12, Intergovernmental Oceanographic Commission. Paris, France.

Van Handel, E., 1965. Estimation of glycogen in small amounts of tissue. *Anal. Biochem.* 11, 256–265. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(65\)90013-8](https://doi.org/10.1016/0003-2697(65)90013-8).

Van Wyk, P., Scarpa, J., 1999. Water Quality Requirements and Management. *Farming Mar. Shrimp Recirc. Freshw. Syst.* 141–161.

Wang, W., Wu, X., Liu, Z., Zheng, H., & Cheng, Y., 2014. Insights into hepatopancreatic functions for nutrition metabolism and ovarian development in the crab *Portunus trituberculatus*: gene discovery in the comparative transcriptome of different hepatopancreas stages. *PloS one*, 9, e84921. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084921>.

Wasielesky, W., Atwood, H., Stokes, A., Browdy, C.L., 2006. Effect of natural production in a zero exchange suspended microbial floc based super-intensive culture system for white shrimp *Litopenaeus vannamei*. *Aquaculture* 258, 396–403. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2006.04.030>.

Wasielesky, W., Froes, C., Fóes, G., Krummenauer, D., Lara, G., Poersch, L., 2013. Nursery of *Litopenaeus vannamei* Reared in a Biofloc System: The Effect of Stocking Densities and Compensatory Growth . *J. Shellfish Res.* 32, 799–806. <https://doi.org/10.2983/035.032.0323>.

Wei, Y., Lin, D., Xu, Z., Gao, X., Zeng, C., & Ye, H., 2020. A possible role of crustacean cardioactive peptide in regulating immune response in hepatopancreas of mud crab. *Front. in immunol.*, 11, 711. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2020.00711>

Wu, L., Dong, S., Wang, F., Tian, X., Ma, S., 2001. The effect of previous feeding regimes on the compensatory growth response in chinese shrimp, *Fenneropenaeus chinensis*. *J. Crustac. Biol.* 21, 559–565. <https://doi.org/10.1163/20021975-99990157>

- Wu, L., Dong, S., 2002. Compensatory growth responses in juvenile chinese shrimp, *Fenneropenaeus chinensis*, at different temperatures. J. Crustac. Biol. 22, 511–520. <https://doi.org/10.1163/20021975-99990262>
- Wyban, J., Walsh, W.A., Godin, D.M., 1995. Temperature effects on growth, feeding rate and feed conversion of the Pacific white shrimp (*Penaeus vannamei*). Aquaculture 138, 267–279. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(95\)00032-1](https://doi.org/10.1016/0044-8486(95)00032-1).
- Xu, W.J., Pan, L.Q., Zhao, D.H., Huang, J., 2012. Preliminary investigation into the contribution of bioflocs on protein nutrition of *Litopenaeus vannamei* fed with different dietary protein levels in zero-water exchange culture tanks. Aquaculture 350–353, 147–153. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2012.04.003>.
- Xu, W.J., Pan, L.Q., 2013. Enhancement of immune response and antioxidant status of *Litopenaeus vannamei* juvenile in biofloc-based culture tanks manipulating high C/N ratio of feed input. Aquaculture 412–413, 117–124. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2013.07.017>.
- Xu, Z., Guan, W., Xie, D., Lu, W., Ren, X., Yuan, J., Mao, L., 2019. Evaluation of immunological response in shrimp *Penaeus vannamei* submitted to low temperature and air exposure. Dev. Comp. Immunol. 100, 103413. <https://doi.org/10.1016/j.dci.2019.103413>.
- Xu, Z., Liu, A., Li, S., Wang, G., & Ye, H., 2020. Hepatopancreas immune response during molt cycle in the mud crab, *Scylla paramamosain*. Sci. rep., 10, 1-14. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-70139-2>.
- Zar, JH. 2010. Biostatistical Analysis, fifth ed. Pearson Education Upper Saddle River, New Jersey.
- Zheng, Z.-H., Dong, S.-L., Tian, X.-L., 2008. Effects of Intermittent Feeding of Different Diets on Growth of *Litopenaeus vannamei*. J. Crustac. Biol. 28, 21–26. <https://doi.org/10.1651/07-2858R.1>

Zhou, J., Wang, L., Xin, Y., Wang, W.N., He, W.Y., Wang, A.L., Liu, Y., 2010. Effect of temperature on antioxidant enzyme gene expression and stress protein response in white shrimp, *Litopenaeus vannamei*. J. Therm. Biol. 35, 284–289. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2010.06.004>.

Zhu, Z.M., Lin, X.T., Pan, J.X., Xu, Z.N., 2016. Effect of cyclical feeding on compensatory growth, nitrogen and phosphorus budgets in juvenile *Litopenaeus vannamei*. Aquac. Res. 47, 283–289. <https://doi.org/10.1111/are.12490>.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

De acordo com os resultados encontrados no presente estudo, pode-se concluir que é possível submeter o camarão *L. vannamei* a longos períodos (cinco semanas) de restrição alimentar parcial (60%) com posterior período de recuperação, como um gatilho para o crescimento compensatório total. Além disso, a utilização do sistema de bioflocos neste contexto pode contribuir com a nutrição dos camarões a partir da produtividade natural provida por esse sistema, fazendo com que a severidade da restrição alimentar seja reduzida. Assim, é possível alcançar uma melhora na eficiência alimentar e, conseqüentemente, redução da conversão alimentar, resultando em taxas elevadas de crescimento na fase de recuperação. Dessa forma, há uma redução nos gastos com alimentação e melhoria da qualidade da água, sem perdas na sobrevivência ou comprometimento no estado de saúde do animal. Durante este processo, as reservas energéticas sofrem alterações, mas os níveis proteicos não são afetados e os estoques de carboidratos e lipídeos se recuperam quando as condições favoráveis são restabelecidas.

Em relação à temperatura, animais mantidos em 20° e 24°C durante um período de tempo (cinco semanas) não são capazes de atingir, em peso, através do crescimento compensatório total, os organismos mantidos à temperatura ideal durante todo o período de cultivo. No entanto, quando as condições ótimas são reestabelecidas, podem apresentar elevadas taxas de crescimento e melhoria da eficiência alimentar, caracterizando assim o crescimento compensatório parcial. Portanto, cultivos de *L. vannamei* realizados em regiões subtropicais, podem manter os organismos durante um período em baixas temperaturas sem danos à sobrevivência ou ao estado de saúde, com baixas taxas de crescimento e, alcançar taxas satisfatórias quando as condições ideais de temperatura forem restabelecidas. Além disso, este manejo pode ser aliado à restrição alimentar sem danos ao posterior crescimento, para se reduzir os gastos com alimentação e manter uma boa qualidade de água.