

SELECCIONES

Comportamiento de los peces en la búsqueda y la captura del alimento

Mónica Botero A¹, Zoot, Dr. Biol.

¹Grupo de Piscicultura, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad de Antioquia, AA 1226, Medellín, Colombia.
mobotero@agronica.udea.edu.co

(Recibido: 21 octubre, 2002; aceptado: 10 octubre, 2003)

Resumen

La conducta alimentaria de los peces presenta una alta interdependencia con el medio acuático, su respuesta está asociada a la condición jerárquica y la producción de feromonas, a la presencia de depredadores, a los movimientos de la corriente originada por los diferentes tipos de habitantes acuáticos, lo que incide en la manera como se hace la búsqueda, la localización y la captura; a las conductas de aprendizaje (consumo-rechazo) y a los hábitos de consumo, entre otros, que tienen efecto sobre la dieta consumida y su eficiencia alimenticia, lo que se necesita como punto de partida para garantizar la supervivencia de la especie. Conocer estos aspectos permite diseñar la dieta ideal para las diferentes especies de acuerdo a su fase de vida, y estos hallazgos podrían aplicarse al desarrollo de alimentos para las especies nativas de Colombia, de los cuales no se conoce su ecobiología ni su etología alimentaria.

Palabras clave: alimento, comportamiento, depredación, estímulo, presa.

Introducción

El medio acuático permite transmitir mensajes químicos entre peces a grandes distancias por medio de sustancias (6). La percepción olfativa y gustativa es más fuerte que la visión porque normalmente las aguas no son cristalinas y la entrada de luz es escasa. Estos aspectos inciden en los peces sobre su comportamiento sexual, paterno, jerárquico, social, en la localización del alimento, y defensa de depredadores, entre otros.

El comportamiento alimentario en las diferentes especies está estimulado por sustancias químicas variadas. Se ha encontrado que todos los estímulos de alimento identificados para teleósteos son de bajo peso molecular (<1000), no volátiles, de naturaleza nitrogenada y anfotérica (34).

El papel de las feromonas

La producción de feromonas puede ser del tipo incitador que induce a la modificación inmediata del comportamiento del receptor y del tipo modificador que provoca modificación del estado fisiológico del individuo que las capta. Los órganos implicados en la producción de feromonas sociales originan mediadores presentes en las secreciones de las células mucosas superficiales emitidas al medio externo. La percepción de las hormonas tiene un efecto ambiguo de acuerdo a la jerarquía social. Si las percibe un animal subordinado, tiende a la huida, pero si es un pez dominante quien percibe al subordinado, iniciará el ataque y su nivel de agresividad variará dependiendo de si las feromonas provienen de un individuo conocido o no, agrupado o aislado, dominante o dominado (24).

Búsqueda del alimento

Las estrategias de comportamiento para los buscadores de alimento contrastan con la morfología de la presa, donde el tamaño de la misma, guarda relación con la forma de la boca y del cuerpo, los órganos para captura, así como con la posición del pez.

El comportamiento en la búsqueda, permite al pez ir refinando su selección en respuesta a las características que cambian día a día; un depredador debe modificar constantemente su comportamiento para permanecer vivo. Someterse a reglas invariables no le permitirá sobrevivir debido al cambio de alimento según la estación, los ciclos de vida, el tipo y la jerarquía de los demás grupos de peces (34). Para poder adaptarse, el pez depredador debe aprender acerca de su presa y cómo atacarla (esta estrategia de evolución ha sido usada y aplicada para investigar la capacidad de aprendizaje de los animales), la cual se incrementa con el entrenamiento. Sin embargo, no todos los individuos mejoran en igual escala (10), el nivel de aprendizaje es directamente proporcional al grado de hambre, pero en algunos casos, muchos organismos son muy pequeños o con ciclos de vida muy cortos para lograr los beneficios del aprendizaje (43). Las diferencias en las dietas de algunos peces, pueden ir ligadas a la ganancia de peso por unidad de esfuerzo invertido y al tamaño de la presa. No hay Interdependencia entre hambre y experiencia, la modificación en la eficiencia, podría con el tiempo alterar el aprovechamiento de los diferentes alimentos (29). Si el pez debe recurrir a animales menos perseguidos y con un costo de manipulación mayor, la presa podría cambiar su puesto en la dieta (34).

Los modelos de simulación de búsqueda asumen que los encuentros con la presa son secuenciales y que los intervalos entre encuentros presentan una distribución normal (23), así mismo que la energía y la media de localización de la presa por unidad de tiempo invertido para la alimentación son fijos y no se modifican al cambiar de presa. El efecto de incrementar la densidad de la presa, significa reducir el tiempo de búsqueda y aumentar el promedio de encuentros. La ecuación de BPM (modelo básico de presa) no siempre predice en teoría los resultados prácticos, porque la conducta de los peces se modifica según condiciones particulares, estado de saciedad, tamaño del pez y condiciones ambientales como el de si la corriente le permitirá o no llegar a la presa.

Igualmente, la progresión estática del modelo ignora la naturaleza no simétrica y dinámica que tienen los peces en su decisión de búsqueda (34). Respecto a estos factores referidos a la respuesta de los peces, Stradmeyer (44) cuestiona la aplicación de técnicas ecológicas que usan un modelo estático de búsqueda y no permiten cambios en los estados de motivación del pez, en la capacidad de aprendizaje y la experiencia, lo que modificaría considerablemente su resultado.

La energía neta ganada, es decir, la que posee la presa capturada, menos la gastada en su búsqueda y captura, debería ser el criterio a tener en cuenta para elegir la estrategia de búsqueda apropiada. El tiempo de ronda probablemente esté relacionado con diferencias genéticas que hacen variar la eficiencia en la búsqueda, con la localización a campo abierto o con vegetación, así como una alta intensidad de luz, que afecta negativamente la energía neta ganada (40).

Estímulo

El aumento propio del apetito conduce a la excitación, a incrementar la actividad y el comportamiento alimentario. Los sistemas mecánicos de alimentación por demanda pueden llegar a estimular tanto al pez, que lo condicionan y aprende a alimentarse cuando lo desee, sin embargo, su principal desventaja es que principalmente son los dominantes, los que aprenden a impeler el alimentador y una gran mayoría no son capaces de obtener el alimento suficiente, por lo que incrementar la cantidad de alimento liberado por contacto, podría ayudar a superar este inconveniente; sin embargo, se aumentaría la posibilidad de desperdicio, hiperfagia y conversión ineficiente para el resto de los animales, por no poder consumir totalmente el volumen expulsado.

El pez puede aprender a anticipar su momento de alimentación como producto de diferentes estímulos, entre ellos la aglomeración del cardumen cerca de la zona de alimentación, al ver u oír al operario trabajando cerca al área de suministro.

Las guías visuales determinan la selección de la presa: el tamaño, la forma, la motilidad y la visibilidad son los estímulos más importantes que usan los depredadores visuales. En un estudio realizado con rodaballo (*Scophthalmus maximus*), los resultados respecto a movimiento y orientación mostraron que los peces responden más a presas vivas y con movimiento libre, a simulaciones de movimientos de

tipo vertical y de movimiento de la presa entre la arena, independiente del movimiento de los apéndices. Además reaccionan más a longitud que a grosor, en menor porcentaje a formas esféricas, y responden a simulaciones de presas más reales, pero nunca tanto como a la presa viva, ya que los organismos vivos, son aceptados más fácilmente que las dietas compuestas empleadas en cultivos de peces, donde además ayudan a mantener la calidad del agua, por no presentar niveles de descomposición altos como las dietas inertes (28) y aportan bioenzimas y ácidos grasos poliinsaturados necesarios para peces marinos y de aguas frías especialmente (39). La forma por lo tanto no es un estímulo importante; lo es el movimiento, lo cual coincide con lo encontrado para otros peces (17). Remover el sustrato puede ser un estímulo importante, además podría pensarse en el efecto de la velocidad y la calidad del movimiento que son significativos en tantas especies. Stradmeyer *et al* (45) encontraron en diferentes peces que el movimiento y el tamaño fueron los mayores estímulos para la selección de la presa y que la forma y el color fueron de secundaria importancia (45).

El movimiento sirve para otros propósitos como diferenciar lo animado e inanimado, lo que inclina la atención del depredador hacia una posible presa e incrementa la visibilidad de la misma. Adicionalmente se ha demostrado que cuando el depredador y la presa, tienen tallas similares, la distancia mínima para reaccionar entre sí, es más del doble, aunque no se describe cuán importantes son para el pez los movimientos propios de las especies y los movimientos de los apéndices (17). En especies como el caracol *Gasteropodus aculeatus*, se encontró que para la selección de sus presas, busca una o más características visuales, como movimientos distintivos, color o incremento del movimiento antes de emerger, a diferencia de los organismos bentónicos que son menos notorios, pudiendo comprometerse en la captura de aquellos que hay en menor abundancia pero que revelan más su presencia (18), respuestas similares se observan en peces (5).

Respecto a la forma, se ha encontrado que las pirañas reaccionan únicamente con una relación de ancho:largo menor de 1:4, diferente a la forma de sus congéneres, posiblemente para evitar el canibalismo, (25), en oposición al *S. maximus* donde el pez ataca las formas largas, más semejantes a la suya; los detalles mínimos del cuerpo de la presa no son particularmente

importantes, lo que puede ser reflejo de la amplia dieta del pez. A pesar de que en algunas especies la forma incide en la selección de la presa y en otras no, posiblemente hay una relación entre los eurípagos y la forma del pez, donde la principal característica es el movimiento y las demás tienen un efecto aditivo constituyéndose en una sumatoria de estímulos heterogéneos, entre los que se suman los de tipo físico y químico (luminosidad, olor, color, etc.) (17).

La facilitación social es también importante, el estímulo y el entusiasmo de unos pocos, conduce a la excitación en masa de los otros, lo cual puede ayudar a que el pez acepte nuevas dietas y su ausencia podría causar dificultades en peces silvestres recién capturados así como en la alimentación de larvas y postlarvas de cultivo, que requieren una química muy específica, buena visualización y otros estímulos innatos de activación (49).

La alimentación no selectiva es la primera experiencia con que se encuentran los peces jóvenes cuando el apetito es alto, antes de poseer la capacidad sensorial, deben diferenciar entre partículas potenciales de alimento, para evitar un gasto excesivo en localización, captura de partículas muy pequeñas o un largo tiempo de manejo para partículas grandes. Con el desarrollo sensorial apropiado, la disminución del apetito y bajo condiciones apropiadas de luz en el medio, la discriminación sensorial es posible y son los reflejos de búsqueda químicos o visuales quienes ayudan al pez a ser más selectivo. La aplicación práctica de esto para peces de cultivo, trata de maximizar el número de encuentros frente a la concentración de alimento disponible en tiempo y espacio; la fuente de alimento debe ser comparable al apetito, las características físicas y químicas, especialmente tamaño, necesitan estar relacionadas con el tamaño de los peces y deben diseñarse para minimizar el tiempo de captura y desperdicio (4). El tamaño y las habilidades sensoriales ayudan a la localización, identificación y captura (22). En salmones y anguilas se observan cambios en las habilidades sensitivas y de aprendizaje, las cuáles se van adquiriendo con la edad, además, hay que tener en cuenta que el zooplancton emite débiles campos eléctricos producto de su actividad muscular al nadar y al comer y estas señales pueden ser detectadas por algunos peces que disponen de electro-receptores; sin embargo, para estimular estos receptores, se requiere que haya una suficiente cantidad de plancton para

activarse, como sucede con la *Daphnia*, que presenta un espectro de ruido con una densidad adecuada, que unido a la señal, permiten inclusive predecir un patrón de ataque específico (12).

Riesgo de depredación

La variación en el comportamiento ante el depredador obedece al riesgo, tipo de alimento, talla del pez y posibilidad de refugio. Cuando la amenaza de depredación es mayor que la de morir de hambre, el pez no se alimenta porque intenta defenderse a expensas de sus oportunidades de alimentación. Cuando el depredador está cerca de la zona de alimentación, el pez debe conciliar entre vigilar al depredador y tratar de alimentarse, pero no estar tan cerca como para correr demasiados riesgos por ese alimento. Los peces que se alimentan más lejos de la zona del depredador lo hacen de manera más lenta (34). Es necesario determinar cualitativamente si cuando escasea el alimento en zonas seguras, el animal estaría más dispuesto a arriesgarse; si al aumentar este riesgo se alimenta de manera más lenta para vigilar mejor y escapar a mayor velocidad o si por el contrario, simplemente evita el alimento arriesgado; además, si al aumentar el hambre, el animal estaría más dispuesto a aceptar alimento arriesgado (26).

Cuando el déficit de alimento es mínimo, el pez cambia de conducta y evita el riesgo, cuando las reservas son altas, se inclina por pocos riesgos y evita una variada fuente de alimentos a diferencia de lo que sucede cuando sus reservas son bajas (34). En el ciprínido *Rhinichthys atratulus* se ha encontrado que dichos peces prefieren correr el riesgo de depredación en aquellos lugares donde el alimento es de mayor valor, que buscar en zonas donde hay alimento de menor valor; incluso sin presencia de depredadores; sin embargo, se sugiere que la respuesta al riesgo de depredación es constante e independiente del tipo o calidad del alimento (46). El pez responde al tipo de alimento y al depredador, al tomar más alimento de tamaño grande en presencia de depredadores que cuando no los hay (5), es decir, minimiza el riesgo de muerte por unidad de energía consumida, donde según la regla de Gilliam y Frase, el individuo reduce la proporción entre la muerte y la búsqueda (34).

Cuando hay diferentes tallas de peces sin presencia de depredadores, todos los peces buscan el alimento más valioso y abundante, pero en presencia de

depredadores, los peces más pequeños buscan alimento en sitios de menor calidad, se alejan por ser presas fáciles, tratando de equilibrar su situación, de ser menos perseguidos y capturados, pero a su vez crecen más lento.

En depredadores, el indicativo de tamaño tiene efecto en la latencia (período que transcurre entre ofrecer la dieta y el ataque inicial del pez), es una medida de la atención en función de una señal, más que otras características de la presa. La latencia es más corta con alimento vivo, por ello, la presa se aprovecha de este fenómeno, ya que si disminuye su actividad, aumenta el tiempo de reconocimiento por parte del depredador, obligándolo a reducir la distancia de ataque y así mismo el factor sorpresa sobre su presa (18, 47). La presa móvil induce a respuestas táctiles y visuales y la inmóvil escapa más fácil a la atención de los depredadores, con lo cual los peces jóvenes viven bajo alto riesgo de depredación, por estar en continuo movimiento. Crecer rápido no sólo sirve para escapar de los depredadores sino también para aumentar el éxito en la reproducción y la supervivencia (26, 49).

Los depredadores al encontrarse con presas de diferente actividad, prefieren tomar la más activa, tanto a nivel de campo como en laboratorio (7). El período de latencia es mayor con las larvas muertas, independientemente del tipo de presa y de la experiencia, sin embargo, al aumentar el número de sesiones, el tiempo de ataque a la presa se abrevia y el número de lances aumenta, siendo mayor la latencia y el número de lances para las presas inmóviles (47). Algunos peces ciprínidos que se alimentan de bentos además de la motilidad buscan familiaridad con la presa, lo que puede influenciar su comportamiento de búsqueda.

En peces que han sido manipulados genéticamente, se plantea si existe la correlación entre las tasas de crecimiento relativamente más altas y la predisposición al riesgo por exposición al depredador. En salmón del Atlántico (*Salmo salar*) se encontró que los transgénicos tienen promedios de consumo cinco veces mayores que los no manipulados genéticamente y hacen aproximadamente el doble de movimientos que los del grupo control. Los transgénicos también gastan más tiempo alimentándose en presencia del depredador que los no transgénicos, quienes evitan al máximo visitar la zona de peligro, mientras que los transgénicos continúan alimentándose en ese lugar pero a menor

velocidad, lo que demuestra que el peso asociado a la manipulación genética, incrementa la exposición al riesgo (2).

Jerarquización y tamaño del cardumen

Cuando el alimento es escaso, la competencia jerárquica se aumenta. En peces que compiten por alimento, el individuo dominante consume una cantidad exagerada del alimento y crece más rápido. Así haya abundante alimento y pueda minimizarse la competencia, el comportamiento puede ejercer una fuerte influencia en la toma del alimento y en el crecimiento. Los individuos muy agresivos, emplean mucho tiempo y energía en encuentros agónicos que reducen el tiempo efectivo dedicado a búsqueda y a alimentación, lo que incide en un mayor estrés, menor resistencia a enfermedades y su capacidad para ganar peso se ve disminuida (50), como se observa en el bagre de canal (*Ictalurus punctatus*) de canal, el resto de los peces son excluidos hasta que los dominantes finalizan su consumo y dejan el sitio (22). En estudios realizados en salmón del Atlántico (*Salmo salar*), se ha encontrado que una pequeña proporción (25%) de los peces obtiene dos tercios del alimento provisto y los peces subordinados no prueban el alimento si los dominantes están cerca aún sin comer, ya que se intimidan ante su presencia, por lo tanto, para garantizar buena respuesta al alimento, al crecimiento y al consumo, la distribución del alimento deberá ser amplia en toda la superficie y no en un solo sitio (19). Para el salmón del pacífico (*Oncorhynchus kisutch*) se ha encontrado que presas más grandes son atacadas desde mayor distancia que peces más pequeños, por lo tanto, nadar a más distancia lleva a que el pez sea más visible y más vulnerable frente al depredador. El depredador debe entonces nadar a más corta distancia cuando la presa ha percibido que el riesgo es alto y no emplear mucho tiempo en conseguir el alimento y para no reducir la energía ganada (34). En salmónidos criados en pequeños grupos, se da establecimiento de territorios claramente definidos, donde los patrones de comportamiento incluyen rondas, defensa de territorio y ataque a intrusos. En grupos grandes, la defensa territorial se incrementa en tiempo y en energía invertida, el costo de esta defensa puede ser igual o mayor que los beneficios obtenidos, tanto que el pez puede abandonar el lugar, ya que el costo de defensa es alto frente a la calidad del territorio y a los recursos defendidos (alimento, escondites y sitios de reproducción o cría).

Cuando el tamaño de un grupo aumenta, se pueden establecer subgrupos (rangos amplios de talla y peso), con efectos sobre la alimentación y el crecimiento (desuniformidad, mala conversión), como sucede bajo condiciones de cultivos de peces (19). Cuando se emplean densidades bajas se desarrolla territorialismo; el costo energético de defensa territorial se puede reducir en ocasiones, con altas densidades. En peces de tallas semejantes, la dominancia inicial puede ser determinada por diferencias genéticas individuales, sexo o experiencia social anterior. Incrementar las frecuencias de suministro de alimento, hacer pesajes periódicos y mantener una población homogénea ayuda a destruir jerarquías y a reducir el estrés.

En anguilas, se ha observado respuesta al estrés con atrofia de la mucosa gástrica, lo que puede deberse a una isquemia hormonal inducida u ocasionada por el nervio vago. También se ha mostrado en peces sometidos a estrés, degeneración intestinal, aumento en la vejiga y/o en la vesícula biliar, al igual que evidencia de efectos renales en salmónidos (34).

La aleta dorsal especialmente y la caudal, son el primer sitio de agresión y ataque entre los juveniles de *O. mykiss* (14), particularmente cuando la dieta es baja en calidad y cantidad, debido a que se observa una alta competencia por el alimento y mayor dominancia jerárquica. Esta baja condición en aletas, puede ser producto de la agresión directa o del estrés generado por la calidad de la dieta, que hace disminuir la respuesta inmune y la restauración de tejidos asociada con el incremento en los niveles de cortisol en plasma (15).

El tamaño del cardumen incide sobre la respuesta al depredador, ya que cambia el monitoreo entre observar la cercanía del depredador y alimentarse, lo que también se ve afectado por el estado de ayuno en que estén los peces. Mientras más hambre tenga el pez y si está en un cardumen grande, busca más alimento aún en presencia de depredadores; así mismo, su búsqueda será menor cuando no hay depredadores. Debe existir un tamaño óptimo de cardumen que reduzca la relación costo beneficio causada por la competencia y el riesgo de depredación (35).

Los grandes cardúmenes localizan más rápidamente fuentes de alimento porque hay una mayor densidad de buscadores, pero también se presentan situaciones opuestas, porque individualmente los peces compiten

por localizar a mayor velocidad el alimento y los que no lo encuentran se benefician al ver a los demás dirigirse a éste. La rápida localización de alimento por unos pocos, aumenta la presión para seleccionarlo, ya que el hallazgo revela a los otros lo que se ha encontrado. El costo de la competencia se reduce si la densidad de la presa es alta o si la distancia entre los miembros del grupo es grande. La velocidad de crecimiento en un grupo de peces estándar con iguales oportunidades de alimentación, es semejante cuando el cardumen tiene hasta seis peces, pero si el tamaño aumenta hasta doce, no será igual (26). En especies con instinto gregario fuerte, un número pequeño de individuos puede guiar al cardumen hacia el alimento, aprovechando la corriente creada por los movimientos de un pez foráneo o por comportamiento seguidista (36).

Por otro lado, se ha observado que los peces con escasa jerarquía, son menos activos, menos prestos a alimentarse y toman menos alimento que los dominantes. Sin embargo, al aislarlos y trasladarlos a un nuevo medio, se tornan inicialmente más activos, lo que tiende a disminuir con el tiempo, retomando la condición jerárquica que tenían en su antiguo grupo, debido a que la experiencia social previa, tiene una marcada influencia en su comportamiento, y a largo plazo muestra los efectos de la interacción social vivida previamente (13).

Tipo y balance de la dieta

Ensayos realizados en trucha Arco Iris (*Oncorhynchus mykiss*), reportan que aumentar el nivel de energía en la dieta no presenta efecto significativo sobre la demanda o el peso; ofrecer alimento con un nivel medio de energía, incrementa el número de tomas y el peso final de los individuos sin encontrarse diferencias significativas. Se ha observado una tendencia hacia una menor conversión en peces con niveles bajos o medios de energía en la dieta, indicando que la trucha en cautiverio no ajusta su actividad de demanda al contenido energético del alimento (3).

En algunas especies el régimen alimentario influye en los contenidos de aminoácidos libres presentes en las secreciones, por lo que el reconocimiento y la atracción se dan por identificación de los mismos. En algunos peces como silúridos y ciprínidos, ante la presencia de riesgo, se liberan sustancias de alarma desde la epidermis que hacen huir a los individuos de

la misma especie para protegerse (38), pero la liberación de dichas sustancias también puede aumentar el riesgo de depredación, por llamar la atención y ser percibida por otros depredadores (51).

Cuando la ración disminuye, se aumentan la competencia por alimento y las interacciones agresivas, ocasionando mayor impacto sobre el crecimiento al aumentar el estrés y el gasto energético (15). En algunos peces (*O. mykiss*) se ha encontrado que la administración de L-triptofano disminuye la agresividad de los individuos, ya que este aminoácido es precursor de la serotonina, la cual a nivel central se cree que tiene un efecto inhibitorio de la agresividad, lo que sugiere que el efecto supresor del comportamiento agresivo por el suministro de L-triptofano, está asociado al aumento de la actividad serotoninérgica en el cerebro (50).

Localización del alimento

La motivación para alimentarse puede cambiar a través del tiempo independientemente de factores externos, puede darse en ausencia de depredadores o competidores, pudiendo estar relacionada con la modificación de hábitos de consumo según las diferentes épocas. Los patrones de búsqueda presentan respuestas marcadas cuando los peces encuentran o ingieren alimento de inmediato, ya que al encontrarlo, la distancia de búsqueda decrece significativamente; por el contrario, cuando el pez rechaza partículas de alimento, el recorrido de búsqueda aumenta, el pez evita el área improductiva, moviéndose rápido y tratando de encontrar otras zonas de alimentación considerables. En estudios teóricos se ha asumido que el pez cruza apaciblemente el agua en busca de alimento o permanece quieto esperando la llegada de la presa (23). Se ha demostrado que muchos peces que se alimentan de plancton adoptan movimientos bruscos que suspenden súbitamente (búsqueda de saltos), alternan su velocidad de movimiento y la distancia recorrida como respuesta a cambios en el tamaño de la presa y cuando se alimentan de presas grandes, hacen una pausa al encontrarlas, lo que puede estar relacionado con la facilidad con que las presas grandes son identificadas (7). Algunos peces cambian su estrategia de consumo frente a diferentes dietas de acuerdo a su habilidad para competir por ellas y emplearlas, lo que hace que haya dominancias jerárquicas marcadas, dando como resultado amplios rangos de peso, según la oportunidad que tengan los individuos de alimentarse (4).

La eficacia en la localización está principalmente limitada por el tamaño de la partícula (diámetro), si es pequeña, no es detectada, pues no es suficiente estímulo. Las anguilas, con tallas entre 10 y 15 cm, son capaces de alimentarse en la oscuridad aparentemente por la quimiorrecepción, pero en presencia de luz, no responden a pellets por debajo de 2 mm de diámetro. El incremento en la agudeza visual ha sido demostrado por su habilidad para aprender rápidamente a discriminar entre pellets grandes e ignorar los que no pueden tragarse, lo que demuestra que las anguilas pueden alimentarse eficientemente en la oscuridad o en agua turbia con partículas de cierto tamaño, asumiendo que son químicamente atractivas (22). Algunos peces, como el *Gnathonemus petersii* detectan y analizan objetos (incluidos pequeñas larvas de insectos) durante su períodos de electrolocalización activa, aún en completa oscuridad. El órgano eléctrico de descargas, ubicado en la cola, produce pequeñas señales, creando un campo eléctrico transepidérmico, en una región electrorreceptiva de la piel llamada “la imagen eléctrica”, con la que el pez valora el alimento (tamaño, forma y distancia), constituyendo un sistema efectivo de identificación y localización de la presa (9).

Una relación 1:1 entre el tamaño de las partículas de alimento y la boca, ha sido la ideal encontrada para partículas de alimento blandas, para partículas duras y abrasivas, la relación debe ser 0.4-0.6:1 (20, 21).

Las características físicas y químicas de las partículas de alimento y las técnicas de alimentación, son necesarias para igualar la capacidad sensitiva, motriz y los atributos de comportamiento en algunas especies cultivadas, así mismo el estado fisiológico y el tamaño del cuerpo también son importantes, razón por la cual, en cultivos de peces, la velocidad de encuentro puede ser maximizada garantizando mayor concentración del alimento en tiempo y espacio, ofreciendo una alimentación regular y favoreciendo la estimulación gregaria. La eficacia en la localización se puede aumentar haciendo que las partículas de alimento sean más evidentes para disminuir la distancia de reacción, esto puede hacerse maximizando el atractivo químico o incrementando visibilidad (tamaño, color, forma, contraste, movimiento de las partículas, intensidad de la luz y turbidez). Este aspecto ha sido considerado por los pescadores para la selección de cebos y anzuelos, pero raramente se ha tomado en cuenta para los cultivos de peces, sólo se han hecho

algunos ensayos con artemia salina teñida en la alimentación de larvas y juveniles de *Solea solea*, para mejorar el éxito de localización y captura y adicionalmente a este proceso, también se puede bioenriquecer el alimento vivo (28). La localización del alimento a través de la visión, cobra importancia para individuos que viven cerca de la superficie y en sistemas de aguas poco profundas y claras (22, 34), siendo crucial para la detección inicial y la orientación hacia la presa, por lo tanto, el éxito de su desarrollo dependerá de la turbidez del agua y de la penetración de la luz. Así mismo, los movimientos del agua, originados por el plancton, proveen una valiosa fuente de información al pez, que los detecta por una serie de sensores localizados en la superficie del cuerpo llamados neuromástiles que se encuentran en los canales subdérmicos de la línea lateral (27). La línea lateral y la visión conjuntamente, determinan la distancia óptima y la desviación angular para iniciar un rápido ataque hacia la presa (30).

Estudios sobre el comportamiento de localización e identificación en anguilas muestran diferencias entre peces pequeños y grandes, en dedinos la visión es de menor importancia comparada con el sentido del gusto, donde la gran mayoría de los granos de formulación comercial son detectados en el piso del estanque por tacto con la nariz, cabeza, lomo caudal y con aletas pectorales (22).

La facilidad de localización del alimento está determinada por la morfología de la boca y posiblemente por los arcos branquiales, los que a su vez deben estar relacionados con la morfometría del tracto gastrointestinal. Para el proceso de alimentación por succión, el cual comprende una protrusión rápida de la boca en forma de tubo, donde genera una depresión del aparato hidrobranquial, busca con ello disminuir la distancia hacia la presa, acelerar el flujo a través de la boca, así como restringirlo al área en frente del pez, para finalmente reducir el momento (masa x velocidad) y obtener un menor esfuerzo por volumen de agua (8).

Los peces pueden clasificarse en tres grupos en lo que respecta a la búsqueda de alimento así: los que visitan siempre la misma zona (no cambian de nicho alimenticio), los que alternan coordinadamente los sitios de búsqueda y los que hacen una búsqueda errática. Entre los peces que buscan alimento, posiblemente existan diferencias en la motivación, suponiendo que

los que no cambian de sitio, tienen una menor motivación debido a que al explorar nuevas áreas de alimentación, sus encuentros con la presa o el alimento son menos exitosas (4).

El sedimento presente en el cuerpo de agua, también puede modificar el comportamiento y el hábitat, afectando indirectamente el crecimiento. Una turbidez moderada puede significar una reducción en el riesgo de depredación por ser mayor el esfuerzo de búsqueda del pez rastreador (Shaw y Richardson, 2001), adicionalmente el sedimento induce mayor mortalidad por tos, obstrucción de branquias, disminución de la capacidad respiratoria por abrasión de branquias y mayor entrada de sustancias tóxicas para el pez y adicionalmente se da una reducción o alteración de la composición del zooplancton presente en el cuerpo de agua (48).

Horario y lugar de alimentación

En la alimentación se observan amplias categorías del comportamiento, los peces silvestres invierten la mayor parte del tiempo en la búsqueda de alimento y en evitar depredadores, muchos peces parecen diferenciar una fase diurna en búsqueda de alimento y una fase de descanso, de relativa inactividad que equivale a escapar de sus depredadores. La mayoría de los peces tropicales se alimentan principalmente de día o de noche, pocos durante el crepúsculo o el amanecer. La elección del momento puede variar, muchos peces nocturnos se alimentan de día si el alimento solo está disponible en esas horas. Los patrones de actividad en peces pueden estar fuertemente determinados por los patrones de actividad de sus presas. El porcentaje de especies activas durante el día oscila entre el 33 y 66%, de 25 a 30% son nocturnas y el 10% restante son crepusculares (26); estas proporciones son probablemente el resultado de una relación entre la posición filogenética, hábitos temporales y patrones alimentarios entre los teleósteos (34). Muchos de los peces primitivos y de los peces que en general poseen una boca larga, son depredadores nocturnos o crepusculares, mientras más avanzada es la especie, tienen a menudo más especialización hacia actividades diurnas y se alimentan de pequeños animales o de plantas, basados en la pirámide alimentaria, por lo que se espera que los peces herbívoros sean más numerosos que los carnívoros.

Jorgensen y Jobling (21) determinaron la importancia de la alimentación en el fondo del estanque

para el *Salvelinus alpinus*, los peces mostraron ganancias de peso significativas cuando pudieron alimentarse en el fondo a diferencia de cuando se les restringió su desplazamiento por la columna de agua, siendo mejor su ganancia para condiciones de oscuridad que de luz. Podría especularse que si se suministran cantidades elevadas de alimento se pudiese alcanzar el peso aún si se diese la restricción de tomar el alimento sólo en la columna de agua, pero sería un desperdicio y además un deterioro de la calidad del agua.

Captura

En carnívoros macrófagos, la captura involucra orientación total o parcial del cuerpo, de acuerdo con las características del alimento, implicando fuertes movimientos. Las partículas pequeñas se pueden tomar totalmente dentro de la boca y en muchos teleósteos son obtenidas por succión inercial, donde se crea una repentina presión negativa por la rápida expansión de la cavidad orobranquial, lo que hace que desde la distancia pueda ser succionada a la boca. El éxito de la captura en animales salvajes depende de la presa y su comportamiento de huida, lo que no es importante en cultivos de alevinos y adultos alimentados con partículas inertes, sin embargo, los movimientos pasivos de la corriente del agua, pueden causar problemas. La velocidad de la corriente ha sido estudiada por algunos autores (17) quienes encontraron que para el salmón del Atlántico (*Salmo salar*) la velocidad del agua debe ser cinco veces la longitud del cuerpo del pez por segundo ($v = 5L$ (cm./seg.)). El tamaño de las partículas influye en el éxito de captura en cultivo, si el pez tiene demasiada hambre, ataca partículas más grandes que pueda tragar fácilmente, ya que no desea equivocarse, ni correr riesgos en su captura (29, 32, 33).

Las anguilas aprenden a ignorar visualmente partículas grandes posiblemente porque son duras y abrasivas, aunque pueden tragar fácilmente bolas grandes y blandas de alimento en pasta; por el contrario, las anguilas pequeñas, agarran el alimento más vorazmente pero su ingestión se retrasa porque los gránulos son repetidamente tomados, escupidos y presionados con la nariz, para ablandarlos o desintegrarlos, lo que también se ha observado en el salmón del Atlántico, lo que lo induce a incrementar la energía gastada y el desperdicio de alimento, demostrando que la forma y la simetría de las partículas

de alimento son importantes y que se da mayor rechazo y desintegración de pellets cuando éstos son más largos que anchos (22, 34).

En algunas especies de peces como la trucha café (*Salmo trutta*), el orden al consumir la presa, depende de varios factores como el tamaño, donde si es pequeño, se traga primero la cola, si posee espinas consume primero la cabeza, si es muy grande consume primero por la boca y el resto por succión, pero otras especies atacan la mitad del cuerpo para bloquear el desplazamiento de la presa (1).

Los indicadores para calificar el efecto de la forma y la textura del alimento inerte sobre el pez, se suelen clasificar en términos de orientación, acercamiento, captura, rechazo e ingestión. El pez prefiere las formas largas del pellet, con un adecuado grosor, que no superen su capacidad de captura porque si no se ve obligado a rechazar el alimento, aún deseándolo y a pesar que el animal captura las piezas largas y gruesas, finalmente debe rechazarlas porque no las puede retener; ya que el tiempo de manipulación del pellet grueso reduce el beneficio (energía ganada por unidad de tiempo gastado en manipulación) (34).

En un trabajo desarrollado con trucha Arco Iris (*O. mykiss*) se observó que se daba un incremento en el número de mordiscos al alimento, dependiendo del nivel de recompensa ofrecido (volumen y cantidad de pellets entregados) notándose grandes diferencias entre el suministro de alimento, el crecimiento y la conversión. Lo anterior permitiría pensar si la cantidad de presiones al pistón del alimentador puede o no promover mejoras en el crecimiento y en la conversión (3).

Consumo y rechazo

En cuanto a la textura, los pellets blandos son más aceptados que los duros, pero el pez no alcanza a percibir tal diferencia sino hasta el momento en que los toma y de no ser la textura deseada los rechaza. En *Salmo salar*, se ha demostrado que el pez no aumenta la velocidad de captura con la experiencia, pero aprende a diferenciar los pellets preferidos, así mismo, al irse saciando, incrementa los tiempos de manipulación o selectividad con respecto al tamaño de la presa; sin embargo, el interés por el pellet decrece con el tiempo, principalmente en peces que prefieren alimento vivo al inerte, por sus características apetecibles frente a las dietas secas, este tipo de peces

seleccionan sus presas por tamaño, forma, color, movimiento y por características gustativas como sabor y textura. Si se pudiera determinar cual de estas es la más importante para la selección, entonces se podría mejorar el alimento que se ofrece para cultivo y cambiar la forma del alimento pelletizado, para que sea más similar a la silvestre donde son importantes el tamaño y el movimiento, teniendo en cuenta que la textura, el sabor y el olor también afectan la respuesta. Las formas elongadas simulan más fácilmente las formas naturales como zooplancton, larvas y sus texturas. La reacción frente al pellet largo y grueso presenta mayor respuesta que hacia la presa viva; sin embargo, la ingestión es menor posiblemente debido a la gustosidad y la textura (45). Una vez en la boca, las partículas pueden ser manipuladas antes de tragarlas y darles la prueba gustativa final de dureza, abrasividad y fácil paso por la faringe.

Saciedad y conducta alimentaria

El apetito y la saciedad son importantes porque los piscicultores necesitan asegurar que el régimen alimentario (frecuencia, tamaño de la ración y tiempo empleado) se ajuste al consumo óptimo, crecimiento y conversión eficientes. El control del apetito envuelve mecanismos metabólicos, neuromorfológicos y hormonales (31). Los centros del hipotálamo están posiblemente involucrados y pueden ser estimulados por la saciedad del intestino y/o factores metabólicos tales como niveles de metabolitos en sangre o cambios de temperatura relacionados con actividad metabólica (31, 41).

Algunos autores observan otra conducta para los peces a medida que satisfacen el hambre, inicialmente se van a cardúmenes más densos, al ir disminuyendo el número de presas se hace más notoria y amenazante la presencia de depredadores, por lo tanto se van hacia la periferia del cardumen para hacerse menos notorios y así protegerse. Este cambio de comportamiento ha sido interpretado como un reflejo del cambio en el balance de energía neta ganada, el pez al inicio juzga más importante no morir de hambre, se alimenta a la mayor velocidad posible, al disminuir el hambre, la amenaza de depredación aparece, ya que mientras se alimenta en la zona densa es incapaz de observar la presencia de enemigos; a menudo hay una interacción entre la búsqueda y el riesgo de depredación, el animal es más visible por sus inevitables movimientos mientras busca y se concentra en encontrar alimento a expensas

de vigilar a sus depredadores, ya que muchas veces el alimento es más abundante en lugares de alto riesgo de depredación (16).

El estado interno influye la manera como el pez responde al estímulo externo, como sucede al *Gasteropodus aculeatus* que luego de un ayuno de 72 horas, come más rápido cuando tiene acceso al alimento que el que ha estado en ayuno sólo por 24 horas, al final de 40 minutos de alimentación, ambos han consumido igual número de presas. Un pez con hambre intenta capturar más presas que cuando lleva varios minutos alimentándose; un pez lleno, presenta menos intentos de alimentarse y gasta más tiempo al moverse lejos de las áreas donde el alimento está disponible (37).

Al estudiar el comportamiento del salmón del Atlántico (*Salmo salar*) respecto al área empleada para la distribución del alimento, se ha observado un mayor crecimiento cuando se alimenta en toda la superficie, sin presentarse diferencias significativas, pero demuestra que una adecuada distribución del alimento es esencial para asegurar crecimiento homogéneo en cultivos de salmón (19). El empleo de corrientes circulares influye en el comportamiento del pez, contribuye a desarrollar la agresividad entre éstos, dándose una alta monopolización de los dominantes y menor aprovechamiento del alimento (20).

Eficiencia alimenticia

Una eficiente localización, el éxito en la captura y la facilidad de ingestión se han evaluado por estar directamente relacionadas con crecimiento en el salmón del Atlántico, lo que ha sido empleado para explicar la alimentación y la selectividad de la presa en los peces salvajes. La selección natural favorece al depredador quién con una estrategia de búsqueda obtiene el nivel más alto de energía tomada con respecto a la gastada en alimentarse (22), se dan semejanzas interesantes para peces de cultivo. La hipótesis establece que el costo de la energía es determinado por la velocidad de encuentro (tiempo gastado en localizar e identificar el alimento, el cual es dependiente de la abundancia de presas y de la habilidad perceptiva del depredador) y el costo del tiempo de manejo (energía y tiempo de alimentación gastados en captura, manipulación y prueba), la energía tomada es dependiente del valor de la energía aportada por la presa una vez ingerida.

Muchas especies animales tienden a conservar la velocidad de crecimiento específico para la especie y para el estado fisiológico según el sexo, edad o estación, el pez lo hace igual que los vertebrados superiores, compensando una privación temprana con un incremento en el consumo cuando el alimento está de nuevo disponible. El mantenimiento del peso específico ha llevado a varios investigadores a suponer que la regulación en la toma de alimento está de acuerdo con la representación de un punto fijo, valor del peso corporal ideal, sin embargo, esta hipótesis es hoy algo discutida (11).

Consideraciones finales

1. Los patrones de conducta alimentaria en peces dependen de tantos factores como clases de peces haya, lo que impide predecir con certeza su comportamiento; sin embargo, el estudio de éstos, ha permitido aplicar algunos de sus resultados a los cultivos de peces, lo que ha conllevado a mejorar la eficiencia alimenticia del pez y los beneficios para el acuicultor.
2. La conducta alimentaria en la relación depredador-presa, se ve regida por una amplia gama de factores, siendo común denominador entre las especies, el movimiento y a partir de este, se suman otros relacionados con forma y textura, jerarquía y hábitos de alimentación que marcan las diferencias en las clases de peces.
3. Aún cuando en las explotaciones acuícolas, generalmente sólo se trabaja con alimento vivo en las fases larvarias de algunos peces, los investigadores al servicio de la acuicultura, buscan afanosamente desarrollar alimentos inertes para todas las fases de vida y ajustarlos a las necesidades de los diferentes tipos de peces, basando sus aplicaciones, en el comportamiento alimentario de los individuos en el medio natural, en su condición de buscador-buscado donde sólo se cuenta con alimento vivo. Estos hallazgos permiten cada vez con mayor precisión diseñar el tipo de pastilla que cumple con la expectativa nutricional y en especial que sea lo más parecida al nutriente del medio natural, para que sea lo suficientemente atractiva en los demás aspectos, donde pueda llamar su atención y obtener el beneficio productivo esperado.

Summary

Fishes feeding behavior

The feeding behavior in fishes has interdependence with the aquatic habitat, it is also associated with hierarchy and pheromones production, predation risk and flow movements originated by different kinds of aquatic animals. All of those aspects can affect the findings of the capture and learning curve (acceptance – rejecting of food), its behavior among others and may also determinate the quality of food and finally the feeding efficient. To know this subjects it is important to design the optimum diet for each kind of fish to ensure its survival and it could specially help to understand which are the best foods for native colombian fishes, related to their unknown ecobiology and feeding ethology.

Key words: *behavior, food predation, prey, search, stimulus*

Referencias

1. Abée-Lund JH, Asss P, Saegrov H. Prey orientation in piscivorous brown trout. *J Fish Biol.* 1996; 48:871-77.
2. Abrahams MV, Sutterlin A. The foraging and antipredator behaviour of growth-enhanced transgenic Atlantic salmon. *Anim Behav.* 1999; 58(5):933-42.
3. Alanänä A. The effect of temperature, dietary energy content and reward level on the demand feeding activity of Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquacul.* 1994; 126:349-59.
4. Brännäs E. y Eriksson T. Floating, switching, or nonswitching as different behaviours when Artic char (*Salvenus alpinus*) are visiting two feeding tanks. *Can J Fish Aquat Sci.* 1999, 56: 1068-77.
5. Bernardi G, Holbrook SJ, Schmitt RJ, Crane NL, DeMartini E. Species boundaries, populations and colour morphs in the coral reef three-spot damselfish (*Dascyllus trimaculatus*) species complex. *Proc R Soc Lond B Biol Sci.* 2002; 269(1491):599-605.
6. Boujard T, Leatherland JF. Circadian rhythms and feeding time in fishes. *Environ Biol Fish.* 1992; 35:109-31.
7. Browman HI, Gordon WC, Evans BI, O'Brien WJ. Correlation between histological and behavioural measures of visual acuity in a zooplanktivorous fish, the white crappie (*Pomoxis annularis*). *Brain Behav Evol.* 1990; 35(2):85-97.
8. Deban SM y Olson WM. Suction feeding by a tiny predatory tadpole. *Nature* 2002; 420: 41–2.
9. Emde vd, Schwarz S. Imaging of objects through active electrolocation in *Gnathonemus petersii*. *J Physiol Paris.* 2002, 96(5-6):431-44.
10. Ettinger RH, Staddon JE. Operant regulation of feeding: a static analysis. *Behav Neurosci.* 1983; 97(4):639-53.
11. Fletcher DJ. The physiological control of appetite in fish. *Comp Biochem Physiol.* 1994; 78A:617-8.
12. Freund JA, Schimansky-Geier L, Beisner B, Neiman A, Russell DF, *et al.* Behavioral stochastic resonance: how the noise from a *Daphnia* swarm enhances individual prey capture by juvenile paddlefish. *J Theor Biol.* 2002; 214(1):71-83.
13. Gómez-Laplaza LM, Morgan E. The influence of social rank in the angelfish, *Pterophyllum scalare*, on locomotor and feeding activities in a novel environment. *Lab Anim.* 2003, 37(2): 108-20.
14. Gregory TR y Wood CM. The effects of chronic plasma cortisol elevation on the feedings behaviour, growth, competitive ability, and swimming performance of juvenile rainbow trout. *Physiol Biochem Zool.* 1999a; 72(3): 286-95.
15. Gregory TR y Wood CM. Interactions between individual feeding behaviour, growth, and swimming performance in juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) fed different rations. *Can J Fish Aquat Sci.* 1999b, 56: 479-86.
16. Heller R. On optimal diet in a patchy environment. *Theor Popul Biol.* 1980; 17(2):201-14.
17. Holmes RA, Gibson RN. Visual cues determining prey selection by the trout, *Scophthalmius maximus* L. *J Fish Biol.* 1986; 29:49-58.

18. Ibrahim AA, Huntingford FA. Laboratory and field studies on diet choice in Threespind tickblacks, *Gasteropodus aculeatus* in relation to profitability and visual features of prey. *J Fish Biol.* 1989; 34:245-57.
19. Jobling M. *Fish Bioenergetics*. London, Chapman & Hall. 1994, 309 p.
20. Jorgensen EH, Baadvik BM, Eliansen R, Jobling M. Food acquisition and growth of juvenile atlantic salmon (*Salmo salar*) in relation to spatial distribution of food. 1996;143: 277-89.
21. Jorgensen EH, Jobling M. Feeding modes in Arctic Charr, *Salvelinus alpinus*. L.: The importance of bottom feeding for the maintenance of growth. *Aquacul.* 1990; 86:379-85.
22. Knights B. Feeding behaviour and fish culture. En: Cowey CB, Mackie AM, Bell JE (eds). *Nutrition and feeding in fish*, London, Academic Press, 1985; 223-41.
23. Kooi BW Hanegraaf PPF. Bi-trophic food chain dynamics with multiple component populations. *Bull Mathematic Biol.* 2001; 63: 271-99.
24. Le Bail PY, Boeuf G. What hormones may regulate food intake in fish? *Aquat Living Resour.* 1997;10: 371-79.
25. Markl H. Aggression and prey capture in piranhas (Serrasalminae, Characidae). *Z Tierpsychol* 1972; 30(2):190-216.
26. Milinski M, Curio E. Selection of strays from the group by predators during prey. *Z Tierpsychol.* 1975; 37(4):400-2.
27. Montgomery JC, McDonald F, Baker CF, Carton AG, Ling N. Sensory integration in the hydrodynamic world of rainbow trout. *Proc R Soc Lond B Biol Sci.* 2003, 270 Suppl 2:S195-7.
28. Moriarty DJW. The role of microorganisms in aquaculture ponds. *Aquacul.* 1997,151: 333-49.
29. Myers RD, McCaleb ML, Hughes KA. Is the noradrenergic "feeding circuit" in hypothalamus really an olfactory system? *Pharmacol Biochem Behav.* 1979; 10(6):923-27.
30. New JG. Multimodal integration in the feeding behaviors of predatory teleost fishes. *Brain Behav Evol.* 2002;59(4):177-89
31. Nilsson S, Holmgren S. Splanchnic nervous control of the stomach of the spiny dogfish, *Squalus acanthias*. *Comp Biochem Physiol C.* 1983; 76(2):271-76.
32. Pankhurst NW. Ocular morphology of the sweep *Scorpius lineolatus* and the spotty *Notolabrus celidotus* (Pisces: Teleostei) grown in low intensity light. *Brain Behav Evol* 1992; 39(2):116-23.
33. Pankhurst NW. Changes in plasma levels of gonadal steroids during spawning behaviour in territorial male demoiselles *Chromis dispilus* (Pisces: Pomacentridae) sampled underwater. *Gen Comp Endocrinol.* 1990; 79(2):215-25.
34. Pitcher TJ, Parrish JK. Teleost foraging: facts and theories. In: *Behaviour of teleost fishes*. London. TJ Pitcher editors. 1993: 253-84. 34
35. Power ME. Prey exchange between a stream and its forested watershed elevates predator densities in both habitats. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2001; 98(1):14-5.
36. Reeb SG. Can a minority of informed leaders determine the foraging movements of a fish shoal? *Anim Behav.* 2002; 59(2):403-9.
37. Salvanes AgV, Hart PJB. Individual variability in state-dependent feeding behaviour in three-spined sticklebacks. *Anim Behav.* 1998; 55(5):1349-59.
38. Saglio P, Trijasse S, Azam D. Behavioural effects of waterborne carbofuran in goldfish. *Arch Environ Contam Toxicol.* 1996; 31(2):232-38.
39. Sargent JR, Tacon AGJ. Development of farmed fish: a nutritionally necessary alternative of meat. *Proc Nutr Soc.* 1999; 58: 377-83.
40. Satoh S, Poe WE, Wilson RP. Effect of dietary n 3 fatty acids on weight gain and liver polar lipid fatty acid composition of fingerling channel catfish. *J Nutr.* 1989; 119(1):23-8.
41. Shand J, Chin SM, Harman AM, Moore S, Collin SP. Variability in the location of the retinal ganglion cell area centralis is correlated with ontogenetic changes in feeding behaviour in the black bream *Acanthopagrus butcheri* (Sparidae, Teleostei). *Brain Behav Evol.* 2000; 55:176-90.
42. Shaw EA, Richardson JS. Direct and indirect effects of sediment pulse and duration on stream invertebrate assemblages and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) growth and survival. *Can J Fish Aquat Sci.* 2001, 58: 2213-21.
43. Staddon JE y Hinson JM. Optimization: a result or a mechanism?. *Sci.* 1983; 221(4614):976 -7.
44. Stradmeyer LA. A behavioural method to test feeding responses of fish to pelleted diets. *Aquacul.* 1989; 79:303-10.

45. Stradmeyer LA, Metcalfe NB, Thorpe JE. Effect of food pellets shape and texture on the feeding response of juvenile Atlantic Salmon. *Aquacul.* 1988; 73:217-28.
46. Terpin KM, Spotila JR, Koons RR. Effect of photoperiod on the temperature tolerance of the blacknose dace *Rhinichthys atratulus*. *Comp Biochem Physiol A.* 1976; 53(3):241-44.
47. Uiblein F, Eberstaller M, Pockl M, Winkler H. Effects of differential prey mobility on the foraging behaviour of a cyprinid fish, *Vimba elongata*. *Ethol Ecol Evol.* 1992; 4:293-97.
48. Vuori KM, Joensuu I. Impact of forest drainage on the macroinvertebrates of a small boreal headwater stream: do buffer strips protect lotic biodiversity?. *Biol Conserv.* 1996, 77: 87-95.
49. Werner RA. Effects of permethrin on aquatic organisms in a freshwater stream in south-central Alaska. *J Econ Entomol.* 1992; 85(3):860-64.
50. Winberg S, Overli O, Lepage O. Suppression of aggression in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) by dietary L-tryptophan. *J Exp Biol.* 2001;204(Pt 22):3867-76
51. Wisenden BD. Olfactory assessment of predation risk in the aquatic environment. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 2000, 355(1401):1205-8.