



AgEcon SEARCH
RESEARCH IN AGRICULTURAL & APPLIED ECONOMICS

The World's Largest Open Access Agricultural & Applied Economics Digital Library

This document is discoverable and free to researchers across the globe due to the work of AgEcon Search.

Help ensure our sustainability.

Give to AgEcon Search

AgEcon Search

<http://ageconsearch.umn.edu>

aesearch@umn.edu

*Papers downloaded from **AgEcon Search** may be used for non-commercial purposes and personal study only. No other use, including posting to another Internet site, is permitted without permission from the copyright owner (not AgEcon Search), or as allowed under the provisions of Fair Use, U.S. Copyright Act, Title 17 U.S.C.*

Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua

UNAN-León

Escuela de Ciencias Agrarias y Veterinaria

Departamento de Acuícola

Carrera de Ingeniería Acuícola



Tesis para optar al título de Ingeniero Acuícola

Título

Fluctuación de los niveles de glucosa en sangre, hígado y músculo de tilapia *Oreochromis niloticus*, tras la ingesta de alimentos.

Presentado por

Br: Yessica Sorayda Castillo Arauz.

Br: Gabriela Elizabeth Domínguez Velásquez.

Tutores

MSc. Leonel Aguilar Fiallos.

Dr. Ariel José Aguilar.

Asesores

Lic. Katherinne del Rosario Osorio Urtecho.

MSc. Karen Palacios Sánchez.

León, julio, 2018

“A la libertad por la universidad”



Certificación

LEONEL AGUILAR FIALLOS Y ARIEL JOSÉ AGUILAR, Profesores del Departamento de Acuícola, Escuela de Ciencias Agrarias y Veterinaria de la Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua- León, (UNAN-León).

CERTIFICAN:

Que la presente memoria titulada ***“Fluctuación de los niveles de glucosa en sangre, hígado y músculo de tilapia *Oreochromis niloticus*, tras la ingesta de alimentos”***, presentada por las Brs. Yessica Sorayda Castillo Arauz y Gabriela Elizabeth Domínguez Velázquez para optar al grado de Ingeniero Acuícola por la Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua-León, ha sido realizada bajo nuestra dirección y que hallándose concluida autorizamos su presentación para que pueda ser juzgada por el tribunal correspondiente.

Y para que así conste y surta los efectos oportunos, firmamos el presente en León, a los 15 días del mes de julio de 2018.

Dr. Ariel José Aguilar

Msc. Leonel Aguilar Fiallos.



Financiación

La presente Tesis de grado ha sido realizada en el Laboratorio de Fisiología Animal, Departamento de Biología, Facultad de Ciencia y Tecnología de la Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua, bajo la dirección del Dr. Ariel José Aguilar y el Msc. Leonel Aguilar Fiallos. La investigación desarrollada en esta Tesis, ha sido subvencionada por los proyectos:

1. PRESANCA II-CSUCA a través del proyecto “Relación entre la regulación de la ingesta de alimento en Tilapias (*Oreochromis niloticus*) por factores metabólicos y neuroendocrinos y el estrés producido por factores ambientales” (código: C5) a cargo del Dr. Ariel José Aguilar.
2. CONICYT, Nicaragua a través del proyecto “Inducción a la reproducción del pargo lunarejo (*Lutjanus guttatus*) en condiciones de laboratorio” a cargo del Dr. Ariel José Aguilar.
3. Fundación LIDER, Amigos de la Tierra y ECODES a través del proyecto de la Unión Europea denominado "fortalecimiento al desarrollo económico de cooperativas y mipymes que participan en 7 cadenas de valor incluyentes, aplicando enfoques de sostenibilidad y adaptación al cambio climático y de igualdad de género de la producción agropecuaria y pesquera en las zonas vulnerables ante la sequía de las segovias y occidente del país".



Dedicatoria

Le dedico este trabajo investigativo:

Primeramente a **Dios**, por darme abundantes bendiciones.

A mis hijos Alisson y Roger García que son la mayor bendición que Dios me dio, ellos son mi inspiración para culminar cada logro propuesto.

A mi esposo José Luis García Arauz por su apoyo incondicional y todo el sacrificio en pro de mi desarrollo profesional.

A mis padres Donald Domínguez y Juana Velásquez por esfuerzo y sacrificio en mi formación moral espiritual y académica durante mis años de estudios preparatorios.

A mis suegros Luis García y María Auxiliadora Arauz porque sin su apoyo no hubiese sido posible culminar mi carrera y dicho trabajo investigativo.

Br. Gabriela Elizabeth Domínguez Velásquez



Dedicatoria

Dedico este trabajo investigativo a **Dios** nuestro padre celestial por haberme dado la vida, salud, sabiduría y fortaleza para culminar este camino sin someterme a los tropiezos que la vida me ha puesto.

A mis amados padres Alejandro Antonio Castillo Tobal y Zorayda Yadira Arauz Pérez por haberme brindado incondicionalmente su apoyo, por su amor, cariño, esfuerzo y sacrificio en pro a mi desarrollo espiritual, moral y profesional preparándome para el futuro.

A mis queridos hermanos Daniel Alejandro Castillo Arauz y Maryuri Elena Castillo Arauz por todo su apoyo, amor y cariño para salir adelante.

A mi sobrino Heytan Josué Martínez Castillo esperando siga mis pasos.

¡A mis familiares y amigos!

Br. Yessica Sorayda Castillo Arauz



Agradecimiento

Primeramente damos gracias a Dios por regalarnos aliento de vida cada día, por la fuerza que nos dio y nos sigue dando para poder llegar a culminar esta etapa de nuestras vidas y por las abundante bendiciones.

Le agradecemos al Dr. Ariel José Aguilar Director del departamento de la carrera Ingeniería Acuícola por habernos dado la confianza y la oportunidad de trabajar dicho tema de tesis, por habernos brindado su apoyo y asesoramiento en la parte de trabajo que se realizó en el Laboratorio de Fisiología Animal por su ayuda y atención en todo momento, por sus palabras de ánimo, su optimismo, por transmitirnos sus conocimientos y consejos tanto para la vida laboral como enseñanza para la vida diaria.

También le agradecemos a nuestro tutor MSc. Leonel Aguilar, por su apoyo y asesoramiento durante el desarrollo de nuestro trabajo práctico, por transmitirnos sus conocimientos, donarnos los peces para realizar la presente investigación y brindarnos alojamiento en las instalaciones de su granja de cultivo de tilapia Quinta Yolanda, en la cual fuimos muy bien atendidos.

De igual manera agradecemos a la licenciada Katherine Osorio Urtecho y MSc. Karen Palacios por su apoyo, las orientaciones, el seguimiento y la supervisión, como también por los consejos y conocimientos brindado durante el trabajo realizado en el laboratorio.

Gracias también a nuestros compañeros y maestros, que nos apoyaron y nos permitieron entrar en su vida durante estos cinco años de convivir dentro y fuera del salón de clase.

Y por último pero no menos importante a nuestros padres, hermanos, familiares y amigos que nos acompañaron en este proceso de forma incondicional, comprendiéndonos, apoyándonos, alentándonos a seguir adelante en los buenos y malos momentos.

¡A todos muchísimas Gracias!



Abreviaturas

ADN	Acido Desoxirribonucleico.
ADP	Adenosín disfosfato.
ANOVA	Análisis de Varianza.
ARN	Ácido ribonucleico.
ATP	Adenisin trifosfato.
CO ₂	Dióxido de carbono.
DHAP	Dihidroxiacetona fosfato.
E.E.M	Error Estándar de la Media.
FAD	Dinucleótido de flavina y adenina.
FADH	Dinucleótido de flavina y adenina.
FAO	Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura.
F6P	Fructosa 6 fosfato.
G3P	Gliceraldehído 3 fosfato.
G6P	Glucosa 6 fosfatasa.
GOD	Oxidación de glucosa.
Gr	Gramos.
GTP	Guanosín trifosfato.
H ₂ O	Agua.
H ₂ O ₂	Peróxido de hidrógeno.
HCL	Cloruro de hidrógeno.
KHCO ₃	Bicarbonato de potasio.
Km	Kilómetros.
Log	Logaritmo.
mg/l	Miligramos sobre litros.
Min	Minutos.
ml	Mililitros.
μl	Microlitros.
Mts	Metros.
N	Número total de datos.
NAD+	Nicotinamida Adenina Dinucleótido.



NADH	Dinucleotido de Nicotinamida y adenina.
NADPH	Nicotinamida Adenina Dinucleotido fosfatada.
Nm	Nanómetros.
° C	Grados centígrados.
O ₂	Oxígeno disuelto.
OH	Hidróxido.
PCA	Acido perclórico.
PDH	Piruvato deshidrogenas.
PEP	Fosfoenolpiruvato.
pH	El pH se define como el logaritmo negativo de la base 10 de la Actividad de los iones de hidrógenos.
Rpm	Revoluciones por minutos.
Seg	Segundos.
UDP-glucosa	Uridina difosfato glucosa.



Índice

Certificación	I
Financiación	II
Dedicatoria	III
Agradecimiento	V
Abreviaturas	VI
Índice	VIII
Lista de tablas	X
Lista de figuras	XI
Abstract	XII
Resumen	XIII
1. Introducción	3
2. Objetivos	6
Objetivo General	6
Objetivos específicos	6
1. Literatura revisada	8
3.1 Biología de la tilapia <i>Oreochromis niloticus</i>	8
3.1.1. Descripción Taxonómica.	9
3.1.2. Ciclo biológico de la tilapia.	10
3.2. Fisiología digestiva de peces	10
3.2.1. Alimentación.	10
3.2.2. Sistema digestivo de las tilapias.	11
3.2.3. Digestión, absorción y utilización de los alimentos.	14
3.2.3.1 Digestión en peces.	14
3.3. Fases del metabolismo	16
3.3.1. Proteínas.	16
3.3.2. Lípidos.	17
3.3.3. Carbohidratos.	18
3.3.3.1. Clasificación de los carbohidratos.	18
3.3.3.2. Metabolismos de carbohidratos.	20
3.3.3.2.1 Glucólisis.	20
3.3.3.2.2 Ciclo del ácido tricarboxílico.	21
3.3.3.2.3 Pentosa fosfato.	21
3.3.4. Gluconeogénesis.	21
3.3.5. Metabolismo de glucógeno.	22



Relación de las fluctuaciones de los niveles de glucosa en sangre, hígado y músculo de la tilapia *Oreochromis niloticus* tras la ingesta de alimentos

3.3.5.1 Glucogénesis. _____	22
3.3.5.2 Glucogenólisis. _____	23
3.4. Técnicas de Análisis. _____	23
3.4.1. Técnica de espectrofotometría. _____	23
3.4.1.2 Curva de calibración. _____	24
3.5. Determinación de glucosa. _____	25
4. Materiales y Métodos _____	27
4.1. Animales en estudio _____	27
4.2. Metodología experimental _____	27
4.2.1. Diseño experimental. _____	27
4.2.2. Metodología experimental previo a la toma de muestras. _____	28
4.2.2.1. Procedimiento individual de toma de muestra _____	29
4.2.2.2. Preparación de las muestras de los diferentes tejidos. _____	30
4.2.2.3. Análisis de las muestras. _____	30
4.3. Análisis de datos _____	31
5. Resultados _____	33
5.1. Niveles de glucosa en plasma tras ingesta de alimento en tilapias <i>Oreochromis niloticus</i> _____	33
5.2. Niveles de glucosa en hígado tras ingesta de alimento en tilapias <i>Oreochromis niloticus</i> _____	34
5.3. Niveles de glucosa en músculo tras ingesta de alimento en tilapias <i>Oreochromis niloticus</i> _____	35
5.4. Correlación de los niveles de glucosa entre sangre, hígado y músculo tras la ingesta de alimento. _____	¡Error! Marcador no definido.
6. Discusión _____	37
6.1. Caracterización preliminar del estudio _____	37
6.2. Comportamiento de las fluctuaciones de los niveles de glucosa _	38
6.2.1. Sangre _____	38
6.2.2. Hígado _____	39
6.2.3. Músculo _____	40
6.3. Relación del comportamiento de las concentraciones de glucosa en hígado y músculo _____	¡Error! Marcador no definido.
7. Conclusión _____	42
8. Recomendaciones _____	45
9. Referencias bibliográficas _____	47



Lista de tablas

Nº		Nº
Tabla		Pág.
Nº 1	Taxonomía de la tilapia <i>Oreochromis niloticus</i>	8
Nº 2	Toma de muestras de cada tilapia <i>Oreochromis niloticus</i> en cada uno de los tanques experimentales en el tiempo.	30
Nº 3	Correlación de los niveles de glucosa en sangre, hígado y músculo tras ingesta de alimento.	38



Lista de figuras

Nº Figura		Nº Pág.
Nº 1	Morfología interna de la tilapia.	12
Nº 2	Los 5 elementos principales para realizar la medición de absorción y transmitancia de una disolución.	25
Nº 3	Principio de la reacción de Glucosa.	26
Nº 4	Dispositivos experimentales usados durante el trabajo de investigación.	30
Nº 5	Proceso de toma de muestra de sangre, hígado y músculo.	31
Nº 6	Preparación de muestras de sangre, hígado y músculo.	32
Nº 7	Microplaca y espectrofotómetro para el análisis de las muestras.	32
Nº 8	Pasos para el análisis de las muestras de sangre, hígado y músculo.	33
Nº 9	Niveles de glucosa en sangre tras ingesta de alimento en tilapias <i>Oreochromis niloticus</i> .	35
Nº 10	Niveles de glucosa en hígado tras ingesta de alimento en tilapias <i>Oreochromis niloticus</i> .	36
Nº 11	Niveles de glucosa muscular tras ingesta de alimento en tilapias <i>Oreochromis niloticus</i> .	37



Abstract

The aim of this research was to determine the dynamics of blood glucose concentration, liver and muscle of tilapia (*Oreochromis niloticus*), after food intake. The MSc. Leonel Aguilar Fiallos donated the tilapias. The experiment was performed at the Quinta Yolanda fish farm owned by the MSc. Aguilar located in Comarca Los Ranchos, Department of León, Nicaragua, Km 83 Highway to Managua, Motel La Gloria 400 meters to the east, 400 meters to the south. The organisms were kept in a concrete tank of 25 m³ until reaching an average weight of 90 ± 10gr. Subsequently, the tilapias were moved randomly to experimental tanks of 120 liters. A battery of 4 tanks was placed (1 control and 3 treatments of 2, 4 and 6 hours each), N = 10. Prior to the experiment, the tilapia were anesthetized, blood samples were taken, they were sacrificed and liver and muscle samples were taken. Subsequently, the samples were transferred to the Animal Physiology Laboratory for analysis. The results show that: in blood, glucose levels increase significantly at three hours, at six hours increases with respect to the group of three hours and prevails until nine hours. In muscle, the increase was observed at six hours and remained until nine hours. In liver, no significant differences were observed throughout the study period.

Key word: Glucose, food intake, *Oreochromis niloticus*



Resumen

El objetivo de esta investigación consistió en determinar la dinámica de la concentración de glucosa en sangre, hígado y músculo de tilapias (*Oreochromis niloticus*), tras la ingesta de alimento. Las tilapias fueron donadas por el MSc. Leonel Aguilar Fiallos. El experimento se llevó a cabo en la granja piscícola Quinta Yolanda propiedad del MSc. Aguilar ubicada en la Comarca Los Ranchos, Departamento de León, Nicaragua, Km 83 Carretera a Managua, del Motel La Gloria 400 mts al este, 400 mts al sur. Los organismos se mantuvieron en un estanque de concreto de 25 m³ hasta alcanzar un peso promedio de 90 ± 10gr. Posteriormente, las tilapias se trasladaron aleatoriamente a tanques experimentales de 120 lts. Se ubicó una batería de 4 tanques (1 control y 3 tratamientos de 2, 4 y 6 horas c/u), N=10. Previo al experimento, las tilapias se anestesiaron, se extrajeron muestras de sangre, se sacrificaron y se tomaron muestras de hígado y músculo. Posteriormente, las muestras se trasladaron al laboratorio de fisiología animal para su análisis. Los resultados muestran que: en sangre, los niveles de glucosa incrementan significativamente a las tres horas, a las seis horas incrementa con respecto al grupo de tres horas y prevalece hasta las nueve horas. En músculo, el incremento se observó a las seis horas y se mantuvo hasta las nueve horas. En hígado no se observaron diferencias significativas en todo el periodo de estudio.

Palabras Claves: Glucosa, Alimentación, *Oreochromis niloticus*.



1. Introducción



1. Introducción

En Nicaragua la tilapia fue introducida a finales de los años 50. La tilapia nilótica (*Oreochromis niloticus*) es un pez originario del continente africano y es la especie de pez mayormente cultivada en Nicaragua, mientras que *Oreochromis aureus* solamente ocupa el 5% restante (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura [FAO], 2005-2017). La tilapia nilótica representa una alternativa atractiva para el aprovechamiento de los recursos acuáticos y para producir proteína de pescado a bajo costo, perfilándose entre una de las perspectivas de mayor interés para la seguridad alimentaria y nutricional en nuestro país.

Para el éxito de la actividad piscícola, un factor muy importante que hay que tener en cuenta es la nutrición de los peces (Patel y Yakupituyage, 2003). El crecimiento de los organismos acuáticos en cautiverio está influenciado por las raciones alimenticias. Estas deben satisfacer los requerimientos nutricionales de la especie de cultivo (García, 2004). El equilibrio entre la proteína bruta/energía digestible (PB/ED) en la alimentación es primordial para obtener un mejor crecimiento, desarrollo, eficiencia alimenticia y una composición química adecuada (baja en grasa) del filete. La relación PB/ED en raciones completas para tilapias varía de 95 a 123mg PB/Kcal ED. Cuando la relación es baja hay una deposición excesiva de grasa en las vísceras y se reduce el rendimiento del filete, mientras que cuando es alta, los peces utilizan la proteína como fuente de energía y se deteriora el crecimiento y la conversión alimenticia (Llanes, Toledo, Fernández y Lazo, 2006).

El metabolismo oxidativo de las proteínas, lípidos y carbohidratos son los que proporcionan energía para el sustento de los procesos fisiológicos, crecimiento y reproducción (Llanes et al., 2006). La glucosa juega un papel clave como fuente de energía debido a que en presencia de oxígeno se cataboliza por las vías metabólicas de la glucólisis, el ciclo de Krebs y por la ruta de la pentosa fosfato. El exceso de glucosa es almacenado en forma de glucógeno mediante la glucogénesis o transformado en lípido por la lipogénesis. En condiciones de ayuno o estrés las necesidades de glucosa son compensadas por la degradación de glucógeno a glucosa mediante la glucogenólisis (Vásquez,



Relación de las fluctuaciones de los niveles de glucosa en sangre, hígado y músculo de la tilapia *Oreochromis niloticus* tras la ingesta de alimentos

2004). En el hígado se dan los procesos de síntesis y degradación de glucógeno para suministrar glucosa a la sangre y satisfacer las necesidades globales del organismo.



2. Objetivos



2. Objetivos

Objetivo General

1. Establecer la dinámica de las fluctuaciones de los niveles de glucosa en sangre, hígado y músculo de *Oreochromis niloticus*, tras la ingesta de alimento.

Objetivos específicos

1. Determinar las fluctuaciones de los niveles de glucosa en sangre de tilapia (*O. niloticus*), tras la ingesta de alimento.
2. Mostrar las fluctuaciones de los niveles de glucosa en hígado de tilapia (*O. niloticus*), tras la ingesta de alimento.
3. evaluar las fluctuaciones de los niveles de glucosa en músculo de tilapia (*O. niloticus*), tras la ingesta de alimento.



3. Literatura revisada



1. Literatura revisada

3.1 Biología de la tilapia *Oreochromis niloticus*

La tilapia es un pez de agua dulce perteneciente a la familia Cichlidae, provenientes de África (El Sayer, 2006). La tilapia del Nilo (*Oreochromis niloticus*) en comparación con otros peces, posee extraordinarias cualidades para el cultivo, es un pez de fácil manejo, tolera altos rangos de temperatura, su reproducción y crecimiento es rápido, madura a temprana edad, tiene periodos cortos de reproducción, su resistencia y capacidad de adaptación a las diferentes densidad de cultivo y la aceptabilidad de gran variedad de alimentos naturales y artificiales hacen a esta especie apta para la piscicultura (Baltazar, 2007; Cantor, 2007).

La calidad del agua es muy importante para el desarrollo, crecimiento y reproducción de los peces en cultivo, la misma está determinada por sus propiedades físico-químicas (Bianca, 2009). Los parámetros de mayor cuidado en el cultivo son oxígeno, temperatura y pH (Pickering, 1981). Para el cultivo de *Oreochromis niloticus* se requieren niveles de oxígeno de 4-5mg/l (FAO, 2003). Las bajas concentraciones de oxígeno tienen influencia sobre el consumo de alimento y la digestión, lo cual afecta negativamente el crecimiento (Sagarpa, 2012). Los valores recomendables de temperatura para la tilapia del Nilo son de 28 a 32°C (Saavedra, 2006). Los niveles de pH óptimo varían entre 6.5 a 9.0 (Nicovita, 2003). Baltazar y Palomino, (2004) afirman que valores de pH ≥ 4 y ≤ 11 causan letargia, falta de apetito, bajo y lento crecimiento.



3.1.1. Descripción Taxonómica.

Tabla 1. Taxonomía de *Oreochromis niloticus*. Tomado de Trewavas, (1983).

Reino	Animalia
Phylum:	<i>Vertebrata</i>
Sub Phylum:	<i>Cranehuata</i>
Súper Clase:	<i>Gnostomata</i>
Serie:	<i>Piscis</i>
Clase:	<i>Teleostomi</i>
Sub Clase:	<i>Actinopterygii</i>
Orden:	<i>Perciformes</i>
Sub Orden:	<i>Percoidei</i>
Familia:	<i>Cichlidae</i>
Género:	<i>Oreochromis</i>
Especie:	<i>O. niloticus</i>



3.1.2. Ciclo biológico de la tilapia.

El ciclo biológico de la tilapia inicia a partir del apareamiento de los reproductores, el macho construye el nido donde la hembra coloca los huevos, el macho los fecunda esparciendo el esperma por encima de ellos. Luego la hembra recoge los huevos en su boca donde los encuba por un periodo de 3 a 5 días (Saavedra, 2006).

El ciclo de vida de esta especie comprende cuatro etapas, la primera consiste en el desarrollo embrionario. Cuando se lleva a cabo la fecundación, a medida que avanza la división celular, las células comienzan a envolver el vitelo hasta rodearlo completamente, dejando en un extremo una abertura que más tarde se cierra. Posteriormente, una vez formada la mayor parte del organismo, el embrión comienza a girar dentro del espacio peri-vitelino. Ese movimiento giratorio y los demás movimientos se hacen más enérgicos antes de la eclosión. El embrión contiene algunas enzimas que actúan sobre la membrana del huevo y la disuelven desde adentro, permitiendo romperla y salir fácilmente (Cantor, 2007). En la segunda etapa, las larvas poseen un saco vitelino en el vientre de donde se alimentan los primeros días de nacidos. Esta etapa dura alrededor de 3 a 5 días (Saavedra, 2003; Poot, Novelo y Hernández, 2009). La tercera etapa (alevín), inicia cuando se ha absorbido el saco vitelino y la cría es capaz de nadar libremente en el agua, ingerir alimentos por su boca e independizarse de la hembra, la cual alcanza una talla de 1 a 5 cm de longitud (Meyer y Meyer, 2007). La cuarta etapa de juvenil-adulto lleva un periodo de 3.5 meses donde el pez alcanza una talla de entre 10 y 18 cm y un peso de 70 a 100 gr. (Poot et al., 2009).

3.2. Fisiología digestiva de peces

3.2.1. Alimentación.

La producción acuícola se basa en un proceso que implica el crecimiento y la supervivencia de los organismos acuáticos durante un determinado período de tiempo. Un requerimiento necesario es brindarles a los peces una alimentación y nutrición que satisfaga los requerimientos específicos de nutrientes los cuales



Relación de las fluctuaciones de los niveles de glucosa en sangre, hígado y músculo de la tilapia *Oreochromis niloticus* tras la ingesta de alimentos

se emplean para distintas necesidades: obtener energía, crecimiento, generación de reservas y reproducción (FAO, 1989). La Tilapia es un organismo omnívoro, y su requerimiento y tipo de alimento varía con la edad. Las horas recomendables para darle de alimentar es cuando la temperatura ambiental está en sus niveles máximos (Llanes et al., 2006), debido a que los niveles de secreción digestiva y acidez aumentan con altas temperaturas en el tracto digestivo (Sincoagro, 2009). La alimentación de la tilapia inicia en la boca y continúa en el esófago y el estómago. La ingestión ocurre durante el día y la digestión principalmente durante la noche (Trewavas, 1983).

Los nutrientes se encuentran formando parte de moléculas más complejas que constituyen los alimentos. Para que los nutrientes puedan ser utilizados los alimentos deben ser transformados en moléculas sencillas asimilables por los animales. Este proceso básico se realiza en el aparato digestivo (Boticario y Cascales, 2012).

3.2.2. Sistema digestivo de las tilapias.

El sistema digestivo de las tilapias es muy importante, ya que por medio de él se obtiene la energía para los diversos procesos metabólicos y funciones básicas (Furné, 2008). El aparato digestivo consta de boca, faringe, esófago, estómago e intestino que termina en orificio anal, los peces carecen de glándulas salivales pero constan de glándulas asociadas; hígado y páncreas (Vásquez, 2004; Zamora y Rubio, 2009; Branson, 2000). Estos órganos se encuentran íntimamente ligados con el sistema respiratorio debido a que las branquias participan en el proceso de captación de alimentos (Díaz, Hernández, Torres y Puzo, 2009).

En la Cavidad bucal se encuentran los dientes y una lengua inmóvil, tiene forma de embudo abierto hacia atrás, la faringe provista lateralmente de un enrejado (las espinas branquiales) que comunican con las cámaras branquiales que actúan como filtro dejando pasar el agua y reteniendo al mismo tiempo el alimento, el cual es canalizado hacia el estómago por medio de la cavidad bucal. La tilapia posee una boca pequeña con una serie de dientes faríngeos que se utilizan para quebrar los alimentos en partículas más pequeñas, previo a la digestión (Díaz et al., 2009).



El esófago es un pasaje muscular entre la boca y el estómago, normalmente permanece fuertemente ocluido para evitar la excesiva ingestión de agua (Vásquez, 2004). El epitelio del esófago es ciliado y rico en células mucosas que sirven como lubricante para el transporte del alimento ingerido (Díaz et al., 2009; Branson, 2000; Zamora y Rubio, 2009). Algunos peces pueden regurgitar el alimento no deseado, dada la presencia de musculatura estriada en el esófago.

El estómago en peces con hábitos alimenticios omnívoros tiene forma de saco, es donde se almacena y prepara el alimento, previo a la absorción en el intestino (Branson, 2000). Los peces omnívoros y herbívoros presentan una baja capacidad volumétrica por ello realizan varias ingestiones de pequeñas cantidades de alimento al día (Zamora y Rubio, 2009). La porción posterior del estómago presenta un epitelio columnar con células secretoras de mucus, de ácido clorhídrico y de pepsina (pH entre 2 y 5). Un ejemplo similar es la cachama, pez de hábito omnívoro que presenta un estómago en forma de saco en U y se encuentra en la región anterior de la cavidad abdominal, posterior al esófago, relacionado antero-dorsalmente con el hígado, dorsalmente con el bazo y la vejiga natatoria y caudalmente con las asas intestinales. La región dorso-lateral está cubierto por los ciegos pilóricos. Internamente está organizado en tres regiones: cardial, fúndica y pilórica. Histológicamente tiene una estructura similar a la del estómago de los mamíferos con cuatro capas: mucosa, sub-mucosa, muscular y serosa (Vásquez, 2004). Alrededor del estómago hay una serie de estructuras que conforman los ciegos pilóricos, los que se hallan rodeados generalmente por tejido adiposo blanco, salvo en situaciones de ayuno. La función que cumplen los ciegos pilóricos es absorbente y de neutralización de acidez, creando mayor espacio adicional para la digestión (Mancini, 2002).

En el intestino se da la digestión final de carbohidratos, lípidos y proteínas. Existe una relación directa entre la longitud del intestino y los hábitos alimenticios del pez, la relación longitud del intestino-longitud del cuerpo es en herbívoros de 2,2 a 4,5, y en omnívoros de 1,2 a 4,7. Además, aquí se da la actividad digestiva, al presentarse la digestión luminal y membranosa. La digestión luminal se da por el efecto combinado del jugo pancreático con



Relación de las fluctuaciones de los niveles de glucosa en sangre, hígado y músculo de la tilapia *Oreochromis niloticus* tras la ingesta de alimentos

enzimas proteolíticas (tripsina), sacarolítica (amilasa, maltasa, invertasa y lactasa), lipolíticas (lipasa) y la bilis procedente del hígado que es generalmente voluminosa en la vesícula biliar. La digestión membranosa se manifiesta en los enterocitos. Las enzimas desdoblan las grasas, proteínas y azúcares que luego de atravesar la pared intestinal son llevados al hígado por medio de la sangre.

El hígado es blando, de color pardo rojizo y muy voluminoso, cumple una función importante ya que interviene en distintos procesos del metabolismo y al mismo tiempo produce bilis (constituida por ácidos biliares y alcohol biliar) la cual participa en la absorción y digestión de las grasas y aceites (Branson, 2000).

La posición del páncreas se va a definir según la especie, Normalmente se encuentra formando glóbulos de tejido pancreático difusos rodeando mesenterio de los ciegos pilóricos como en el salmónidos, o dispersos en el hígado formando hepatopáncreas, normalmente alrededor de la portohepática como en la carpa o incluso en el tejido sub-capsular del bazo (Branson, 2000; Zamora y Rubio, 2009).

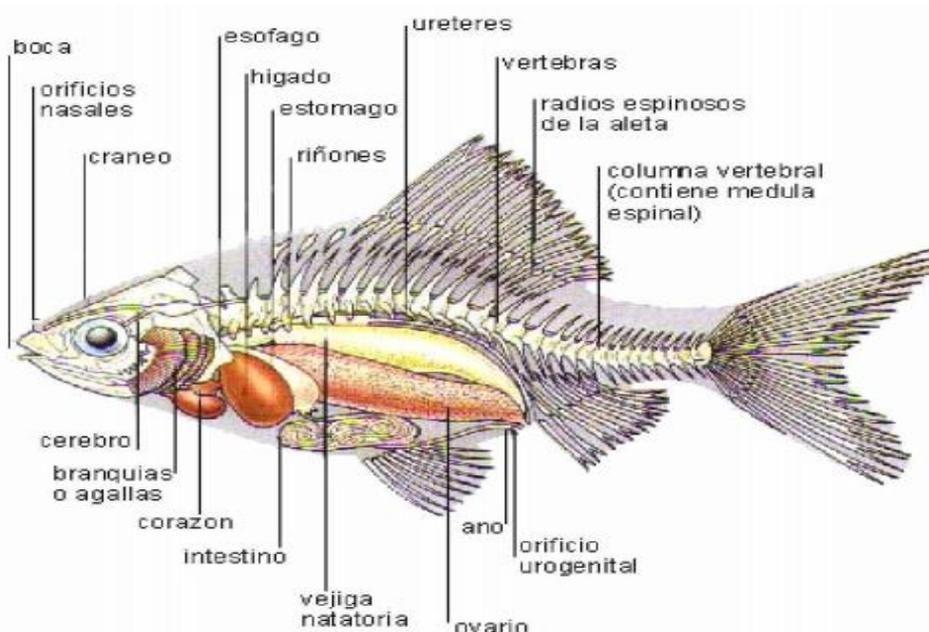


Figura 1. Morfología interna de la tilapia (Cantor, 2007).



3.2.3. Digestión, absorción y utilización de los alimentos.

3.2.3.1 Digestión en peces.

La nutrición animal incluye los procesos como la ingesta del alimento, la digestión, la absorción y el metabolismo de nutrientes y finalmente la excreción de los desechos (Conde Sieira, 2010). La digestión es el proceso de transformación de los nutrientes consumidos por el organismo en sustancias más sencillas y fáciles de absorber, se lleva a cabo mediante la participación de varias enzimas y la reducción mecánica del tamaño de las partículas por trituración por medio de los dientes, la solubilización de enzimas y la emulsificación de lípidos y culmina en la eliminación de lo no ingerido en forma de heces. La absorción incluye los diferentes procesos que permiten que los iones y moléculas pasen a través de las membranas del tracto intestinal hacia el torrente circulatorio para ser metabolizadas por el animal (Lovell, 1998).

El aparato digestivo es el encargado de que el alimento ingerido sea transformado a subunidades estructurales básicas, apropiadas a los mecanismos de transporte desde el tracto digestivo al medio interno, lo cual depende del sistema enzimático del pez (Hidalgo y Alliot, 1987).

Los procesos físicos comienzan una vez que el alimento pasa del estómago al intestino donde los músculos de las paredes gástrica e intestinales mezclan el bolo alimenticio con la secreción de ácidos y jugos digestivos (Furné, 2008). Todas las superficies del tracto digestivo se encuentran recubiertas por una membrana mucosa que las protege y lubrica para facilitar el paso del alimento. El desplazamiento del bolo alimenticio a lo largo del tubo digestivo es acompañado por ondas peristálticas producidas por contracciones, las cuales son voluntarias en la parte anterior del tracto (presencia de músculos esqueléticos en las paredes del mismo) e involuntarias en el resto del tracto (presencia de músculo liso) (Vásquez, 2004).

Los peces que cuentan con estómago presentan células que secretan ácido clorhídrico (HCl) por medio de las células oxintopépticas (Norris, Norris y Windell, 1973; Noaillac Depeyre y Gas, 1978). Estas células son productoras de ácido clorhídrico y pepsinógeno, sustancias químicas que en combinación



Relación de las fluctuaciones de los niveles de glucosa en sangre, hígado y músculo de la tilapia *Oreochromis niloticus* tras la ingesta de alimentos

son efectivas para desdoblar enormes moléculas proteínicas (Vásquez, 2004). Con la presencia del alimento en el estómago se da la secreción de ácido la cual está sometida a control nervioso y hormonal (Wendelaar Bonga, 1993). Maier y Tullis (1984) estudiaron las variaciones de pH en el estómago de *Oreochromis mossambica* (tilapia de Mozambique) observando que el pH del fluido gástrico varía entre 1,1 y 3,8 después de la comida.

La secreción del HCl efectúa una importante desnaturalización y digestión preliminar de las grandes cadenas de proteínas, lípidos e hidratos de carbono, que se degradan a estructuras más simples, sobre todo en aminoácidos libres o cadenas de pequeños péptidos, glucosa y ácidos grasos y glicerol para su absorción. Además, facilita la actuación de enzimas gástricas tales como pepsinas y lipasa (Furné, 2008).

Las lipasas descomponen los triglicéridos en diglicéridos, monoglicéridos, glicerol y ácidos grasos libres, compuestos más simples para su absorción en el tracto intestinal (Vásquez, 2004).

Las carbohidrasas están presentes en el intestino y jugo pancreático de los peces y tienen la función de hidrolizar carbohidratos específicos. En tilapia, por ejemplo, la actividad de la amilasa es responsable de la hidrólisis del almidón y está distribuida a lo largo del tracto gastrointestinal. La amilasa tiene mayor actividad en peces herbívoros y omnívoros que en peces carnívoros debido a que estos secretan apenas suficiente para digerir una pequeña cantidad de carbohidratos lo que explica la reducida digestibilidad o aprovechamiento del almidón y de la dextrina conforme aumenta su concentración en las dietas (Hidalgo, Urea y Sanz, 1999). El pH óptimo para la actividad alfa-amilásica se sitúa entre 7 y 8 en peces de agua dulce (Kuzmina y Nevalenny, 1983; Hidalgo y Alliot, 1987).

Otras carbohidrasas encontradas en el tracto intestinal de los peces herbívoros, omnívoros y carnívoros son: glucosidasas, maltasas, sacarasas, lactasas, y celobiasas. La actividad de celulasa, enzima que hidroliza la celulosa y hemicelulosa, cuando se ha encontrado presente, está asociada a la microflora intestinal compuesta por aerobios y anaerobios facultativos, como en el caso



Relación de las fluctuaciones de los niveles de glucosa en sangre, hígado y músculo de la tilapia *Oreochromis niloticus* tras la ingesta de alimentos

del panaque (*Liposarcus sp*) (Nelson, Wubah, Whitmer, Johnson y Stewart, 1999).

3.3. Fases del metabolismo

Los macronutrientes más importantes para la nutrición de los peces son proteínas, lípidos y carbohidratos. Los requerimientos varían de una especie a otra (Furné, 2008; Llanes et al., 2006). Los nutrientes consumidos por los peces, después de ser digeridos en el estómago e intestino, son absorbidos a través de las paredes del intestino hacia el torrente circulatorio en la forma de moléculas simples (Vásquez, 2004). Esas moléculas circulan en el cuerpo y son tomadas por diferentes tejidos en donde son objeto de muchas reacciones químicas enzimáticas, consecutivas y ordenadas, mediante las cuales se degradan o sintetizan las biomoléculas del organismo. Este proceso es llamado metabolismo (Voet y Voet, 2006). En el metabolismo funcionan dos etapas; catabolismo y anabolismo.

- Catabolismo: incluye todos los procesos del metabolismo que degradan o descomponen las moléculas orgánicas, con producción de energía.
- Anabolismo: es el proceso de síntesis o formación de moléculas orgánicas. Este proceso implica el consumo de energía.

Vías o rutas metabólicas: una vía metabólica es una ruta que sigue el metabolismo de forma ordenada, consiste en un conjunto de reacciones coordinadas en donde el primer compuesto pasa por diferentes reacciones hasta dar un producto final (Boticario y Cascales, 2012; Voet y Voet, 2006).

3.3.1. Proteínas.

Las proteínas son macromoléculas complejas que desempeñan múltiples funciones, son compuestos altamente polimerizados formados por aminoácidos (Pertierra y Teji3n, 2006). Las proteínas son componentes fundamentales en los tejidos animales y, adem3s, son requeridas para el mantenimiento de las funciones vitales como renovaci3n de tejidos, reproducci3n y crecimiento (Chang, 2002; Rodwell y Kennelly, 2004).



Las proteínas son nutrientes esenciales para el desarrollo y crecimiento de los peces. Generalmente los hábitos alimenticios de cada especie determinan la cantidad y calidad de proteínas que cada especie requiere, los peces carnívoros requiriendo mayor cantidad y calidad que los omnívoros y herbívoros. También a medida que los peces van creciendo necesitan diferentes porcentajes de proteína. Los porcentajes en estadios de precría deben ser de 46%, en crecimiento 40%, para engorda de 28-32% y en etapa de reproducción de 35% (Baltazar y Palomino, 2004). La calidad y fuente de la proteína, la edad del pez y el tipo y el contenido de energía de las dietas son factores que se deben tomar en cuenta para proporcionar el porcentaje de proteína adecuado a cada especie de pez. Para la tilapia del Nilo, por ejemplo, requiere 45-50% de proteína en edad larval, 35-40% edad de alevín, 30-35% para los menores a 10-25 g, 28-30% para engorde (>25,0 g) y para reproductores se requiere entre 40-45% de proteína con la finalidad de obtener mayor porcentaje de desove, supervivencia y posterior crecimiento. Para mayor asimilación de las proteínas se requiere una temperatura de por lo menos 25°C para esta especie de origen tropical (FAO, 2016).

3.3.2. Lípidos.

Los lípidos son compuestos orgánicos conformados por carbono hidrógeno y oxígeno, aunque en algunos casos pueden contener átomos de fósforo nitrógeno y azufre (Mayes y Botham, 2004). Los lípidos son biomoléculas insolubles en agua, se disuelven más fácilmente en solventes orgánicos como el éter, cloroformo y acetona (Lehninger, 1979).

Los peces requieren lípidos en la dieta, los cuales son utilizados como fuentes de energía, así como también ácidos grasos esenciales. Fisiológicamente los ácidos grasos libres constituyen la principal fuente de combustible aerobio para el metabolismo energético del músculo de algunos peces (Watanabe, 1988). Los lípidos en las dietas de *Oreochromis niloticus* son una fuente importante de energía metabólica (ATP) y, además, son una fuente de ácidos grasos esenciales. En cultivos de tilapias se recomienda utilizar niveles de 0.5 a 1 % de omega 3 y un 1% de omega 6 (Cantor, 2007).



Relación de las fluctuaciones de los niveles de glucosa en sangre, hígado y músculo de la tilapia *Oreochromis niloticus* tras la ingesta de alimentos

Los lípidos en el alimento de la tilapia logran proveer hasta 2.25 veces más energía que las proteínas. La relación proteína-grasa es esencial para las dietas, un exceso de grasa en el alimento contamina el agua y un nivel insuficiente afecta el crecimiento de los organismos. Para niveles de 40% de proteína se recomiendan niveles de grasa de 6-8%, con 35% de proteína el nivel de grasa debe de ser 4.5 - 6% y con niveles de 25 a 30% lo recomendable es 3 -3.5% de grasa (Nicovita, 2003).

3.3.3. Carbohidratos.

Los carbohidratos, también denominados hidratos de carbono, glúcidos, o sacáridos, están constituidos por carbono, hidrógeno y oxígeno (Alemany, 1986). Son solubles en agua y se clasifican de acuerdo con la cantidad de carbonos y por el grupo funcional aldehído o cetona (Lehninger, 1979).

3.3.3.1. Clasificación de los carbohidratos.

Por la complejidad de su estructura los glúcidos se clasifican en: Monosacáridos, Disacáridos, Polisacáridos.

1. **Monosacáridos** o azúcares simples son polihidroaldehydos y polihidroicetonas, cuyo esqueleto es una cadena carbonada lineal de 3 a 8 átomos de carbono que contiene un grupo carbonilo en el extremo (aldehído) denominados aldosas o bien en el átomo inmediatamente contiguo (cetona) llamados cetosas. Además, los monosacáridos contienen 1 hidroxilo (-OH) sobre el resto de los átomos de carbono. También se suele incluir el número de carbonos en la nomenclatura usando los prefijos tri, tetro, pento, y hexo (Mayes y Bender, 2004).
2. **Disacáridos** son moléculas que constan de dos subunidades de monosacárido unidas por un enlace O-glicosídico. Los disacáridos importantes son la sacarosa, la lactosa y la maltosa. La sacarosa está constituida por la unión de una molécula de glucosa y otra de fructosa, realizada entre dos carbonos anoméricos. La lactosa consta de una molécula de galactosa α unida por su carbono anomérico la posición 4 de una glucosa. La maltosa es el azúcar que se obtiene de la hidrólisis



enzimática del almidón, habitualmente llevado a cabo por el enzima maltasa (Lehninger, 1979, Lehninger, 2009).

3. **Polisacáridos** son compuestos de gran peso molecular, formados por un gran número de unidades de monosacáridos, combinadas para dar una molécula grande o polímero, los polisacáridos importantes a base de unidades de glucosa son almidón, glucógeno y celulosa (Solomon, Berg y Martin, 2013). El almidón es la forma más generalizada, aunque no la única, de reserva energética en vegetales, se almacena en forma de gránulos o de tubérculos. El glucógeno es el polisacárido de reserva de los tejidos animales. La celulosa es un componente importante de las estructuras de soporte de las plantas (Lehninger, 1979).

Los hidratos de carbono se incluyen en los alimentos para proporcionar una fuente barata de energía y para mejorar las propiedades de unión de pellets. Según Lovell (1998), aunque los carbohidratos son una importante fuente de energía y son parte de un gran número de metabolitos intermediarios en el organismo de los peces tales como la glucosa sanguínea, nucleótidos, glucoproteínas, etc., no son considerados nutrientes esenciales. De otro lado, a la fecha no ha sido determinado con exactitud cuáles son las exigencias cuantitativas y cualitativas de carbohidratos solubles para peces aunque se ha demostrado que su ausencia en la dieta reduce significativamente la ganancia de peso diario como consecuencia directa de una hipotrofia muscular (reducción del tamaño celular hasta en un 50%) y no por una hipoplasia (reducción del número de células) (Wilson, 1994; Vásquez, 2004). De acuerdo con Tacon (1987), parte de las dificultades para establecer el nivel de exigencias de carbohidratos tiene que ver con el hecho de que los peces pueden sintetizar, vía gluconeogénesis, lo que necesiten, básicamente a partir de substratos no carbohidratos a través del catabolismo de proteínas y lípidos. A pesar de las dificultades para establecer dichos requerimientos dietéticos, no existe duda que dentro del organismo realizan funciones biológicas vitales. La glucosa por ejemplo, producto final de la digestión de los carbohidratos, actúa como la principal fuente energética para el tejido nervioso como el cerebro y también como intermediario metabólico en la síntesis de muchos compuestos biológicamente importantes tales como los ácidos nucleicos, ADN y ARN y los



Relación de las fluctuaciones de los niveles de glucosa en sangre, hígado y músculo de la tilapia *Oreochromis niloticus* tras la ingesta de alimentos

mucopolisacáridos de las secreciones mucosas. Según los estudios realizados por Washburn et al., (1992) en trucha arco iris, el cerebro tiene una mayor tasa de utilización de glucosa. Cuando los peces presentan niveles bajos de glucógeno cerebral se hacen hipoglucémicos provocándoles convulsiones y hasta la muerte (Leibson, 1973).

Por otro lado, si los carbohidratos no están presentes en la dieta, las proteínas en general y los diferentes metabolitos intermediarios en la síntesis de compuestos vitales para el organismo, son catabolizados para producir energía retrasando el crecimiento (Shiau, 1997). Desde el punto de vista del aprovechamiento de la proteína, se ha observado que la adición de los carbohidratos en las dietas puede contribuir para aumentar la eficiencia de su uso y, así mismo, disminuir la excreción de nitrógeno producto del catabolismo de aminoácidos. Consecuentemente, desde la perspectiva ambiental, su uso adecuado en las dietas contribuye a minimizar el impacto negativo por reducción de la contaminación (desechos nitrogenados) del agua devuelta al sistema (Grisdalle y Helland, 1997).

3.3.3.2. Metabolismos de carbohidratos.

Una de las vías de generación de energía en el metabolismo de los carbohidratos es la glucólisis la cual se encuentra presente en todos los organismo incluyendo los peces, consiste en la conversión de una molécula de glucosa en 2 moléculas de piruvato (Cowey y Walton 1989; Espinoza, 2012). El glucógeno, una forma de almacenamiento de glucosa en los vertebrados, se sintetiza por glucogénesis cuando la concentración de glucosa es alta y se degrada por glucogenólisis cuando el aporte de glucosa es insuficiente (Enes et al. 2009). La glucosa también puede sintetizarse a partir de precursores distintos de los carbohidratos por medio de reacciones denominadas gluconeogénesis (Campbell y Peters, 2007; Tacon, 1987).

3.3.3.2.1 Glucólisis.

La glucólisis es la principal vía para el metabolismo de la glucosa (Espinoza, 2012). Implica un conjunto de reacciones enzimáticas que convierten una



Relación de las fluctuaciones de los niveles de glucosa en sangre, hígado y músculo de la tilapia *Oreochromis niloticus* tras la ingesta de alimentos

molécula de glucosa (6C) en 2 moléculas de piruvato (3C). Se ganan 2 ATP y 2 parejas de electrones (2 NADH) (Sobrino y Goberna, 1986).

3.3.3.2 Ciclo del ácido tricarboxílico.

En condiciones aeróbicas, el piruvato procedente de la glucólisis es convertido en acetil-CoA por acción del piruvato deshidrogenasa (PDH). El acetil-CoA es el sustrato entrante para el ciclo del ácido tricarboxílico o ciclo de Krebs el cual es parte de la vía catabólica que realiza la oxidación de glúcidos, ácidos grasos y aminoácidos hasta producir CO₂, liberando energía en forma utilizable (ATP). (Campbell y Peters, 2007). Citrato sintasa es la enzima encargada de introducir el acetil-CoA al ciclo de Krebs, condensándolo con el oxalacetato para generar citrato. De manera esencial, los 2 carbonos del acetil-CoA son liberados como CO₂, mientras que el compuesto de 6 carbonos formado a comienzos del ciclo es oxidado con la liberación de 3 NADH, 1 FADH, y 1 GTP por el acetil-CoA que entra en el ciclo. Los cofactores reducidos ceden sus electrones a la cadena de transporte electrónico localizada en la membrana interna mitocondrial. Luego se establece un gradiente eléctrico y de protones entre la matriz mitocondrial y la membrana interna mitocondrial. Gracias al gradiente electroquímico y la actividad de una ATPasa se genera ATP.

3.3.3.3 Pentosa fosfato.

Este proceso enzimático está diseñado para satisfacer las necesidades celulares de NADPH, el cual es empleado en la síntesis reductora de ácidos grasos, esteroides, colesterol y nucleótidos. La vía inicia a nivel de glucosa 6-fosfato para generar el número correspondiente de NADPH y ribosa 5-fosfato. La ribosa 5-fosfato, es utilizada por la célula para la síntesis de ARN, ADN, ATP, NADH, FAD y coenzima A (Furné, 2008). Además de su papel reductor en la biosíntesis de moléculas, el NADPH proporciona protección celular frente a radicales libres.

3.3.4. Gluconeogénesis.

La gluconeogénesis es la síntesis de glucosa a partir de sustratos no glucocídicos, estos precursores provienen de la utilización de varios aminoácidos, lactato, piruvato, glicerol y cualquiera de los intermediarios del



Relación de las fluctuaciones de los niveles de glucosa en sangre, hígado y músculo de la tilapia *Oreochromis niloticus* tras la ingesta de alimentos

ciclo de los ácidos tricarboxílicos (Pérez-Mendoza, Ita-Pérez, y Díaz-Muñoz, 2012; Melo, Ruiz y Cuamatzi, 2007; Espinoza, 2012; Zorzano, 1986). Entre comidas se mantienen concentraciones sanguíneas adecuadas de glucosa por medio de la hidrólisis del glucógeno hepático, cuando este se agota (p. ej., por un ayuno prolongado, por ejercicio vigoroso o recuperación del ejercicio muscular), la vía de la gluconeogénesis proporciona glucosa al organismo (Tacon, 1987).

La conversión de lactato a glucosa sucede en el ciclo de Cori donde se da la circulación del lactato entre el músculo y el hígado. Después de transferir el lactato al hígado, se reconvierte en piruvato a través de la deshidrogenasa de lactato y luego en glucosa por gluconeogénesis.

El glicerol, un producto de la lipólisis en el tejido adiposo, se transporta al hígado por la sangre y luego se convierte en glicerol-3-fosfato por medio de la cinasa de glicerol. La oxidación del glicerol-3-fosfato para formar DHAP ocurre cuando la concentración citoplásmica de NAD⁺ es relativamente elevada.

La hidrólisis o ruptura de la estructura normal de las proteínas en el músculo producen aminoácidos y, por lo tanto, los aminoácidos glucogénicos dan lugar a intermediarios de la síntesis de glucosa, ya sea piruvato o intermediarios del ciclo de Krebs como ∞ -cetoglutarato u oxalacetato. Cuando el músculo en ejercicio produce cantidades grandes de piruvato, parte de estas moléculas se convierten en alanina por medio de una reacción de transaminación con participación del glutamato. Después de su transporte al hígado, la alanina se reconvierte en piruvato y luego en glucosa (Lehninger, 1979).

3.3.5. Metabolismo de glucógeno.

3.3.5.1 Glucogénesis.

La glucogénesis es el proceso metabólico por el cual se forma el glucógeno; el cual es un polisacárido formado por la unión de glucosas mediante enlace glucosídico de tipo alfa 1,4 en su porción lineal y de tipo alfa 1,6 en los puntos de ramificación (Cardellá, et al., 2007; Melo et al., 2007). La síntesis de glucógeno ocurre después de la alimentación, cuando la concentración de glucosa sanguínea se eleva. Al igual que en mamíferos, en peces la



Relación de las fluctuaciones de los niveles de glucosa en sangre, hígado y músculo de la tilapia *Oreochromis niloticus* tras la ingesta de alimentos

glucogénesis ocurre en la mayoría de los tejidos, pero es especialmente relevante en el hígado y en el músculo (Enes et al. 2009; Hemre et al. 2002).

La función del glucógeno hepático es la de proveer glucosa a la sangre en períodos inter-alimentarios y la del glucógeno muscular es aportar glucosa para la obtención de energía en el propio músculo durante el ejercicio físico (Boticario y Cascales, 2012).

3.3.5.2 Glucogenólisis.

La Glucogenólisis consiste en la remoción de un monómero de glucosa de un glucógeno mediante fosforólisis para producir glucosa-1-fosfato, que después se convertirá en glucosa 6 fosfato (Campbell y Peters, 2007). La degradación de glucógeno, se activa en el hígado en respuesta a una demanda de glucosa en la sangre (Hidalgo y Alliot, 1987).

La glucosa-1-fosfato, principal producto de la glucogenólisis, es desviada a la glucólisis en las células musculares con el propósito de generar energía para la contracción muscular. En los hepatocitos la glucosa-1-fosfato se convierte en glucosa, por medio de la fosfoglucomutasa y de la glucosa-6-fosfatasa, y se libera en la sangre (Campbell y Peters, 2007).

3.4. Técnicas de Análisis.

3.4.1. Técnica de espectrofotometría.

La espectrofotometría es un método de análisis muy usado que permite determinar la concentración de un compuesto en solución, se basa en la medición de la cantidad de energía radiante absorbida por las moléculas de una muestra en función de las longitudes de onda, de acuerdo a la (ley de Bouguer-Lambert-Beer) (Díaz, et al., 2004). Cada componente de una solución tiene un patrón de absorción de luz característico cuyo rango es desde 400-700 nm. Comparando la longitud de onda y la intensidad del máximo de absorción de luz de una muestra versus soluciones standard, es posible determinar la identidad y la concentración de componentes disueltos en la muestra (Galicia, Rosas, García y Arrieta, 2011).



Relación de las fluctuaciones de los niveles de glucosa en sangre, hígado y músculo de la tilapia *Oreochromis niloticus* tras la ingesta de alimentos

La absorción ocurre durante la excitación de los electrones y la emisión cuando estos regresan a un estado estable. Las transiciones originan la aparición de líneas espectrales, estas líneas forman los espectros atómicos. Cada elemento químico tiene su espectro característico. En dependencia del tipo de transición que se haya producido pueden clasificarse en espectros de emisión o de absorción (Jiménez, 2005)

Para realizar la medición de absorción y transmitancia de una disolución se emplea un espectrofotómetro UV – Vis, en el que se puede seleccionar la longitud de onda de la luz que pasa por una solución y medir la cantidad de luz absorbida por la misma (Díaz, et al., 2004), el espectrofotómetro está compuesto por cinco elementos principales:

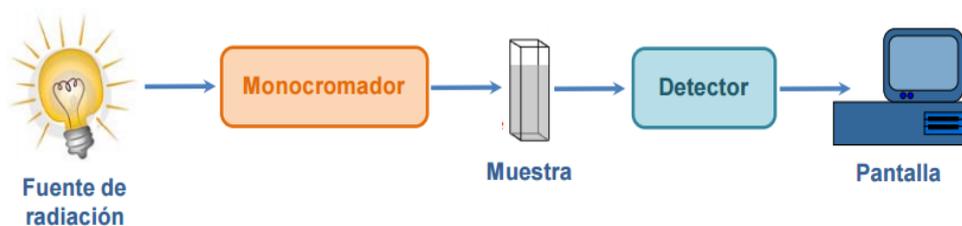


Figura 2. Los 5 elementos principales para realizar la medición de absorción y transmitancia de una disolución (Paz y Pint, 2002).

3.4.1.2 Curva de calibración.

Denominamos espectro de una sustancia a la representación de absorbancia (A) en función de longitud de onda (λ). Para hacer las determinaciones cuantitativas se elige, en general, la longitud de onda correspondiente a un máximo, pues el error de medición es mínimo y la sensibilidad máxima. Para verificar el cumplimiento de la ley de Beer, se debe realizar la curva de calibración; A en función de concentración (C), para lo cual se preparan soluciones de la sustancia con concentraciones conocidas y se mide la absorbancia a la longitud de onda elegida.

La curva de calibración es una gráfica en línea recta que relaciona la concentración de al menos cinco soluciones estándar de las concentraciones conocidas del analito, con la absorbancia de cada uno de ellos a la longitud de onda máxima (λ_{max}) (Harris, 2012), para construir la curva de calibración se



Relación de las fluctuaciones de los niveles de glucosa en sangre, hígado y músculo de la tilapia *Oreochromis niloticus* tras la ingesta de alimentos

utilizan soluciones que contienen concentraciones conocidas de analito, llamadas disoluciones patrón o estándar, las cuales se preparan de forma independiente a partir de una o varias soluciones madre (Dosal y Villanueva, 2008), la cantidad de puntos depende de la utilidad que se le vaya a dar a la recta de calibración, la verificación del comportamiento de un analito mediante una curva de calibración requiere de un mínimo de cinco puntos para un intervalo de confianza del 95%.

3.5. Determinación de glucosa.

La glucosa se determina después de la oxidación enzimática en presencia de glucosa oxidasa. El peróxido de hidrógeno formado reacciona bajo la catálisis de peroxidasa con fenol y 4-aminofenazona formando un complejo rojo-violeta usando la quinoneimina como indicador (Barham y Trinder, 1972).

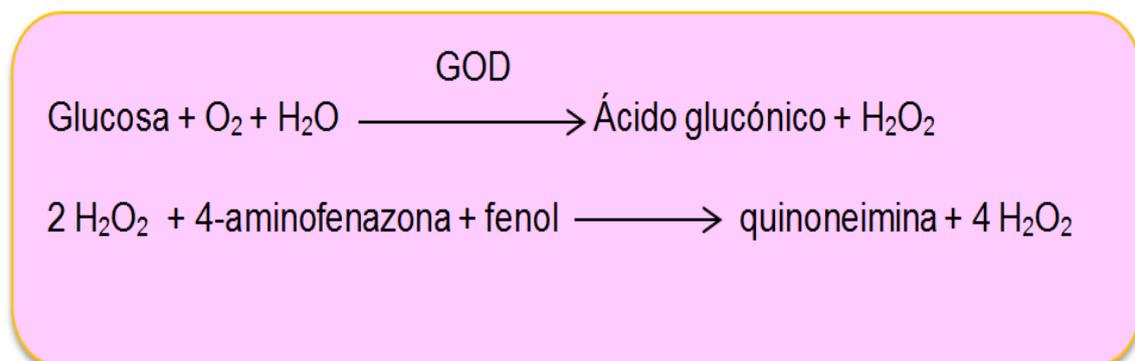


Figura 3. Principio de la reacción de Glucosa.
Fuente: Teuscher y Richterich, (1971); Barham y Trinder, (1972).



4- Materiales y Métodos



4. Materiales y Métodos

4.1. Animales en estudio

Para el experimento se utilizaron tilapias del Nilo (*Oreochromis niloticus*) de sexos revertido de 90 ± 10 gr de peso, los cuales fueron donadas por el MSc. Leonel Aguilar Fiallos. El experimento se llevó a cabo en la granja piscícola Quinta Yolanda propiedad del MSc. Aguilar ubicada en la Comarca Los Ranchos, Departamento de León, Nicaragua, Km 83 Carretera a Managua, del Motel La Gloria 400mts al este, 400mts al sur. Latitud: $12^{\circ} 21'46.45''$ Norte; Longitud: $86^{\circ} 49'58.33''$ Oeste.

4.2. Metodología experimental

4.2.1. Diseño experimental.

Los organismos se mantuvieron en un estanque de concreto de 25 m^3 por varias semanas hasta alcanzar un peso promedio de 90 gr. Para la realización del experimento las tilapias se trasladaron aleatoriamente a tinas circulares de plástico de 120lts a las que llamamos tanques experimentales. El diseño consistió en ubicar una batería de 4 tanques (1 control y 3 tratamientos de 3, 6 y 9 horas c/u), todos los tanques tenían una densidad de 10 peces. Se mantuvieron por tres días hasta lograr la aclimatación (peces comen normal) con aireación permanente mediante sistema de difusión de aire, se les monitoreo diariamente los valores de oxígeno disuelto, temperatura y pH. La materia orgánica se controló mediante sifoneo.

A todos los peces se les alimentó hasta la saciedad, hasta 48 horas antes del experimento, con alimento comercial denominado Biocamaronina (composición aproximada de: 25% de proteína cruda, 6% de carbohidratos, 25% de grasa cruda y 15% de cenizas).



Relación de las fluctuaciones de los niveles de glucosa en sangre, hígado y músculo de la tilapia *Oreochromis niloticus* tras la ingesta de alimentos



Figura 4. Dispositivo experimental usado durante el trabajo de investigación.

4.2.2. Metodología experimental previa a la toma de muestras.

Primeramente, se capturaron las tilapias *Oreochromis niloticus* del grupo control (peces en ayuno), se anestesiaron con MS-222 y se tomaron las muestras de sangre, hígado y músculo. Simultáneamente se procedió a alimentar a los peces del resto de tanques experimentales. Posteriormente, a las 3, 6 y 9 horas se extrajeron los peces de los respectivos tanques experimentales siguiendo el mismo procedimiento aplicado al grupo control.

Tabla 2. Procedimiento de toma de muestras de tilapia *Oreochromis niloticus* en cada uno de los tanques experimentales, en el tiempo.

Hora	Tanque experimental	Toma de muestras
00:00	Tanque Control	Sangre, Hígado y músculo
03:00	Tanque 1	Sangre, Hígado y músculo
06:00	Tanque 2	Sangre, Hígado y músculo
09:00	Tanque 3	Sangre, Hígado y músculo



4.2.2.1. Procedimiento individual de toma de muestra

Se rotularon viales eppendorf de 1.5ml con lo siguiente: el número del pez, la hora de toma de muestra, tratamiento y tipo de muestra (sangre, hígado o músculo).

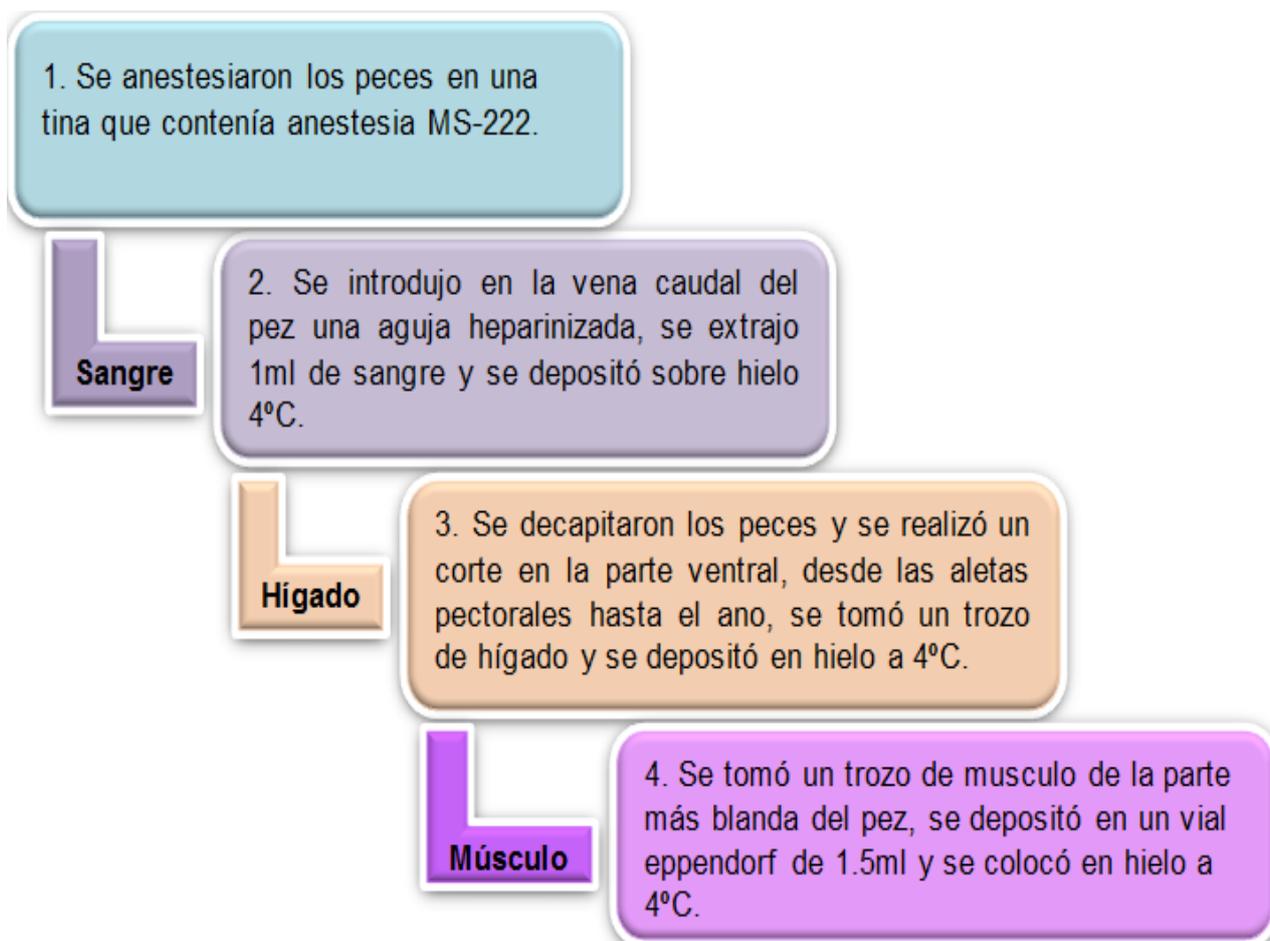


Figura 5: Proceso de toma de muestra de sangre, hígado y músculo.



4.2.2.2. Preparación de las muestras de los diferentes tejidos.

Muestras de Sangre	Muestras de Hígado y Músculo
<p>Las muestras se colocaron en la microcentrifuga FISHER SCIENTFIC, modelo (accuSpin Micro 17) a 8,000 rpm durante 10 min para precipitar cuerpos celulares.</p> <p>Se tomó el sobrenadante, se desproteinizó con ácido perclórico 0.6 N (PCA) y neutralizó con bicarbonato de potasio (KHCO_3) 1 N.</p> <p>Posteriormente, las muestras se homogenizaron en el vortex FISHER SCIENTFIC modelo 945404 por unos 3-5 seg. y se centrifugaron a 13000 rpm durante 4 min para la precipitación de las proteínas.</p> <p>Finalmente se tomó el sobrenadante para su respectivo análisis.</p>	<p>Se tomó un trozo de la muestra, se maceró, se colocó en un vial eppendorf, se pesó y agregó PCA 0.6 N.</p> <p>Se homogenizaron con el sonicador UP200H en el medio PCA, tras la sonicación se añadió bicarbonato de potasio (KHCO_3) 1 N para neutralizar el pH.</p> <p>Se centrifugaron a 13000 rpm durante 4 min y se tomó el sobrenadante para su respectivo análisis.</p>

Figura 6. Preparación de muestras de sangre, hígado y músculo.

4.2.2.3. Análisis de las muestras.

En todo el experimento los niveles de glucosa libre se determinaron enzimáticamente utilizando un kit comercial (Spinreact, España) adaptado al formato de microplacas.

En cada ensayo experimental las muestras siempre se analizaron en paralelo con la curva de calibración dentro de la microplacas; a partir de la cual se extrapolaron los valores de concentraciones.



Figura 7. Microplaca y espectrofotómetro para el análisis de las muestras.

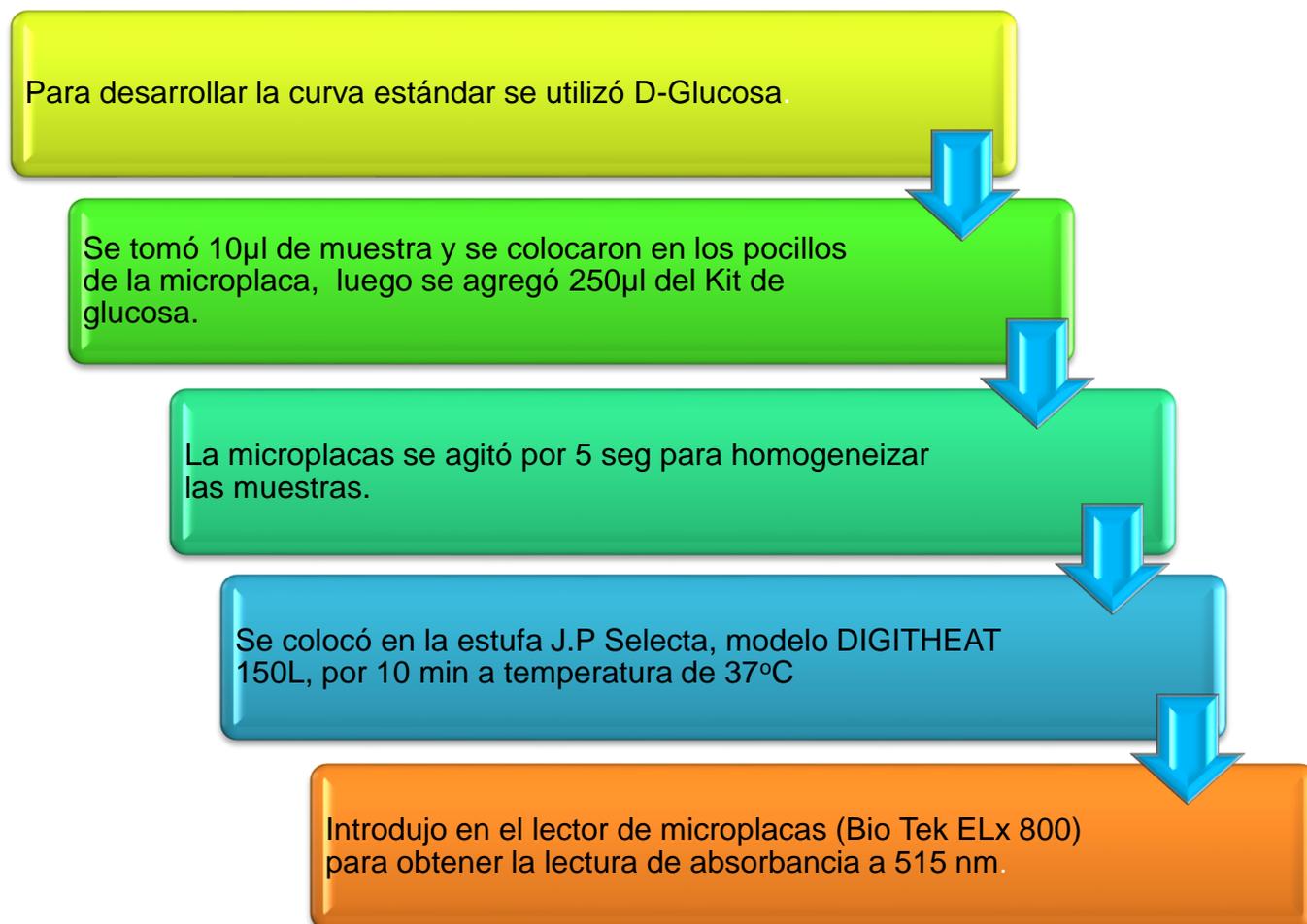


Figura 8. Pasos para el análisis de las muestras de sangre, hígado y músculo.

4.3. Análisis de datos

Los datos obtenidos durante la realización del experimento se muestran como la media \pm E.E.M de cada grupo y las diferencias entre ellos se evaluaron mediante un ANOVA de una vía. Tras los análisis de varianza se realizó el test de comparaciones múltiples de Student Newman Keuls. En todos los casos el nivel de significación se estableció con un valor de $P < 0.05$. Previo a estas pruebas estadísticas, se analizaron los datos mediante una prueba de normalidad (Shapiro -Wilks) y de homogeneidad de varianzas (prueba C de Cochran).



5- Resultados



5. Resultados

5.1. Niveles de glucosa en plasma tras ingesta de alimento en tilapias *Oreochromis niloticus*

La figura 9 muestra que los niveles de glucosa en sangre incrementan significativamente a las 3 horas, se continúa hasta a las 6 horas y partir de ahí permanece constante hasta el final del experimento.

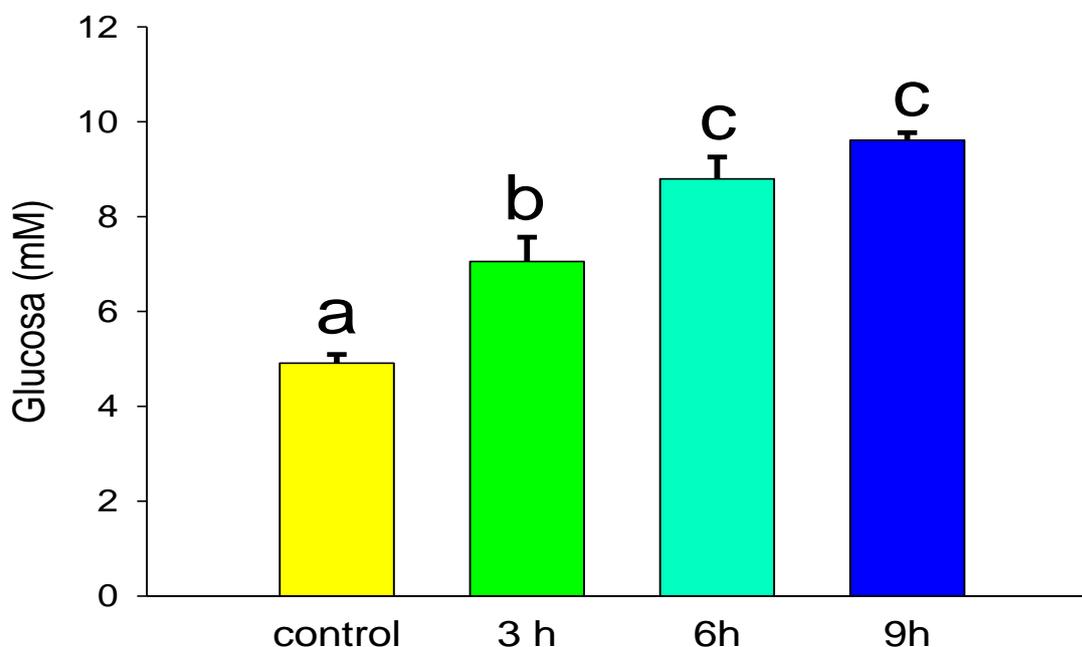


Figura 9. Niveles de glucosa en sangre tras ingesta de alimento en tilapias *Oreochromis niloticus*. Cada valor se corresponde a la media \pm EEM, N=10. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre grupos.



5.2. Niveles de glucosa en hígado tras ingesta de alimento en tilapias *Oreochromis niloticus*

La figura 10 muestra un decrecimiento de las concentraciones de glucosa en hígado tras la ingesta de alimento a las 3 y 6 horas, que luego retorna al nivel del grupo control al final del experimento.

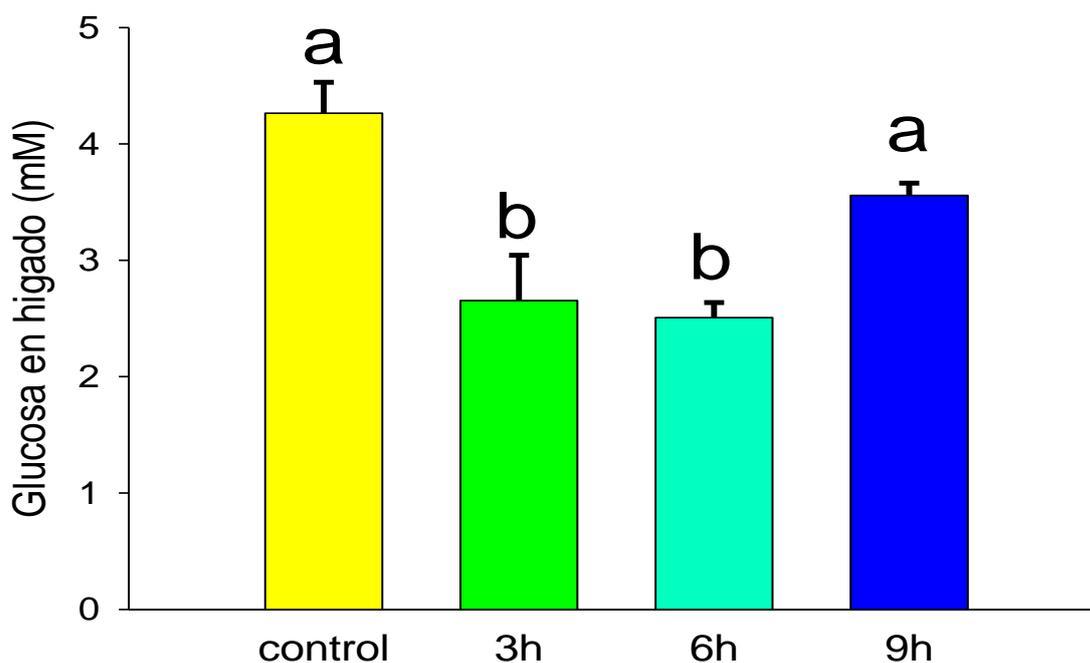


Figura 10. Niveles de glucosa en hígado tras ingesta de alimento en tilapias *Oreochromis niloticus*. Cada valor se corresponde a la media \pm EEM, N=10. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre grupos.



5.3. Niveles de glucosa en músculo tras ingesta de alimento en tilapias *Oreochromis niloticus*

En la figura 11 se observa que el nivel de glucosa muscular muestra un incremento significativo hasta las 6 horas tras la ingesta de alimento, la cual permanece hasta el final del experimento.

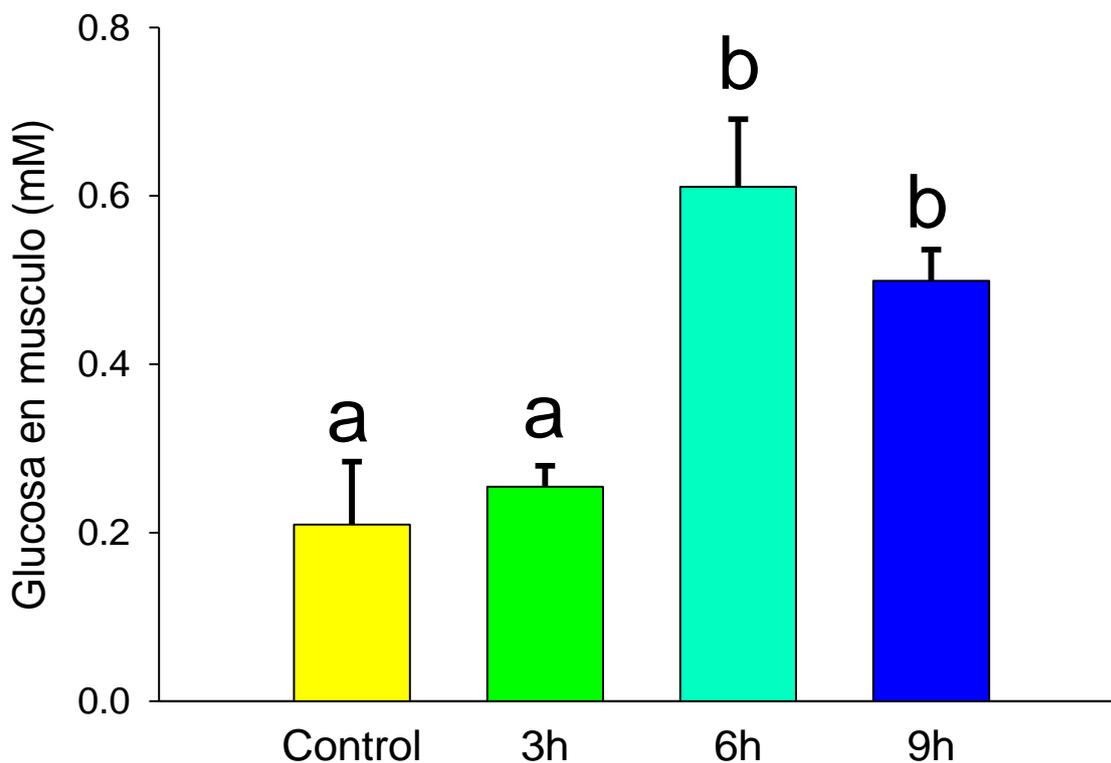


Figura 11. Niveles de glucosa muscular tras ingesta de alimento en tilapias *Oreochromis niloticus*. Cada valor se corresponde a la media \pm EEM, N=10. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre grupos.



6. Discusión



6. Discusión

6.1. Caracterización preliminar del estudio

Tilapia es el nombre común con el cual se conocen a diversas especies de los géneros *Oreochromis*. Este género es de gran importancia para la seguridad alimentaria y nutricional de las personas, por su carne de buen sabor y muy nutritiva, su rápido crecimiento, fácil manejo y aceptación en el mercado, la cual la ha ubicado como una de las especie más cultivadas en el mundo (Baltazar, 2007).

Estudios recientes proveen evidencias que el intestino anterior de tilapia genéticamente mejorada (GIFT) ejerce un papel importante en la regulación de la homeostasis de la glucosa (John-Yun et al., 2017), de manera similar a lo observado en mamíferos y peces carnívoros (Blasco et al. 2001; Polakof et al., 2010). La captura de glucosa y su paso a través del intestino es mediada por el cotransportador sodio-glucosa 1 (sglt1) presente en el borde de la membrana de los enterocitos y por el transportador de glucosa 2 (Glut2) que propicia la difusión facilitada de la membrana basolateral a la sangre (Drai et al., 1990; John-Yun et al., 2017). Sin embargo, la característica funcional de los peces teleósteos determina que, en general, son intolerantes a la glucosa, rasgo atribuido a la fuerte resistencia periférica a los efectos glucostáticos de la insulina. Estudios realizados utilizando técnicas de transferencia de Western con anticuerpos policlonales, así como el análisis Northern para el ARNm, muestran que los tejidos de tilapia carecen de GLUT4, el transportador de glucosa sensible a la insulina y responsable del efecto hipoglucémico de la insulina en los mamíferos. Por consiguiente, la ausencia de GLUT4 en los tejidos periféricos explica por qué la tilapia es considerada intolerante a la glucosa. Sin embargo, para realizar el proceso de la homeostasis de la glucosa, la tilapia presenta una distribución tisular muy limitada del transportador de glucosa independiente de insulina, GLUT1, de manera similar al mecanismo del transporte basal de glucosa en células de mamíferos (Wright et al., 1998, 2000).



Relación de las fluctuaciones de los niveles de glucosa en sangre, hígado y músculo de la tilapia *Oreochromis niloticus* tras la ingesta de alimentos

En ese contexto, el experimento se diseñó para obtener evidencias, bajo nuestras condiciones experimentales, sobre la dinámica fluctuante de las concentraciones de glucosa en sangre, hígado y músculo, en un periodo de 9 horas tras la ingesta de alimento.

6.2. Comportamiento de las fluctuaciones de los niveles de glucosa

6.2.1. Sangre

De manera análoga, cuando los peces son privados de alimento disminuyen los niveles de glucosa en la sangre (Blasco et al., 1996), mientras que tras la ingesta de alimento los niveles de glucosa tienden a incrementar en el torrente sanguíneo (John-Yun et al. 2017; Polakof et al., 2008a, b). Asimismo, similar a lo observado en mamíferos, el intestino de los peces ejerce un papel fundamental en la captura de glucosa (Anderson, 1974; Polakof et al., 2010). Se ha observado que la hiperglucemia inducida por una carga de glucosa, provoca un aumento en la captación de glucosa libre a través del intestino (Blasco et al. 2001) debido a que la absorción de este metabolito, en este tejido, es mucho más alta que en cualquier otro tejido, exceptuando el cerebro (Blasco et al., 1996, 2001).

Recientes estudios en tilapia, muestran variación en los niveles de expresión de ARNm de los genes responsables del transporte de glucosa en la ruta intestino-sangre, tras la ingesta de alimento (John-Yun et al. 2017). Bajo ese contexto, nuestros resultados coinciden con lo encontrado por John-Yun et al. (2017) dado que, en nuestro experimento, los niveles de glucosa plasmática presentan tendencia creciente con incremento significativo de la concentración a las 3 y 6 horas tras ingesta, permaneciendo la concentración hasta las 9 horas de final del experimento. Por consiguiente, este comportamiento puede ser debido a un probable incremento de los niveles de expresión de ARNm de *splt1* y *glut2*, que se sabe, que incrementan bruscamente durante 1-3 horas post ingesta. Es más, el incremento de los niveles de glucosa plasmática podría también estar siendo mediado por la capacidad del intestino de tilapia de expresar ARNm de enzimas responsables del desarrollo de la actividad gluconeogénica (John-Yun et al., 2017).



Relación de las fluctuaciones de los niveles de glucosa en sangre, hígado y músculo de la tilapia *Oreochromis niloticus* tras la ingesta de alimentos

Lo dicho hasta aquí supone que, el hallazgo de que la concentración de glucosa presenta una marcada tendencia de incrementar significativamente a las 3 y 6 horas tras la ingesta de alimento, no es sorprendente, puesto que se sabe, que entre 1-3 horas tras ingesta hay un marcado incremento de los niveles de ARNm de *sglt1* y *Glut2*, responsables del transporte de glucosa. Asimismo, se suma el efecto favorable de la expresión de ARNm de enzimas implicadas en la gluconeogénesis a nivel intestinal, probablemente por el metabolismo de aminoácidos, dejando en evidencia el papel fundamental que juega el intestino de tilapia en la captación de glucosa (John-Yun et al., 2017).

Por consiguiente, nuestros resultados muestran que los niveles de glucosa en sangre incrementan significativamente a las 3 horas tras la ingesta. Finalmente, la concentración de glucosa permanece en niveles altos hasta las 9 horas, situación que denota la pobre regulación de los niveles de glucosa plasmática dada la ausencia del transportador *glut4* y la escasa presencia del *glut1* en los tejidos periféricos (Wright et al., 1998, 2000).

6.2.2. Hígado

La degradación del glucógeno hepático se activa en el hígado para satisfacer la demanda de glucosa en sangre (Boticario y Cascales, 2012; Hidalgo y Alliot, 1987). La glucogenólisis es catalizada por la glucógeno fosforilasa con ayuda de la enzima desramificante. El rompimiento de los enlaces α -1,4 terminales de las cadenas generan moléculas de D-glucosa-1-fosfato que se isomerizan por acción de la fosfoglucomutasa a D-glucosa-6-P, luego la glucosa 6 fosfatasa elimina el grupo fosfato y la deja como glucosa libre para ser exportada de los hepatocitos a la sangre (García y Sanz, 2009). No obstante, tras la ingesta de alimento se activan a nivel intestinal varios transportadores de glucosa que incrementan su concentración en la sangre, lo cual repercute en la activación de la glucógeno sintetasa para producir glucógeno (John-Yun et al., 2017; García y Sanz, 2009). Bajo ese contexto, nuestros resultados muestran niveles de glucosa similares en sangre e hígado, en el grupo de peces ayunados, lo cual sugiere que el hígado podría estar regulando los niveles de glucosa sanguínea. Por otro lado, contrario a lo observado en sangre, tras la ingesta de alimento los niveles de glucosa no experimentan incremento de la



Relación de las fluctuaciones de los niveles de glucosa en sangre, hígado y músculo de la tilapia *Oreochromis niloticus* tras la ingesta de alimentos

concentración con respecto al grupo control, situación que invita a sugerir el probable almacenamiento de glucosa en forma de glucógeno hepático.

Por consiguiente, la glucosa en los hepatocitos podría estar siendo fosforilada rápidamente para formar glucógeno, disminuyendo los niveles de glucosa libre en el hígado. Asimismo, se observa que a las 9 horas de haber ingerido el alimento, los niveles de glucosa libre en hígado retornan a los valores observados en el grupo control, permitiendo sugerir la ligera disminución de la glucógeno fosforilasa (Castello, 2014). Sin embargo, debido a que en nuestro estudio no evaluamos el comportamiento de los niveles de glucógeno hepático, consideramos pertinente continuar este tipo de investigaciones evaluando simultáneamente el comportamiento de ambos parámetros (glucosa-glucógeno).

6.2.3. Músculo

Ciertos peces teleósteos tienen grandes órganos de islotes anatómicos discretos llamados cuerpos de Brockmann (BB). Los BB de tilapia proporcionan normoglucemia a largo plazo, sugiriendo una fuerte resistencia periférica a los efectos glucostáticos de la insulina. A diferencia de los mamíferos, los tejidos de tilapia carecen de GLUT-4, el transportador de glucosa sensible a la insulina y responsable del efecto hipoglucémico. Sin embargo, para disminuir los niveles de glucosa, la tilapia tiene una distribución tisular muy limitada del transportador de glucosa independiente de insulina, GLUT-1, que es responsable del transporte basal de glucosa en células de mamíferos. La ausencia de GLUT-4 en los tejidos periféricos puede explicar por qué la tilapia, y posiblemente otros peces teleósteos, se consideran intolerantes a la glucosa (Wright et al., 1998, 2000).

Nuestros resultados muestran, que tras la ingesta de alimento los niveles de glucosa muscular incrementan significativamente a las 6 horas, permaneciendo hasta las 9 horas tras la finalización del experimento, coincidiendo con el fenómeno de intolerancia a la glucosa reportada para tilapia (Wright et al., 1998, 2000). Es más, el tiempo de permanencia de la glucosa en sangre



Relación de las fluctuaciones de los niveles de glucosa en sangre, hígado y músculo de la tilapia *Oreochromis niloticus* tras la ingesta de alimentos

reportado en nuestro estudio, coincide con resultados obtenidos tras el test de tolerancia a la glucosa (Wright et al., 1998).

Por consiguiente, la glucosa transportada de la sangre hacia el interior de las células musculares por el Glut1, además de ser usada para la obtención de energía, podría estar siendo almacenada en forma de glucógeno muscular para su posterior uso (Castello, 2014; García y Sáenz, 2009).



7. Conclusiones



7. Conclusiones

- 1) La concentración de glucosa en sangre de tilapia *Oreochromis niloticus* incrementa significativamente de la siguiente manera:
 - a) A las tres horas tras ingesta de alimento con respecto al grupo control.
 - b) A las seis horas tras ingesta de alimento con respecto al grupo de tres horas tras ingesta, permaneciendo hasta las nueve horas de final del experimento.

- 2) En el hígado no se observaron diferencias significativas de la concentración de glucosa a lo largo del periodo de estudio.

- 3) En músculo, la concentración de glucosa incrementa a las seis horas tras la ingesta de alimento, permaneciendo hasta las nueve horas de final del experimento.

En resumen, los resultados presentados en este trabajo de investigación proporcionan evidencias sobre la dinámica de la concentración de glucosa en sangre, hígado y músculo de tilapia, tras la ingesta de alimento. El largo periodo de tiempo que permanecen los niveles de glucosa en sangre y músculo coincide con el fenómeno de intolerancia a la glucosa reportado para peces teleósteos.



8. Recomendaciones



8. Recomendaciones

- Realizar estudios con mayor periodo de tiempo para determinar el momento en que la concentración de glucosa llega a los niveles basales en sangre, hígado y músculo de la tilapia *Oreochromis niloticus*, tras la ingesta de alimento.
- Promover temas relacionados a nuestro estudio, en años tempranos de la carrera de ingeniería acuícola para que fortalezcan más el conocimiento sobre la fisiología de especies acuícolas, en este caso tilapia.



9. Referencias bibliográficas



9. Referencias bibliográficas

- Alemaný, M. (Ed.). (1986). Glucolisis. Madrid, España: EMALSA. S. A.
- Baltazar, P. M. (2007). La Tilapia en el Perú: Acuicultura, mercado, y perspectivas. *Revista Peruana de Biología*. 13(3), 267-273 (JULIO 2007).
- Baltazar, P. M., y Palomino, A. R. (2004). Manual de cultivo de tilapia. Acuerdo de Colaboración Institucional AECI/PADESPA–FONDEPES. Sub proyecto: Programa de Transferencia de Tecnología en Acuicultura para Pescadores Artesanales y Comunidades Campesinas.
- Barham, D., y Trinder, P. (1972). An improved colour reagent for the determination of blood glucose by the oxidase system. *Analyst*, 97(1151), 142-145.
- Bianca, M. P. (2009). Farmed fish welfare-suffering assessment and impact on product quality. *Italian Journal of Animal Science*, 8:sup1, 139-160.
- Boticario, C., y Cascales, M. (2012). Digestión y metabolismo energético de los nutrientes. *Plasencia, España: Artes gráficas Batanero*.
- Branson, E. (Ed.). (2000). Anatomía y Fisiología Básica. Zaragoza, España: ACRIBIA, S. A.
- Campbell, P. N., y Peters, T. J. (2007). *Bioquímica ilustrada: bioquímica y biología molecular en la era posgenómica*. Cataluña, España: Elsevier Mason.
- Cantor, F. (2007). *Manual de producción de tilapia*. Secretaría de Desarrollo Rural del Estado de Puebla. Puebla, México. 19-20.
- Castello, F. (2014). Piscicultura marina en Latinoamérica. Barcelona, España: Universidad de Barcelona.



Relación de las fluctuaciones de los niveles de glucosa en sangre, hígado y músculo de la tilapia *Oreochromis niloticus* tras la ingesta de alimentos

Cardellá, et al., 2007; (2007). Bioquímica humana. *La Habana: editorial ciencias médicas, XIV, 332.*

Chang, R. y College, W. (2002). *Química*. (7ma Edición). D.F, México: The McGraw-Hill Interamericana.

Conde-Sieira, M., Agulleiro M. J., Aguilar A. J., Míguez J. M., Cerdá-Reverter J. M., y Soengas J. L. (2010). Effect of different glycaemic conditions on gene expression of neuropeptides involved in control of food intake in rainbow trout; interaction with stress. *The Journal Of Experimental Biology*, 213, 3858-3865. doi:10.1242/jeb.048439.

Díaz, N. A., Ruiz, A. B., Reyes, E. F., Cejudo, A. G., Novo, J. J., Peinado, J. P., y Fiñana, I. T. (2004). 8. Espectrofometría: Espectros de absorción y cuantificación colorimétrica de biomoléculas. Recuperado 9 de febrero de 2016 de http://www.uco.es/dptos/bioquimicabiolmol/pdfs/08_ESPECTROFOTOMETR%C3%8DA.pdf

Díaz, A. Á., Esteban, H. P., Hernández, T. D. L. C. M., Torres, J. Q., y Puzo, A. S. (2009). Fisiología animal aplicada. Universidad de Antioquia. Colombia. Recuperado de https://books.google.com.ni/books?id=vyAij6ngqa0UC&printsec=frontcover&hl=es&source=gbs_ge_summary_r&cad=0#v=onepage&q&f=false

Dosal., M. A., y Villanueva. M (Marzo 2008). Introducción a la Metrología Química: Curvas de Calibración en los Métodos Analíticos.

El- Sayed, A. F. M (2006). *Tilapia culture*. CABI. Revisar con el doctor.

Espinoza, F. (2012). Bioquímica metabolismo de carbohidratos. Universidad católica agropecuaria del trópico seco. Recuperado el 18 de enero de 2017. Recuperado de <https://ricarducatse.files.wordpress.com/2012/01/folleto-4-bioquimica-metabolismo-de-carbohidratos-2012.pdf>.



Relación de las fluctuaciones de los niveles de glucosa en sangre, hígado y músculo de la tilapia *Oreochromis niloticus* tras la ingesta de alimentos

- Furné, M. (2008). Metabolismo de hidratos de carbono. Diferentes aspectos fisiológicos en el esturión *Acipenser naccarii*. Estudio comparado con la trucha *Oncorhynchus mykiss* (tesis doctoral). Universidad de Granada, Granada.
- Galicia, A., Rosas, L., García, C., y Arrieta, J. (2011). La espectrofotometría como práctica social de modelación del ingeniero bioquímico. Comunicación presentada en el XIII Congreso Internacional de Investigación y Desarrollo Educativo en Educación Superior Tecnológica, Santiago de Querétaro, Querétaro.
- García Ulloa, M. (2004). Efecto de la ración alimenticia en el crecimiento de juveniles de tilapia *Oreochromis aureus* (Steindachner) bajo condiciones experimentales de cultivo. *Avances en Investigación Agropecuaria*, 8(1), febrero, 2004. Universidad de Colima. Colima, Mexico.
- García, M., y Sanz A. (2009). Los hidratos de carbono en la alimentación de los peces. Madrid, España: Discript preimpresión, S. L.
- Grisdalle, B., y Helland, S., J. (1997). Replacement of protein by fat and carbohydrate in diets for atlantic salmon (*Salmo salar*) at the end of the freshwater stage. *Aquaculture*, 152, issue 1-4, 167-180.
- Harris, D. C. (2012). Fundamentos de espectrofotometría. DC Harris, Análisis químico cuantitativo. Barcelona, España: Reverté S.A.
- Hidalgo, F. & Alliot, E. (1987). La digestión en los peces. En: Nutrición en acuicultura I. (Espinosa de los Monteros, Labarta Eds) I: pp. 85-121. CAICYT, Madrid, España.
- Hidalgo, M. C., Urea, E., y Sanz, A. (1999). Comparative study of digestive enzymes in fish with different nutritional habits. Proteolytic and amylase activities. *Aquaculture*, 170, issues 3-4, 267-283.



Relación de las fluctuaciones de los niveles de glucosa en sangre, hígado y músculo de la tilapia *Oreochromis niloticus* tras la ingesta de alimentos

- Jiménez, L. (2005). Espectroscopia de Absorción Atómica. *Publicaciones Analíticas*, Madrid, España. 390p.
- John-Yun, Ch., Ti-Yin, Z., Hai-Yan, Ch., Shi-Mei, L., Li, L. y De-Shou W. (2017). Simultaneous stimulation of glycolysis and gluconeogenesis by feeding in the anterior intestine of the omnivorous GIFT tilapia, *Oreochromis niloticus*. *Biologist open*. 6, 818-824.
- Kuzmina, V. V., y Nevalenny, A. N. (1983). Effect of hydrogen ion concentration on the activity of some carbohydrases in fish digestive tract. *J. Ichthyol.* 23 (3), 114- 123.
- Lehninger, A. (1979). Curso breve de bioquímica. Barcelona: Ediciones Omega, S.A.
- Nelson, D. L., y Cox, M. M. (2001). Lehninger Principio de bioquímica. Barcelona, España: Ediciones Omega, S.A.
- Lehninger, A. (2009). Principles of Biochemistry. (5ta Ed). *Freeman*. Recuperado de: <http://www.whfreeman.com/Lehninger/>
- Llanes J., Toledo J., Fernández I., y Lazo J. M. (2006). Nutrición y alimentación de tilapias. *Rvta. ACPA* 4/2006
- Lovell, T. (1998). Nutrition and feeding of fish. New York, New York: Van Nostrand Reinhold. Doi:10.1007/978-1-4757-1174-5
- Maier, K. J. y Tullis, R. E.: (1984). The effects of diet and digestive cycle on the gastrointestinal pH value in the goldfish, *Carassius aueatus*, Mozambique tilapia, *Oreochromis mossambica* (Peters) and channel catfish, *Ictalurus punctatus* (Rafinesque). *J. Fish. Biol.* 25, 151–165. DOI:10.1111/j.1095-8649.1984.tb04862.x
- Mancini, M. A. (2002). Introducción a la biología de los peces. Curso introducción a la producción animal y producción animal I, FAV UNRC.
- Mayes, P.A., y Botham, K.M. (2004). Lípidos de importancia fisiológica. Mexico, D.F: manual moderno, S.A.



- Mayes, P.A., y Bender, D.A. (2004). Carbohidratos de importancia fisiológica. Mexico, D.F: manual moderno, S.A.
- Melo, V., Ruiz, V. M., & Cuamatzi, O. (2007). Bioquímica de los procesos metabólicos. D.F, México: Reverte.
- Meyer, D. E., y Meyer, S. T. (2007). Reproducción y cría de alevines de tilapia: Manual práctico. *Publicación del programa de colaboración y apoyo a la investigación en acuicultura (ACRSP), Universidad Estatal de Oregon, Corvallis, EE.UU.*
- Moon, T. W. (2001). Glucose intolerance in teleost fish: fact or fiction?. *ELSERVIER*, 129, 243-249.
- Nelson, J. A., Wubah, D. A., Whitmer, M. E., Johnson, M. A., y Stewart, D. J. (1999). Wood-eating catfishes of the genus *Panaque*: gut microflora and cellulolytic enzyme activities. *Journal of Fish Biology*, 54: 1069-1082.
- NICOVITA, A. (2003). Manual de crianza de TILAPIA. *Nicovita-Tilapia, Perú*. Recuperado de <http://www.industriaacuicola.com/biblioteca/Tilapia/Manual%20de%20crianza%20de%20tilapia.pdf>
- Noailliac-Depeyre, J. y Gas, N.: 1978. Ultrastructural and cytochemical study of the gastric epithelium in a fresh wáter teleostean fish (*Perca fluviatilis*). *Tissue can cell*, 10, issues 1. 23-37.
- Norris, J. S., Norris, D. O y Windell, J. T.:1973. Effect of simulated mealsize on gastric acid and pepsin secretory rates in bluegill (*Lepomis macrochirus*). *J. Fish. Res. Board can*, 30(2), 210-204
- Organización De Las Naciones Unidas Para La Agricultura Y La Alimentación, [FAO]. (1989). Nutrición y alimentación de peces y camarones cultivados: Manual de capacitación. Recuperado de



Relación de las fluctuaciones de los niveles de glucosa en sangre, hígado y músculo de la tilapia *Oreochromis niloticus* tras la ingesta de alimentos

<http://www.fao.org/3/contents/60051bb9-bd0e-5631-b5e1-9b5ec8e51998/AB492S00.htm>

Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura, FAO. (2005-2017). National Aquaculture Sector Overview. Visión general del sector acuícola nacional-Nicaragua. National Aquaculture Sector Overview Fact Sheets. Texto de Saborio Coze, A. In: *Departamento de Pesca y Acuicultura de la FAO* [en línea]. Roma. Actualizado 1 February 2005. [Citado 29 August 2017]. Recuperado de http://www.fao.org/fishery/countrysector/naso_nicaragua/es

Organización De Las Naciones Unidas Para La Agricultura Y La Alimentación, FAO, (2016). *Nile tilapia - Nutritional requirements*. Recuperado de <http://www.fao.org/fishery/affris/perfiles-de-las-especies/nile-tilapia/requerimientos-nutricionales/es/>

Patel, A. B., y Yakupitiyage, A. (2003). Mixed feeding schedules in semi-intensive pond culture of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*, L.: is it necessary to have two diets of differing protein contents? *Aquaculture research*, 34(14), 1343-1352.

Paz, I., y Pinto, G. (2002). Spectroscopic study about the kinetics of the anthocyanin pigments extraction during the maceration of cherries in liquor. *Spectroscopy Letters*, 35(3), 357-368.

Pertierra, A., y Teji3n, J. (2006). *Fundamentos de Bioquímica Estructural* (2da Ed.). Madrid, España: Editorial TEBAR, S.L.

Pickering, A.D. (1981). Introduction: the concept of biological stress. In: Pickering, A.D. (Ed.). *Stress and fish*. London: AcademicPress.p.1-9.

P3rez-Mendoza, M., Ita-P3rez, D., y D3az-Mu3oz, M. (2012). Gluconeog3nesis: Una visi3n contempor3nea de una v3a metab3lica antigua. *REB*, 31(1), 10-20.



Relación de las fluctuaciones de los niveles de glucosa en sangre, hígado y músculo de la tilapia *Oreochromis niloticus* tras la ingesta de alimentos

Poot, C., Novelo, R., y Hernández, M. (2009). ABC el cultivo integral de tilapia. Centro de Estudios Tecnológicos Del Mar, 2.

Rodwell, V.W., y Kennelly, P.J. (2004). Proteínas: determinación de la estructuras primarias. Mexico, D.F: manual moderno, S.A.

Saavedra Martínez, M. A. (2006). Manejo del cultivo de tilapia. Nicaragua, BIDEAUSAID, Departamento de Tecnología y Arquitectura. Facultad de Ciencia, Tecnología y Ambiente. Universidad Centroamericana. Managua, Nicaragua. 31 de julio al 4 de agosto de 2006, p15.

Saavedra, M. A. (2003). Introducción al Cultivo de Tilapia. Coordinación de Acuicultura, Departamento de Ciencias Ambientales y Agrarias, Facultad de Ciencia, Tecnología y Ambiente. Universidad Centroamericana. Managua, Nicaragua. Mayo, 2003.

Sagarpa. (2012). Criterios Técnicos y Económicos para la Producción Sustentable de Tilapia en México. Manual para el productor. Ciudad de México: Comité Sistema Producto Tilapia de México A.C.

Shiau, S. Y. (1997). "Utilization of carbohydrates in warmwater fish - with particular reference to tilapia, *Oreochromis niloticus* X *O. aureus*. *Aquaculture*, 151, 79-96.

Sincoagro, S. C. (2009). Manual de producción de tilapia con especificaciones de calidad e inocuidad. Recuperado de <http://www.funprover.org/formatos/cursos/Manual%20Buenas%20Practicas%20Acuicolas.pdf>

Sobrino, F., y Goberna, R. (Ed.). (1986). Glucolisis. Madrid, España: EMALSA. S. A.

Solomon, E. P., Berg, L. R., y Martin, D. W. (2013). Biología. (9na Edición). D.F México: Cengage Learning Editores, S.A.



Relación de las fluctuaciones de los niveles de glucosa en sangre, hígado y músculo de la tilapia *Oreochromis niloticus* tras la ingesta de alimentos

- Tacon, a. G. J. (1987). The nutrition and feeding of farmed fish and shrimp. - A training manual. 1. The essential nutrients. FAO, Brasilia, Brasil.
- Teuscher A. y Richterich P. (1971). Schweiz Med Wschr. 101(10): 345-390.
- Trewavas, Ethelwynn. (1983). Tilapiine fishes of the genera *Sarotherodon*, *Oreochromis* and *Danakilia*. Tilapiine fishes of the genera *Sarotherodon*, *Oreochromis* and *Danakilia*.
- Vásquez Torres, W. (2004). Principios de nutrición aplicada al cultivo de peces. Colección Unillanos, 30.
- Vigliano F. A., Quiroga, M. I., y Nieto, J. M. (2002). Adaptaciones metabólicas al ayuno y realimentación en peces. Rev. ictiol. 10(1/2), 79-108.
- Voet, D., & Voet, J. G. (2006). Bioquímica. 3era edición, Ed. Médica Panamericana.
- Watanabe, T., Ed. (1988). Fish Nutrition and Mariculture. Tokio, Japon, JICA. 233.
- Wenderlaar Bonga, S.E. (1993). Endocrinology. IN: The Physiology of Fishes. Evans, D.H (ed). CRS Press, Florida: 469-502
- Wright, J., Arend, B., Michael, C. y Bill, P. (2000). Glucose Homeostasis in the Teleost Fish Tilapia: Insights from Brockmann Body Xenotransplantation Studies. Amer. Zool. 40:234–245.
- Wright, J., Jr., W., Yang, H. y Bonen, A. (1998). GLUT-4 deficiency and absolute peripheral resistance to insulin in the teleost fish tilapia. Gen. Comp. Endocrinol. 111:20–27.
- Wilson, R. P. (1994). "Utilization of dietary carbohydrate by fish. Aquaculture, 124: 67-80.
- Zamora, N. S., y Rubio, V. C. (2009). La digestión en peces. Madrid, España: Discript preimpresión, S. L.
- Zorzano, A. (1986). Gluconeogénesis. En E. Herrera Castellón. (Ed.), *Bioquímica* (pp. 295-308). Madrid, España: EMALSA. S. A.