

R. 48.685

DEPARTAMENTO INTERFACULTATIVO DE FISILOGIA ANIMAL DE LA
UNIVERSIDAD DE GRANADA

BIBLIOTECA	
C. R. S.	
Nº Locutorio	613434786
Nº Códice	615346260

"REPERCUSIONES NUTRITIVAS Y METABOLICAS DE LA SUSTITUCION
DE PROTEINA POR GRASA EN LAS DIETAS PARA TRUCHAS."



"REPERCUSIONES NUTRITIVAS Y METABOLICAS DE LA SUSTITUCION DE PROTEINA POR GRASA EN LAS DIETAS PARA TRUCHAS".

MEMORIA presentada para aspirar al grado de Doctor en

La presente Memoria de Tesis Doctoral se corresponde con la defendida ante el tribunal constituido en la Facultad de Ciencias de la Universidad de granada, el dia 16 de Febrero de 1.979 y formado por:

Presidente: Prof. Dr. D. Jesús Larralde Berrió.

Vocales: Prof. Dr. D. José María Recio Pascual, Prof. Dr. D. Fermin Sanchez de Medina Contreras; Prof. Dr. D^a. María A. López Rodriguez.

Secretario: Prof. Dr. D. Salvador Zamora Navarro.

Calificación obtenida: SOBRESALIENTE CUM LAUDE.

Doctor en Ciencias.



Granada, Diciembre 1.978

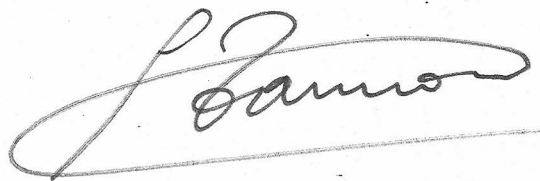
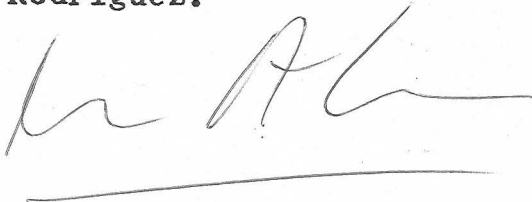
"REPERCUSIONES NUTRITIVAS Y METABOLICAS DE LA SUSTITUCION DE PROTEINA POR GRASA EN LAS DIETAS PARA TRUCHAS".

MEMORIA presentada para aspirar al grado de Doctor en Ciencias (Sección de Biológicas) por el Licenciado Manuel García Gallego.

Esta tesis ha sido realizada bajo la dirección de:

Prof. Dr. D^a María A. López Rodríguez.

Prof. Dr. D. Salvador Zamora Navarro.



Ldo. D. Manuel García Gallego, aspirante al Grado de Doctor en Ciencias.



Granada, Diciembre 1.978

Al exponer el presente trabajo quiero testimoniar mi agradecimiento a todos los que de una forma u otra colaboraron en su realización y así:

Al Profesor Dr. D. Aurelio Murillo Taravillo, que planteó el diseño original de esta tesis.

A los Profesores Drs. D^a María A. López Rodríguez y D. Salvador Zamora Navarro que recogieron su idea y con gran entusiasmo tutelaron la realización del mismo y contribuyeron de forma inapreciable a su culminación.

Al Profesor Dr. D. Fermín Sanchez de Medina, Catedrático del Departamento de Bioquímica de la Universidad de Granada, y a todo el personal del mismo por su valiosa orientación y decidida colaboración en muchos puntos del trabajo experimental.

A D. Julio Domezaín, Director de la Piscifactoría de Industria Piscícola Navarra, S.L. de Riofrío (Granada), que no sólo nos cedió generosamente todos los animales - requeridos en el trabajo, sino que además nos proporcionó valiosísimas orientaciones para su cuidado y mantenimiento.

Al Ministerio de Educación y Ciencia que me concedió una Beca para la Formación del Personal Investigador.

A Gabriel en particular y a todo el personal del Departamento de Fisiología Animal por su ayuda que rebasó siempre lo exigido del simple compañerismo.

SUMARIO

	<u>Página</u>
1. OBJETO	1
2. REVISION BIBLIOGRAFICA	5
2.1. Sobre la nutrición proteica en peces	6
2.1.1. Requerimientos proteicos	6
2.1.2. Aminoácidos esenciales para peces	10
2.1.3. Sobre la digestión de las protei- nas	11
2.1.4. Catabolismo del nitrógeno y forma- ción de los productos de excreción	13
2.1.5. Sobre la utilización nutritiva de la proteína	17
2.2. Sobre la utilización nutritiva de la gra- sa	24
2.2.1. Requerimientos en lípidos totales	24
2.2.2. Acidos grasos esenciales	25
2.2.3. Digestion y metabolismo de las gra- sas	27
2.2.4. Digestibilidad y utilización nu- tritiva de las grasas	29
2.2.5. Interacciones grasa-proteína	32
2.3. Sobre la composición corporal	36

	<u>Página</u>
2.3.1. Efecto de la edad	37
2.3.2. Efecto de la temperatura	40
2.3.3. Efecto de la dieta	42
2.4. Sobre el ayuno en peces	45
3. METODO	51
3.1. Diseño experimental	52
3.2. Dispositivo experimental	53
3.3. Preparación y composición de las dietas	57
3.4. Estudio de la composición corporal	58
3.4.1. Determinación de la relación he- patosomática	61
3.5. Indices bioológicos de utilización de la proteína	61
3.5.1. Determinación del Valor Producti <u>v</u> vo de la Proteína	61
3.5.2. Determinación del Coeficiente de Eficacia en Crecimiento	62
3.6. Técnicas analíticas usadas	63
3.6.1. Para determinar la composición - de las dietas	63
3.6.2. Para determinar la excreción de NH ₃	63

3.6.3. Para determinar las actividades enzimáticas	65
3.6.3.1. Preparación de los extractos	65
3.6.3.2. Determinación	65
3.7. Cortes histológicos	66
3.8. Tratamiento estadístico	67
4. RESULTADOS	68
5. DISCUSION	91
5.1. Sobre la evolución ponderal	93
5.1.1. Sobre la evolución ponderal de los animales	93
5.1.2. Sobre la evolución ponderal del hígado y tracto digestivo	99
5.2. Sobre la composición corporal	104
5.2.1. Sobre la composición de la "carcasse"	104
5.2.2. Sobre la composición del hígado y tracto digestivo	112
5.3. Sobre la utilización nutritiva de la proteína de la dieta	113
5.4. Sobre la actividad de algunas enzimas he-	

páticas relacionadas con la gluconeogénesis	
y el metabolismo proteico	115
5.4.1. Sobre la actividad de la PEPCK	115
5.4.2. Sobre la actividad de las tran-	
saminasas	119
6. CONCLUSIONES	123
7. BIBLIOGRAFIA	127 - 146

El problema de la nutrición de la trucha es en la actualidad sobradamente conocido, y se basa en que, al ser este animal un carnívoro estricto, normalmente se le alimenta con dietas de alto contenido proteico, lo que obviamente repercute en una elevación del costo de su explotación. Por ello, como también se sabe, se están realizando numerosos intentos para reducir el nivel proteico en las dietas, y dadas las dificultades que supone la utilización por los peces de los glúcidos fácilmente asimilables, las investigaciones se centran en la posibilidad de sustituir parcialmente la proteína alimentaria por grasa.

En nuestro Departamento se han llevado a cabo en los últimos años diversos trabajos que no consideramos necesario describir aquí, por lo que nos limitaremos a indicar que las conclusiones generales de todos ellos son las siguientes:

1º.- La elevación del nivel graso en las dietas para truchas dentro de ciertos límites, no solo es posible sin graves riesgos, sino que es beneficiosa desde el punto de vista nutritivo, ya que mejora la utilización metabólica de la proteína, debido a que el mayor aporte de

grasa permite ahorrar gran parte de las proteínas, que con las dietas convencionales se utilizan con fines energéticos.

2º.- Cuando se emplean dietas con alto nivel graso, es conveniente intercalar periodos de ayuno, con el fin de reducir el acúmulo de lípidos en los tejidos, acúmulo que, por una parte puede ser perjudicial para la fisiología del pez, y por otra puede repercutir negativamente en la aceptación de las truchas por los consumidores.

Partiendo de los resultados anteriores hemos planteado el presente trabajo, cuyo objetivo fundamental es comprobar si es posible la sustitución de proteína por grasa, haciendo descender el nivel de proteína de la dieta hasta niveles bajos, estableciendo además cuales son en estas condiciones los cambios en el crecimiento, en la utilización nutritiva de la proteína, en el metabolismo proteico y en la composición corporal. Como objetivo secundario, hemos pretendido establecer de que forma los anteriores parámetros se modifican cuando se intercalan periodos de ayuno.

Creemos que el presente trabajo de tesis doctoral constituye una aportación al mejor conocimiento de la fisiología digestiva y metabólica de la trucha y que puede contribuir a sentar las bases de su más racional explota-

ción futura.

2.- INFORMACION BIBLIOGRAFICA

2.1. SOBRE LA NUTRICION PROTEICA EN PECES

2.1.1. Requerimientos proteicos

Casi todos los animales explotados por el hombre para su nutrición son omnívoros o herbívoros; en contraste, la mayoría de los peces son carnívoros por lo que, - tanto los actualmente explotados como los potencialmente explotables, tienen necesidad de una dieta rica en proteinas (40).

Los alimentos naturales generalmente consumidos por los salmónidos encierran entre un 49 y un 65% de proteinas (en materia seca). Inicialmente la alimentación en piscifactorías se realizaba directamente con proteina animal en forma de desechos de pescados o como vísceras (bazo, hígado), de otros animales, alimentos que cumplían - esta premisa básica; pero el desarrollo explosivo de la - piscicultura motivó el paralelo de la industria de piensos compuestos para peces, lo que a su vez impulsó la investigación, tanto sobre la fuente proteica adecuada para los mismos como sobre su nivel cuantitativo y cualitativo, suplementaciones apropiadas, etc.

En este campo se han obtenido dos conclusiones - básicas:

1.- El nivel proteico medio requerido por los peces

ces es 2 a 3 veces superior al de los mamíferos y aves - (149).

2.- Los aminoácidos que deben ser suministrados con la dieta porque no pueden ser sintetizados por el propio animal, es decir los aminoácidos esenciales, son básicamente los mismos que para los mamíferos y en proporciones también similares, salvo ligeras excepciones (149).

Evidentemente la determinación del nivel óptimo para el crecimiento, de una proteína concreta, tendrá que considerar la calidad de la misma, parámetro que estará en función de su composición en aminoácidos, y de la posible interacción con otros componentes de la dieta.

Como norma podría establecerse (142) (192), que para una determinada proteína una elevación de su nivel en la dieta repercute en un incremento en la tasa de crecimiento del pez, si bien una vez alcanzados ciertos valores altos, la ganancia de peso y la ingesta disminuyen - (46) (93) (192).

No hay acuerdo sobre donde se encuentra este punto de inflexión, para POSTON (192) y para COWEY y col(46); se situaría hacia el 70%, para otros autores (124) (138) - (237), sería más bajo.

LUQUET y SABAUT (139), tras revisar ampliamente

el tema, establecen un nivel óptimo para los salmónidos - entre 30 y 60 % de proteína en sustancia seca, posteriormente TIEWS y col (217), lo establecieron en 46 % para la trucha; estando, en todo caso, en función de numerosos factores tales como la edad del pez, la temperatura del agua, la naturaleza de la proteína y la energía digerible de las raciones.

Con respecto a la edad, SATIA (198), concluye que los peces más viejos tienen un menor requerimiento proteico para el crecimiento máximo que los jóvenes (40 % y 50% respectivamente), dato de vital importancia para los piscicultores; HALVER y col (91) están de acuerdo y PHILLIPS (182) añade que es lógico pensar que durante el periodo de reproducción, la elaboración de productos sexuales viables ocasione una demanda incrementada de material proteico.

De LONG y col (64) estudiaron el efecto de la temperatura del agua sobre los requerimientos proteicos del salmón, encontrando que cuando esta es de 8°C el nivel óptimo es de 40 %, elevándose a 56 % para una temperatura de 16°C.

Los datos anteriormente comentados se pueden resumir en el siguiente cuadro:

Especies	Peso	Temper.	Tasa proteica óptima para - el crecimiento % materia seca	Referen cia.
Salmón "quinnant"	1-7g	8°C	40	(64)
" "	2.5-10g	15°C	55	(64)
" "sockeye"	1-3g	10°C	46	(91)
" "	10g	10°C	35	(89)
Trucha arco iris	1-3g	10°C	45	(91)
" " "	10-200	10-18°C	30	(138)

Pese a su relativamente baja eficacia energética, parte considerable de la proteína de la dieta es usada - con este fin, por lo que resulta evidente que la proporción relativa de los restantes componentes de la misma - podrá influir sobre el nivel óptimo de proteína, especialmente grasa e hidratos de carbono digestibles.

Los lípidos, dada su elevada digestibilidad, son una excelente fuente energética y por lo tanto ejercerán una acción "ahorradora" de proteínas para la trucha; cosa que no ocurre en los peces con los Hidratos de Carbono - (salvo para la carga) (172), ya que altos niveles de los - mismos en la dieta provocan una degeneración hepática (182)

Más adelante insistiremos en los efectos de la - interacción proteína-grasa de la dieta.

2.1.2. Aminoácidos esenciales para peces

Resulta vital para el desarrollo de los alimentos para peces, el determinar cuales son los aminoácidos esenciales para estas especies y para ello, basándose en las clásicas experiencias de ROSE (195) con ratas, HALVER (88) diseñó una serie de dietas test adecuadas para peces con las que pudo determinar los aminoácidos esenciales - para los salmones *Oncorhynchus tshawytcha* (89) (92), *Oncorhynchus nerka* (90) y *Oncorhynchus Kisutch* (119); por el mismo procedimiento o con la introducción de nuevas - técnicas fueron determinados para la trucha arco iris (201) el pez gato (67), platija y lenguado (42), anguila (7), - carpa (5) (6) (52) (169), etc.

Para el caso concreto de la trucha y según SHANKS y col (201), los aminoácidos esenciales y sus niveles mínimos en gramos por 100 gramos de proteína son:

Arginina	3.6	Valina	2.9
Isoleucina	2.9	Metionina	1.4
Lisina	3.6	Leucina	4.3
Fenil-alanina	2.9	Triptófano	0.7
Histidina	1.8	Treonina	1.8

Para los demás peces estudiados son exactamente los mismos y además en cantidades muy similares, es decir,

una situación análoga a la de animales superiores. No obstante siempre hay que tener presente al comparar estos - requerimientos cuantitativos, por una parte los netamente superiores requerimientos proteicos de los peces y por - otra parte las posibles interacciones entre los distintos aminoácidos en el sentido de probables compensaciones mutuas (36), así como el tipo de proteína presente en cada dieta (65).

2.1.3. Sobre la digestión de las proteínas:

En términos generales se puede afirmar que la - digestión de las proteínas en peces no difiere mucho de - lo que ocurre en mamíferos, ya que tiene lugar incluso a base de enzimas de características similares.

Ya en 1925, KENYON (112) señaló la existencia - de una actividad "péptica" en el estómago de la carpa y - otros peces.

Desde entonces, numerosos investigadores han pro - bado la existencia y determinado las principales caracte - rísticas de endo y exopeptidasas de diversas especies. - Centrándonos en los sálmónidos, NORRIS y ELAM (158) detec - taron en extractos de mucosa gástrica de salmón del Pací - fico, una pepsina que presentaba un máximo de actividad a

pH entre 2 y 3; KITAMIKADO y TACHINO (114) observaron una actividad proteásica en el estómago de la trucha arco iris máxima a pH 2.8 y temperatura de 40° a 45°C, y que aumentaba con el tamaño del animal desde los 12 a los 100g; - estos mismos autores demostraban la existencia de otra proteasa, pero alcalina, (pH óptimo \approx 9), en los ciegos pilóricos.

CROSTON (53) encontró una actividad tripsica en los ciegos pilóricos del salmón *O. tshawytscha* con pH óptimo de 9, similar en todo a la encontrada en la trucha arco iris (114). No obstante, ONISHI y MURAYANA (173) - (174) detectan diferencias interespecíficas aún para un mismo enzima, así la proteasa de los ciegos pilóricos es de menor actividad en la trucha fario que en los salmones. Estos mismos autores detectan cambios de actividad - también a lo largo del ciclo biológico, siendo máxima en el salmón "fontaine" durante el periodo de reproducción.

De estos datos y de las observaciones sobre otros peces, se insinúan una serie de conclusiones:

- Marcadas diferencias interespecíficas.
- Influencia de la composición de la dieta (mayor ó menor nivel proteico) (110), la edad y el tamaño (114) (174).

-Las temperaturas óptimas para estos enzimas son similares a las de sus homólogos de los mamíferos y, por tanto, muy por encima de las posibilidades fisiológicas reales de estos animales (182).

-Asimismo, en algunas especies, se detectan diferencias estacionales en actividad (37) (108), relacionadas con los hábitos alimentarios de las mismas.

Se dispone en la actualidad de poca información sobre los mecanismos de absorción intestinal de los aminoácidos libres en los peces; diversos autores y para distintas especies (101) (148) (196), han comprobado la existencia de mecanismos activos estereoespecíficos y dependientes del transporte de Na^+ (20) (21) y señalado diferencias morfológicas y funcionales entre las porciones proximal y distal del intestino.

2.1.4. Catabolismo del nitrógeno y formación de los productos de excreción.

Una vez absorbidos, los aminoácidos de la dieta pueden o bien ser usados para resintetizar nuevas proteínas específicas que sirvan para el crecimiento del animal o simplemente para reabastecer los pool intra y extracelulares previamente depleccionados; o bien ser consumidos como combustible siendo oxidados a CO_2 y agua tras perder

el grupo amino.

Esta última posibilidad es particularmente apreciable en los peces, dados sus hábitos carnívoros o, en todo caso, de dieta rica en proteínas(41).

Los radicales nitrogenados deben ser eliminados y lo son en forma de una gran variedad de productos. En los peces concretamente la principal vía es la del NH_3 (60-80% del N total excretado), siendo muy secundarias las de urea, óxido de trimetilamina, creatina, creatinina, ácido úrico, etc.

Está bien establecido además que son las branquias los principales órganos de excreción de NH_3 y urea, ya que usa esta vía más del 90% del nitrógeno excretado, mientras que por vía urinaria sólo se eliminan los compuestos nitrogenados menos difusibles: creatina, creatinina y ácido úrico (74).

Lo que no está tan bien establecido es el conjunto de procesos biogénicos de estos desechos; se forman principalmente a nivel hepático y renal (78) (180) (226) (227), pero mientras que para VELLAS y SERFATY (227) es la glutamina el principal compuesto implicado en el proceso amonioformador (al menos en la carpa), amina que se

forma en hígado y riñón por acción de la glutamino sintetasa y que libera NH_3 a nivel branquial por acción de la glutaminasa; para WALTON y COWEY (229) y en la trucha arco iris son el glutámico y la glutámico deshidrogenasa los que en un proceso de transdesaminación liberan el NH_3 , - opinión en la que coinciden otros autores y para otras especies (77) (78) (144).

En cuanto a la ureogénesis la principal particularidad en los peces quizá radique en que no está claro que sea el ciclo de KREBS-HENSELEIT el formador como ocurre - en mamíferos sino que, en la opinión de VELLAS y SERFATY - (227) y VELLAS y CREACH (225) son otras vías alternativas las más activas en este sentido, en particular la formación a partir de arginina (forzosamente de origen alimentario); o de ácido úrico sintetizado no sólo a partir de los nucleósidos púricos (endógenos y exógenos), sino también a partir del catabolismo protídico por intermedio de las purinas.

El mecanismo íntimo de la eliminación amoniacal - a nivel branquial está sujeto a debate, si bien el de la difusión simple es el más ampliamente aceptado, junto con el del transporte acoplado de Na^+ , se han propuesto otros muchos mecanismos alternativos no suficientemente confir-

mados (71) (76) (141) (205). MAETZ y col han trabajado - ampliamente en este tema y publicado una revisión del mismo en 1.971 (140).

Los aspectos cuantitativos de la excreción amoniacal así como los parámetros que los condicionan han sido ampliamente debatidos; como resumen se puede afirmar - que el régimen alimentario es el factor esencial no solo en cuanto al nivel de la ingesta, sino a su composición - (mayor o menor riqueza proteica), sus variaciones estacionales y las condiciones de ayuno.

El ayuno deprime la excreción de amoniaco (27) (86) (197), y una dieta rica en proteínas la aumenta; las variaciones estacionales en el nivel de ingesta cursan - con similares variaciones en la excreción de amoniaco (227). RICHLY y MARINA (197) en la trucha arco-iris y BRETT y ZALA (27) en el salmón O. nerka, insinúan la existencia de un ritmo circadiano en esta excreción.

GERGKING, (75) estableció en 1.955 una regresión entre el nitrógeno excretado en mg por día y el peso inicial en gramos del pez sol *Lepomis macrochirus* y GUERINANCEY (85) ha señalado que los róbalo jóvenes excretan más amoniaco que los más viejos.

También la temperatura del agua influye, existien

do una elevación en la tasa de excreción con la misma, hasta determinados límites (85) (180) (224). PORA y PRECUP (190) señalaban ya en 1.958 y luego han confirmado diversos autores (227) (87) que la excreción amoniacal es tá en relación con el volumen de agua que está a disposición de las branquias: la acumulación de N en el agua entraña una disminución de la eliminación branquial y un aumento de la cantidad de N en sangre.

2.1.5. Sobre la utilización nutritiva de la proteína.

Como ya anticipábamos al hablar sobre los requerimientos proteicos de los peces, resulta muy difícil establecerlos sin tener en cuenta otras variables, unas relacionadas con el propio animal (edad, fase del ciclo biológico y estado fisiológico general), otras con el ambiente (temperatura, luz, etc.) y otras, por último, con la composición misma de la dieta.

En este último aspecto son particularmente importantes aparte del porcentaje y la composición de la fuente proteica, los otros componentes de la dieta que puedan aportar energía metabolizable (lípidos e hidratos de carbono), y sus digestibilidades respectivas, así como el porcentaje de fibra bruta, que puede influir sobre la eficacia de los procesos digestivos, y el ajuste perfecto de vitaminas

y minerales necesarios para un estado biológico normal del animal.

Todos estos puntos han sido revisados para distintas especies animales en nuestro Departamento (223) y la mayoría de sus conclusiones se pueden extrapolar a los peces, teniendo en cuenta las peculiaridades de estos en algunos aspectos concretos.

El primer punto a tener en cuenta al valorar la utilización de una proteína es su DIGESTIBILIDAD. Esta, en general, es bastante buena en los peces, pareciendo estar muy relacionada con la actividad de los enzimas proteolíticos que ya señalábamos en otro apartado (114) (115) (116).

TUNISON y col (222) obtenían coeficientes de digestibilidad de 95% y 94% para bazo e hígado de cerdo como fuentes protéicas respectivamente, para la trucha utilizando un método directo; usando Cr_2O_3 como indicador inerte, NOSE (162) obtuvo los siguientes CDV (Coeficiente de digestibilidad verdadero), también con truchas:

<u>Fuente proteica</u>	<u>C D V</u>
Caseina de la leche	99.5%
Albúmina de huevo	83.9%
Harina de pescado blanco	91.9%
Harina de soja desengrasada	92.4%

Valores excelentes en todos los casos, superiores a los obtenidos por KITAMIKADO y col (117) para la misma especie y que fueron:

Proteina fresca de pez (pez y vísceras)	91-97%
Proteina desecada (harina pescado blanco)	80%
Harina de soja	70%

Estos altos valores estan sujetos a variación por la acción de diversos factores.

Así el mismo NOSE (162) al formular los valores anteriormente expuestos tuvo en cuenta las posibles influencias del nivel proteico en la dieta y encontró que si bien el CDV no variaba, el CDA (Coeficiente de digestibilidad aparente) era menor al disminuir el contenido proteico.

Variando simultáneamente la fuente proteica y el porcentaje de la misma en la dieta, NOSE (163) ha comprobado que para todas ellas (caseina, harina de pescado y harina de soja), el C.D. aumenta con el % proteico de la dieta.

Para una misma especie y fuente proteica, la digestibilidad aumenta ligeramente con la edad (80) (164) (171) si bien para otros autores la digestibilidad es mejor para tamaños menores (99) (118).

Los demás componentes de la dieta tambien influyen sobre la digestibilidad de la proteina, TUNISON y col

(222) encontraron en la trucha de río que la digestibilidad disminuía progresivamente a medida que aumentaba la cantidad de hidratos de carbono, a idénticas conclusiones llegó SYAZUKI (215) (216) usando caseína y fécula de patata en la alimentación de la carpa; coinciden con esta apreciación numerosos trabajos (100) (113) (118) (160) (167) (168).

Aunque el efecto de la grasa sobre la utilización de la proteína será tratado con más detalle en otro apartado, adelantaremos aquí que no tienen un marcado efecto sobre la digestibilidad en sí de las proteínas, siempre que no estén oxidadas; si bien la utilización biológica de la proteína se ve favorecida.

Las variaciones estacionales de la actividad de los enzimas proteolíticos también influyen en la digestibilidad de la proteína y así, esta es máxima en primavera y verano en la carpa (37) y en la primavera en el atún (108).

Usando índices biológicos como criterio de valoración de la utilización nutritiva de la proteína, vemos que el V.B. (Valor biológico) está afectado por el nivel proteico de la dieta; al aumentar este, aquel disminuye (170).

También disminuyen tanto el V.B. como el C.U.N.P.

(Coeficiente de utilización nutritiva de proteína) al aumentar la edad del pez, lo que está de acuerdo con un mejor aprovechamiento de la proteína con fines plásticos en los animales más jóvenes, por tanto el C.E.C. (Coeficiente de eficacia en el crecimiento) disminuirá con la edad.

El C.E.C. crece con el porcentaje proteico de la dieta en la carpa (171), en la anguila (166) y en la platija (39), en la que para 7.5% de proteína el C.E.C. es cero, subiendo hasta 1.7 para 40% de proteína, si bien luego - descende a 1.0 para porcentaje proteico de 70. Se puede generalizar que para una misma demanda proteica los animales de una determinada edad utilizan mejor una dieta con más bajo nivel proteico, pues al ser menor la oferta de aminoácidos, estos serían utilizados mayoritariamente con fines plásticos lo que se traduce en definitiva en un aumento en la retención del nitrógeno dietario (47) (143) - (170) (171) (178).

La adición a la dieta tanto de hidratos de carbono como de grasa mejora la utilización nutritiva de la proteína al proporcionar calorías metabólicas que evitan el uso de la proteína con este fin; no obstante y como ya hemos señalado, el primero de estos procedimientos no es recomendable según numerosos autores, dada la pronta de-

generación hepática por acúmulo de glucógeno aún para niveles bajos de glúcidos dietarios (13) (124) (187) (188) (191). Los datos más recientes aparecen algo contradictorios ya que si bien EDWARDS y col (68) encuentran que el crecimiento de los alevines de trucha es menor con dietas en las que el 38% de la energía metabolizable está en forma de Hidratos de Carbono, que cuando esté sólo representa el 17 ó el 25%; COWEY y col (43) por su parte y trabajando con la platija (*Pleuronectes platessa*) vieron que tanto el CUNP como el CEC subían no sólo al subir la energía metabólica total de la dieta, sino que para un mismo nivel energético eran mejores cuando este era suplido por una mezcla de glúcidos y lípidos, que cuando todas las calorías eran de origen lipídico.

En este mismo sentido es lógico que mientras mayor sea el % de calorías de origen proteico en la dieta, el CUNP de esa proteína sea menor, como comprueban COWEY y col en el mismo pez (39) .

Los hábitos alimentarios de la especie en cuestión también influyen notablemente, GOMEZ-JARABO y col (79) han observado que para un mismo nivel de ingesta y paradietas comerciales distintas, los índices de utilización nutritiva son netamente superiores para la trucha -

arbo iris que para la carpa.

Dieta nº	prot. s/ss	Carpa		Trucha	
		C.E.C.	P.P.V.	C.E.C.	P.P.V.
1	58.1%	0.8	14.6	1.6	29.1
2	54.4%	1.1	18.8	2.1	33.0

Lo que según estos autores refleja la adaptación evolutiva de la trucha a un hábitat alimenticio condicionado a un régimen carnívoro rico en proteína ó consecuencia de su organización genética y fisiológica dirigida ha cia un crecimiento más rápido de su estructura corporal.

El régimen casi herbívoro de la carpa hace que su mejor índice de utilización proteica se obtenga para - aproximadamente un 10% de proteína en la dieta (170).

Una vez establecidos los 10 aminoácidos esenciales para los peces, el aminograma de las proteínas de la dieta puede ser un índice químico apriorístico de su eficacia metabólica.

NOSE (161) obtuvo un coeficiente de correlación de 0.69 entre el índice de aminoácidos esenciales de diversas proteínas y el valor biológico de las mismas en - truchas.

Los efectos depresores que sobre estos índices (U.B. y C.U.N.P.) tienen los aminoácidos limitantes(161)

se puede paliar en dietas con alto nivel proteico (150) presumiblemente porque los requerimientos de un animal en aminoácidos esenciales se completan, incluso para una proteína de baja calidad nutritiva, cuando se suministra suficiente cantidad de la misma en la dieta (60) (171).

2.2. SOBRE LA UTILIZACIÓN NUTRITIVA DE LA GRASA

2.2.1. Requerimientos en lípidos totales

Las grasas son fundamentales en la nutrición de los peces, no sólo como fuente energética, inportancia que se acentua dado el mal uso que de los glúcidos suelen hacer la mayoría de ellos, sino tambien como vectores de algunas vitaminas liposolubles (A y D), pigmentos y determinados ácidos grasos esenciales.

La supresión de las grasas en la dieta tiene efectos nocivos que van desde una despigmentación más o menos localizada (154), hasta erosiones múltiples en la aleta caudad que, en casos extremos, llegan a una exteriorización de la columna vertebral (96) y, en ocasiones, a la muerte.

La reversión de estos síntomas se consigue con la adición de determinadas grasas a la dieta, que aportan esos ácidos grasos que el pez es incapaz de biosinte

tizar.

Pero además esa adición mejora el crecimiento de forma notable (95) (125) (154) (186) (185)(211); y ejerce un efecto de ahorro de las proteínas (185) (186), lo que ha conducido a que los piensos comerciales usados en piscicultura contengan de un 6 a un 14% de materia grasa. Sin embargo los salmones crecen bien con un 16% de grasa (14) y las truchas pueden soportar tasas de incorporación de lípidos hasta de 25% sin perjuicio de su crecimiento y salud (95), porcentaje que según LOVERN (135) puede elevarse hasta 57 en la trucha de río; no obstante la fijación de estos niveles óptimos y de máxima tolerancia siempre deberá tener en cuenta la especie, la edad, el tipo de grasa, etc.

El principal riesgo es la autoxidación de la grasa, que puede provocar perturbaciones graves en el animal tales como degeneración lipídica del hígado ("hígado graso"), alteraciones renales y acumulación de colesterol (105) (175) de forma que el simple hecho de una dosis grasa superior a la tolerable resulta en hígado graso y, a veces, en la muerte del pez (147).

2.2.2. Acidos grasos esenciales.

Los estudios de MEAD (147) y de KLENK y KREMER -

(120), demostraron que los peces son incapaces de biosintetizar los ácidos grasos insaturados de las series $\omega 3$ (linolénico) y $\omega 6$ (linoleico), si no existe un precursor adecuado en la dieta (204), aunque existen diferencias interespecíficas. Mientras que para el salmón, *O. tshawytscha*, sólo es esencial el ácido linoleico, (154) para la trucha también lo es el linolénico (96) (125); para la carpa igualmente lo son ambos (232).

El nivel a que deben ser suministrados no está bien establecido, aunque se situa en un 1% de la dieta para la carpa (70) análogo al establecido por CASTELL (35) y WATANABE y col (231) en la trucha.

Las posibles interacciones entre ácidos de ambas series y también han sido objeto de estudio; para YU y SINNHUBER (235), en la trucha se obtienen los mejores crecimientos con dietas que tengan; a).- altos niveles de $\omega 3$ y b).- altos de $\omega 3$ y bajos de $\omega 6$; mientras que es más pobre con dietas deficientes en $\omega 3$ aunque tengan altos niveles de $\omega 6$ y también con niveles altos de ambos tipos.

Se deduce que el ácido linolénico juega un papel esencial en la trucha arco iris y similar al asignado al linoleico en el hombre y animales superiores.

Posteriormente se ha insinuado la esencialidad - de otros ácidos grasosinsaturados de cadena corta y media (araquidónico y octodecanoico), imprescindibles para la trucha en la que actúan como vitaminas tipo F, y otros (palmítico, esteárico), cuya deficiencia provoca baja de apetito y crecimiento y síndrome de shock en la trucha - (234).

2.2.3. Digestión y metabolismo de las grasas.

Las grasas son digeridas por lipasas hasta ácidos grasos y glicerina antes de la absorción. Existen al menos dos fuentes de lipasas en los teleósteos: los ciegos pilóricos y la mucosa intestinal (182).

KITAMIKADO y TACHINO (115), detectaron una fuerte actividad esterásica en hígado, bazo y bilis en la trucha arco iris, y una más ligera en ciegos pilóricos, intestino y estómago, esta actividad era máxima para pH entre 6.8 y 7.6 y una temperatura de 25°C.

BROCKHERHOFF (29) ha observado in vivo una actividad lipásica en el páncreas del bacalao que ataca preferencialmente al enlace α de los ésteres de ácidos grasos.

LEGER y col han estudiado una actividad lipásica pancreática en la trucha arco iris, comprobando su dife-

rente pH óptimo según su aclimatación a la temperatura - (128), su especificidad de acción (126) y determinado su Km y sus relaciones con el Ca^{++} y las sales biliares (127)

CHEPIK (37) detectó un cambio estacional en la actividad lipolítica del intestino de la carpa, máxima en primavera y reflejo de las disponibilidades de alimento en cada estación.

La absorción de los ácidos grasos ocurre en el salmón según GREENE (82), a través del epitelio de todas las porciones del tracto digestivo, aunque esta es la principal función de los ciegos pilóricos; para BERGOT y FLECHON(16) las células absorptivas de los ácidos grasos de la trucha arco-iris poseen un mecanismo de esterificación, por lo que estos son transportados a los tejidos como di- y triglicéridos.

En la carpa y según NOAILLAC-DE PEYRE (157) la absorción ocurre a nivel de los enterocitos de la región proximal del intestino, donde la grasa absorbida da lugar a 2 tipos de inclusiones, unas de almacenamiento en forma de gotículas y otras de transporte, que son particuladas.

KAYAMA e IIJIMA (111) en sus estudios sobre los mecanismos de transporte de lípidos en peces, concluyen que estos no son réplicas de los de mamíferos, subrayando el

importante papel desempeñado en los peces por la fracción de ácidos grasos libres del plasma; si bien este es un campo necesitado de nuevos estudios.

Básicamente las vías metabólicas de degradación (oxidación) y síntesis de ácidos grasos son similares a las de los mamíferos.

BILINSKI (17) (19) ha puesto de manifiesto la gran capacidad oxidativa del músculo rojo, hígado, riñón y corazón, y la casi inactividad en este sentido de cerebro y músculo blanco: actividad correlacionada perfectamente con la de los enzimas carnitina acil-transferasa y carnitina palmitil-transferasa en los respectivos tejidos y que son las encargadas de transportar los ácidos grasos activos de cadena corta y larga a las mitocondrias (159).

Las vías biosintéticas han sido estudiadas con detalle por HOCHACHKA (97) y HOLUB (98). COWEY y col (39) detectan en la platija un incremento en la actividad de la glicerolfosfato deshidrogenasa al aumentar el porcentaje proteico de la dieta, ya que esta proteína será usada en parte con fines energéticos.

Por su parte LIN y col (130) (131) han investigado en el salmón, *O. Kisutch*, los órganos lipogénicos com-

probando el papel principal del hígado con respecto al -
tejido adiposo en este proceso y como al subir el nivel
lipídico de la dieta, la actividad lipogénica hepática -
se deprime mientras que la del tejido adiposo no varía.

2.2.4. Digestibilidad y utilización nutritiva de las grasas.

En general la digestibilidad de la grasa es bas-
tante buena en los peces, si bien está influenciada por
una serie de variables como son la naturaleza de la pro-
pia fuente lipídica, su porcentaje en la dieta, la tempe-
ratura del agua, etc.

La digestibilidad depende en primer lugar del -
grado de insaturación o del punto de fusión de la grasa;
ya en 1.935 Mc CAY y TUNISON (145) encontraron que a se-
mejanza con los animales superiores, mientras mas bajo -
sea el punto de fusión mayor es el C.D.

En la misma experiencia comprobaron que este C.D.
era independiente del origen de la grasa, vegetal o ani-
mal, siempre que su grado de saturación fuera elevado y
que había un aumento de la digestibilidad con el del % de
grasa en la dietal

Sus resultados se resumen en la siguiente tabla:

Grasa	Punto de fusión	% en la dieta C.D.	
Aceite de algodón	líquido	25.0	90.0
Aceite de salmón	líquido	25.0	93.5
Aceite de algodón hidrogenado	43°C	25.0	78.0
Aceite de algodón	líquido	7.0	87.0
Aceite de salmón	líquido	7.0	84.0
Aceite de algodón hidrogenado	43°C	7.0	56.0

Para ANDREWS y col (3), y con el pez gato, hay sin embargo un descenso en la absorbabilidad de la grasa al aumentar del 10 al 15% en la dieta.

Dada la escasa longitud del tracto digestivo de los peces, es de esperar, según PHILLIPS y col (189) que estos usen muy deficientemente las dietas con niveles - apreciables de grasas sólidas de origen animal; NOSE (162) ha determinado que la digestibilidad de los ácidos grasos disminuye con la longitud de la cadena y que para longitudes idénticas, la absorción aumenta con el grado de in saturación.

(9) Más recientemente ATHERTON y AITKEN han mostrado un mejoramiento neto en la utilización de los lípi- dos en la trucha arco-iris cuando la temperatura aumenta

de 12 a 18°C (9), y ANDREWS y col (3) en el pez gato cuando sube de 23°C a 28°C.

El mismo ATHERTON (8) ha señalado la mejor utilización por la trucha arco iris, derivada de una más fácil absorción, del aceite líquido de pescado que de una grasa sólida también de origen animal, el grupo de ANDREWS trabajando con el pez gato (*Ictalurus punctatus*) ha señalado repetidamente las ventajas del aceite de origen animal siempre que la temperatura ambiental sea la conveniente (3) (152) (178).

Muy recientemente CHO y col (56), han mostrado en la trucha arco iris que para dietas con 6% de grasa de distintos orígenes, la tasa de crecimiento se incrementa para todos los casos, con la temperatura hasta 15°C, demostrando la existencia de una interacción entre la temperatura y la grasa de la dieta con respecto a la ganancia de peso y la eficacia de utilización del alimento.

2.2.5. Interacciones grasa-proteína.

Ya hemos indicado repetidamente que las interacciones entre los diversos componentes de la dieta pueden modificar el rendimiento teórico de la misma incrementándolo o disminuyéndolo.

Descartados los hidratos de carbono como fuente

energética importante de la dieta de los peces, especialmente en los carnívoros estrictos, han sido grasa y proteínas las que han recibido la atención preferente de los investigadores a la hora de formular dietas efectivas de elevado rendimiento. En este sentido la sustitución de parte de la proteína, originalmente suministrada, por grasa ha sido una posibilidad ampliamente considerada una vez establecidos los requerimientos proteicos y energéticos mínimos de cada especie.

La adición de grasa a una dieta estándar hasta ciertos niveles, mejora el crecimiento del pez como hemos visto con anterioridad, lo que refleja, no sólo la mayor disponibilidad de calorías que para el pez representa esa adición sino también una mejor utilización de la proteína.

Según KITAMIKADO y col(113), refrendando resultados anteriores de TUNISON (221), la grasa no afecta en sí a la digestibilidad de la proteína de la dieta; estos resultados han sido comprobados en nuestro departamento por CAMACHO y col(34) y DE LA HIGUERA (59).

No obstante hay que tener en cuenta que una grasa oxidada puede reaccionar con la proteína disminuyendo su digestibilidad (168) (199); ONO y col muestran a este respecto que para dos dietas con idénticas fuente y nivel gra

so, el tratamiento o no con antioxidantes se refleja en una mejor o peor digestibilidad de la proteína (175).

PAGE y col (178) han llegado a detectar un mejoramiento en los coeficientes de digestibilidad de la proteína al aumentar el porcentaje de grasa en la dieta. De hecho SHCHERBIHA y col (202) han demostrado recientemente en la carpa un incremento en la actividad proteásica y un mejoramiento en la absorción de los productos de la hidrólisis proteica en las secciones anterior y media del intestino cuando se incrementa el contenido graso de la dieta.

Ya desde comienzos de la década de los 60, numerosos trabajos han mostrado que la adición de diversos aceites a la dieta ejercía un efecto de "ahorro" sobre la proteína de la misma (38). CAMACHO y col (34) encontraron en trucha arco iris aumentos del C.U.N.P. de 30.3 a 50.4% en dietas con 56.5% de proteína y 5.5% de grasa y 52.8% de proteína y 14.4% de grasa, respectivamente; e incremento del PPV de 21.2 a 39.0% con dietas de 54% proteína y 6.5% de grasa y 49.1% de proteína y 16% de grasa respectivamente.

STEFFENS y ALBRECHT (210), obtienen incrementos del PPV de 25.8 a 31.7, al suplementar la dieta comercial

de trucha con 10% de aceite de girasol. DE LA HIGUERA y -
col (59) (62) han obtenido aumentos netos de V.B. y PPV -
al incrementar el aporte graso alimenticio.

Estos últimos autores al medir la actividad de -
ciertos enzimas hepáticos implicados en el metabolismo -
proteico detectan un descenso de actividad de la glutama-
to piruvato transaminasa (GPT) y otro menos significati-
vo de glutamato oxalacetato transaminas (GOT) al incre-
mentarse el porcentaje graso de la dieta lo que, unido a
observaciones anteriores de COWEY y col (44) sobre estos
enzimas en relación con el nivel proteico de la dieta y
de ATHERTON y AITKEN (9) que detectan un descenso en la -
excreción de amoníaco al incrementarse el nivel graso de
la dieta, les lleva a concluir que al disminuir el tanto
por ciento de energía metabolizable de origen proteico, es-
te nutriente es usado casi exclusivamente con fines plás-
ticos.

DE LA HIGUERA(59)no detecta cambios en las activi-
dades de fosfoenol piruvato-carboxicinasa(PEPCK) y lacta-
to deshidrogenasa (LDH) en el hígado al subir el conteni-
do graso de 6.5 a 15.3 % , de lo que deduce la no exis-
tencia de alteraciones del funcionalismo hepático.
Asímismo oberva un marcado aumento de la actividad li-
política hepática, que culmina en la formación de glu-

cosa a partir de las grasas vía glicerol.

El uso preferencial de la grasa con fines energéticos se pone de manifiesto según ATHERTON y AITKEN(9) al observar que el efecto positivo que sobre el crecimiento ejercen los lípidos se acentúa al incrementarse la temperatura ambiente, incremento que a la vez que procura un mejoramiento de los procesos digestivos de las grasas, aumenta la actividad metabólica del animal. Cabe concluir que la temperatura óptima de crecimiento está influenciada por la composición de la dieta y viceversa.

En trabajos recientes, MANN (142) afirma que la adición de grasa aumente el contenido de proteína biológicamente activa de una dieta, y AUSTRENG en una serie de experiencias (10)(11)(12) resume que, aunque se produzca un ligero engrasamiento del hígado y "carcasse" del pez, nunca patológico, el incremento del nivel graso de un 8 a un 16% en la dieta para truchas, mejora tanto la utilización de la proteína como de la energía de la misma.

2.3. SOBRE LA COMPOSICION CORPORAL

El estudio de la composición corporal de los peces, especialmente de aquellas especies con interés en la

alimentación humana ha sido objeto de numerosos trabajos. En general la composición del cuerpo de los peces parece depender de la edad, el sexo, la estación y la dieta (84) (133) (137) (186), viéndose alterada por el ayuno y siendo los efectos de estas variables según la temperatura del agua, el estatus reproductivo y la edad.

2.3.1. Efecto de la edad.

Es norma que, al igual que ocurre con los animales superiores, a medida que el pez es más grande y más viejo tenga mayor contenido graso (134) (184), probablemente como resultado de su reducida actividad fisiológica (crecimiento) y física, reflejadas en una reducida tasa metabólica, paralelamente el contenido en agua decrece (69).

GROVES (84) observa en el salmón un incremento en el contenido graso con la edad sin apreciar una relación estrecha con los demás componentes, llegando a desarrollar un modelo matemático que relaciona ambas variables; STEFFENS (209) por su parte anota un incremento del contenido graso en el músculo de la carpa más grande en relación con las más jóvenes.

KOROLEVA (122) observó que el % de proteínas en suero crecía con la edad de un 3.52% en truchas de 2 meses de

peso 0.5 - 1.2 gr a 7.05% en truchas de 30 meses; VLASOV (228) detectó en la carpa un cambio apreciable en el contenido en amino ácidos de las proteínas durante el transcurso del primer año de vida, BROMLEY, (31), llegó a establecer una relación matemática precisa entre el N_2 total del lenguado, su peso y su longitud, lo que permite determinar el primero sin sacrificar al animal, asimismo consideró la posibilidad de aplicar el método a otros peces.

El contenido en cenizas de la trucha se incrementa linealmente con el peso del animal, siendo la tasa de incremento mayor cuanto mayor es el peso (156). El contenido total en cenizas varía con la especie y está sujeto a factores fisiológicos y ecológicos, tales como el nivel de alimentación la composición química del agua, etc. - (133).

Recientemente DENTON y YOUSEF (66) han realizado un estudio exhaustivo sobre los constituyentes químicos del cuerpo de la trucha arco iris durante los primeros 14 meses de vida así como del efecto del ayuno sobre la composición corporal. Sus resultados indican que:

19) El contenido graso se incrementa de los 0 a los 14 meses, siendo este incremento más rápido en los 6

primeros meses.

2º) El porcentaje de agua corporal déclina durante el primer año de vida, confirmándose la relación inversa entre contenido de agua y grasa.

3º) El contenido protéico expresado como % del peso corporal fue menor en los animales más jóvenes y máximo en los más viejos; aunque expresado como % de los sólidos totales permanece constante.

4º) El contenido en cenizas permanece relativamente constante.

Algunos investigadores (28) (146) han tratado de establecer modelos matemáticos que interrelacionan tamaño, peso, contenido de agua, grasa, proteína y energía en cada caso; del estudio sistemático de estas observaciones y de las suyas propias ELLIOTT (69) concluye que si es posible determinar el contenido de agua del pez, existen ecuaciones que permiten conocer con un límite de confianza del 95%, el contenido de grasa, proteína y energía del mismo.

En ese mismo trabajo ELLIOTT señala la existencia de cambios estacionales en algunos constituyentes; SWIFT (214) encontró que la mayoría de estos cambios estacionales se debían a variaciones en las reservas alimenticias

y principalmente a la grasa almacenada en los mesenterios y ciegos pilóricos; así en la trucha silvestre las reservas grasas alcanzan un pico del 23% del peso del intestino en Julio, para caer en un 5% en otoño.

2.3.2. Efecto de la temperatura.

El efecto de la temperatura ha sido estudiado por PARKER y VANSTONE (179) y BRETT y col (146) en los salmones; también ELLIOTT (69) observa que los cambios en la composición corporal producidos por el incremento de tamaño de la ración en Salmo trutta son muy lentos a temperatura por debajo de 6°C, incrementándose su velocidad con la temperatura hasta 13°C y variando en el intervalo 13 a 20°C según el tamaño de la ración.

La temperatura ambiental influye sobre los depósitos lipídicos, siendo estos mayores a medida que aquella aumenta para un determinado nivel graso en la dieta (152); así mismo la composición en ácidos grasos de estas reservas varía con la temperatura, HAZEL y RODIN (94) encuentran que el contenido en ácidos grasos poliinsaturados (A.G.P.I.) (con 4 ó más dobles enlaces, trienos y dienos) es mayor en truchas aclimatadas al frío (5°C), mientras que los saturados (A.G.S.) y los monoenoicos son más abundantes en las aclimatadas al calor (20°C). En el pez ga-

to la relación A.G.P.I./A.G.S., en los lípidos de la carcasse es siempre mayor a 28°C que a 23°C independiente - mente de la fuente lipídica de la dieta, aunque las diferencias son poco significativas, a nivel hepático sin em bargo esta influencia de la temperatura sobre el modelo de ácidos grasos es notable (212), lo que lleva a MURRAY y col (152) a sugerir que es el metabolismo más que la - digestión, absorción ó depósito de grasas, el proceso afec tado por la temperatura.

En contraste KIPPRATH y MEDE (121) han señalado - en la trucha arco iris una tendencia a incorporar ácidos grasos más altamente insaturados a temperaturas inferiores (0-9°C) mientras que REISER y col (193) encuentran - poca o nula influencia de diferentes temperaturas entre 13 y 22°C en el depósito ó interconversión de ácidos gra sos de larga cadena a temperaturas ambientales bajas.

CHO y col (56) tienen también en cuenta el tipo - de grasa de la dieta y observan que la contribución de - los ácidos grasos de bajo punto de fusión tales como el - linoleico y el docosahexaenoico a los lípidos de la carcasse es tanto mayor cuanto menor es la temperatura am - biental si la fuente lipídica de la dieta es sebo o mez - cla de sebo y aceite de soja, mientras que varía poco si

se trata sólo de aceite de soja. La contribución del esteárico a los mismos depósitos es mínima a temperaturas bajas independientemente del tipo de grasa, aunque con sebo y mezcla existe un descenso de la misma con la temperatura, cosa que no ocurre con el aceite de soja sólo.

LEGER y col (129) han mostrado una cierta capacidad en la trucha arco iris de modificar la disposición de los ácidos grasos de los triglicéridos de la dieta, ya que suelen mantener los ácidos grasos insaturados en posición α y los saturados en posición β , aunque en la dieta no sea esta la disposición; pues bien, esta capacidad encuentra mayores dificultades a temperatura ambiente de 18°C que a 10°C.

2.3.3. Efecto de la dieta.

La dieta es el principal factor que actúa sobre la composición corporal no sólo ya por el tamaño de la ración (69), la frecuencia de la comida (81) o su origen: natural, artificial o mezcla (24) (55); sino fundamentalmente por su propia composición.

Así por ejemplo y por lo que respecta al contenido proteico, SATIA (198) detecta un incremento general de la proteína en la carcasse de la trucha arco iris al incrementarse el tanto por ciento proteico de la dieta, in

cremento relacionado directamente con el contenido de agua e inversamente con el de grasa; POSTON (192) obtiene idénticos resultados en la trucha parda, observando además que el nivel energético de la dieta está directamente relacionado con el tamaño de los depósitos grasos corporales.

Si bien STEFFENS (209) aprecia que las dietas pobres en proteína y ricas en hidratos de carbono, suministradas a la carpa, conducen a un incremento del contenido graso, mientras que las comidas ricas en proteína resultan generalmente en un alto contenido proteico en los músculos, PFEFFER y col (181) no detectan influencia apreciable del nivel proteico de la dieta sobre el contenido en proteínas del pez, aunque si haya variación en la grasa.

ALBERTINI-BERHAUT (2) tampoco aprecia variaciones en el contenido de nitrógeno orgánico en mugílidos al cambiar la dieta, si bien confirma la ya anticipada relación inversa entre contenidos de agua y grasa.

Numerosos autores y en diferentes especies, incluyendo salmónidos (72) (165) han demostrado la existencia de una relación entre la composición en aminoácidos de la dieta y la naturaleza de la distribución de aminoácidos libres en el plasma.

Particular atención ha recibido el estudio de la

naturaleza de los lípidos corporales de los peces y su mo
dificación por influencia de la dieta.

En los salmónidos en general los depósitos adiposos son esencialmente musculares, siendo primordial el -
músculo rojo (15% de lípidos) frente al blanco (20%) (25)
y mayores en las truchas de piscifactorías que en las de
río, estando el origen de esta diferencia en una sobredosis calórica de la dieta.

En general el incremento de nivel graso de la dieta repercute en un paralelo de estos depósitos así como de la grasa mesentérica (47) (63) (124) (1407 (178) (188)). Los depósitos adiposos reflejan en su composición la de -
los lípidos de la dieta; esto ha sido repetidamente demos
trado en la trucha (61) (95) (106) (218) (220) y en otros peces (30) (176) (177) si bien en la platija y el arenque los fosfolípidos retienen la composición típica del pez, siendo los lípidos neutros los que comienzan a reflejar la de la dieta.

Este reflejo es más intenso y persistente en la -
carcasse que en el hígado (26) (213) (218) ya que este -
órgano refleja mejor toda la serie de interconversiones -
de las familias de ácidos grasos poliinsaturados.

YU y col (236) han puesto de manifiesto que esta

adaptación no se produce cuando la grasa de la dieta es rica en ácidos grasos saturados (tocino animal, por ejemplo).

Durante el transcurso de una alimentación pobre en grasa, disminuye la grasa corporal, reduciéndose preferencialmente ciertos ácidos grasos como han puesto de manifiesto OWEN y col (176) y (177), en la platija, estos son C12:0, C14:0, C16:0, C16:0, C18:0, C18:1, C18:2, C18:3, C20:5, C22:6.

Independientemente del efecto de la dieta, los peces son ricos en ácidos grasos insaturados (> 80% del total) siendo el palmítico el más abundante de los saturados (60% de los mismos) (1).

2.4. SOBRE EL AYUNO EN PECES.

El del ayuno es un fenómeno bastante común durante períodos más o menos largos del ciclo vital de muchos peces silvestres, animales que además están capacitados para soportar periodos de privación de alimento mucho más prolongados que los animales homeotermos; los efectos de esta situación sobre el crecimiento, la actividad sexual, la composición corporal y el metabolismo en general, así como sus interrelaciones con otros factores ecológicos, -

principalmente la temperatura del agua, han sido los aspectos más estudiados.

Las relaciones entre alimento, crecimiento y ayuno han sido revisadas en los salmónidos por PHILLIPS y col (183) y por BROWN(32) y en los ciprínidos por STEFFENS (208). Prestaremos aquí atención únicamente a los aspectos fisiológicos más directamente implicados en el cambio de composición corporal.

Los lípidos y las proteínas están actualmente consideradas como las principales, e incluso únicas, fuentes de energía fisiológicamente importantes en los peces en ayuno. Esta noción, resultado de las primeras connotaciones efectuadas sobre el salmón (*O. tshawytscha*) (83) han sido posteriormente generalizadas (133).

En todos los casos de privación de alimento se recurre abundantemente a las reservas lipídicas. Su importancia es variable según se trate de peces con grandes reservas de peces magros con hígado graso ó, de peces magros con hígado magro (73), en este último caso la movilización de lípidos se hace sobre todo a expensas de la grasa de la pared intestinal y del mesenterio (51).

La grasa corporal total desciende de 8.2% a 6.3% en la trucha arco iris tras 45 días de ayuno, siendo este

descenso más acusado en los primeros 30 días, produciéndose se después una estabilización, lo que sugiere que los lípidos son utilizados como fuente primaria de energía y - que después se produce una readaptación metabólica y/o un viraje en el metabolismo hacia otra fuente de energía (66).

Los ácidos grasos libres (A.G.L.) en plasma se elevan en los primeros días de ayuno y luego se estabilizan, en cambio en el músculo blanco este parámetro no se ve afectado por el ayuno (18). SHIBATA y col (203) reportan un incremento en la trucha arco iris tanto de triglicéridos como A.G.L. en el plasma a medida que avanza el ayuno y un descenso en los niveles de colesterol; durante el ayuno parecen ser degradados principalmente los ácidos grasos saturados (107).

LIN y col (132) miden la actividad de ciertas enzimas lipogénicas del hígado del salmón *Oncorhynchus Kisutch* y observan que esta no se ve disminuida sino con ayunos - relativamente largos (23 días), mientras que el mismo efecto se observa en ratas con ayuno de pocas horas.

Otra particularidad de los peces parece residir en la fácil movilización de las proteínas tisulares durante el ayuno, lo que unido a la abundancia de tejido muscular en estas especies, permite anticipar que las proteínas constituyen una fuente importante de energía utilizada

ble por el pez durante el ayuno (51).

La intensidad de esta movilización depende entre otros factores de la extensión del depósito lipídico previo al ayuno, fruto a su vez del tipo de dieta consumida (66); de hecho en los primeros días de ayuno hay un incremento del porcentaje de proteína corporal (194) aunque luego haya un descenso neto que en la carpa va desde 3.9% a 2.8% del peso corporal en ayuno de 6 meses (206), y hasta de un 68% de la inicial en carpas muertas por inanición - (208). Para CREACH y SERFATY (51) esta oxidación de aminoácidos con fines energéticos se inicia tan pronto como la de ácidos grasos, siendo los glúcidos movilizados más lentamente (153).

No todos los tejidos y órganos participan por igual en las pérdidas de nitrógeno, así son el hígado, (hay un marcado descenso del índice hepatosomático con el ayuno (104)) y también gónadas, bazo, riñones e intestino los que sufren pérdidas más elevadas (51); hay así mismo una movilización de las proteínas sanguíneas particularmente en los primeros meses del ayuno (23) (49), que se haría - primero a partir de albúminas, luego α y β globulinas, - permaneciendo alta la tasa de γ -globulinas, como observa SORVACHEV en la carpa (207).

Para SHIBATA y col (203) el descenso de proteínas plasmáticas es ligero y sólo observable tras ayuno prolongado, en todos los casos la movilización de proteínas tisulares se refleja inicialmente en un aumento de proteínas y aminoácidos libres en sangre que llega a ser de un 50% y un 36% respectivamente a los 21 días de ayuno en *Channa punctatus*, un teleósteo de agua dulce (200).

La proteólisis muscular puede llegar a ser muy intensa y generalizada, especialmente en el ayuno prolongado (48) si bien en el salmón MISLIN (151) detectó que en el ayuno natural, no provocado, que acompaña a la maduración de los órganos sexuales, ciertas regiones musculares son preservadas.

En la anguila (57) (58) en los primeros 96 días de ayuno se movilizan triglicéridos musculares y hepáticos y sólo tras ese día comienza a ser apreciable la movilización de glucógeno hepático y proteínas plasmáticas; INUI y OSHIMA (102) con enzimas gluconeogénicas en general y LARSSON Y LEWANDER (123) con la GOT en particular, detectan un incremento de actividad con el ayuno, índice de que también los aminoácidos están siendo catabolizados con el ayuno; JURS y NICOLAI (103) (104) no detectan cambios en las aminotransferasas hasta después de 3 semanas de ayuno en la trucha arco iris, aunque tras 9 semanas tanto GOT como GPT tienen una actividad significativamente elevada, lo mismo ocurre con

estos enzimas en el músculo pero mientras que aquí ambos vuelven rápidamente a la actividad basal tras la realimentación, en el hígado la GPT permanece alta una semana después de la misma. CREACH (48) detecta así mismo un incremento en la actividad de GOT y GPT con el ayuno prolongado.

Por lo que respecta al tipo de aminoácidos preferencialmente movilizados, la relación entre aminoácidos-esenciales y no esenciales aumenta con el ayuno (51) (109) lo que indica una cierta selectividad en esta movilización, aunque a largo plazo disminuye la tasa de aminoácidos libres en sangre tanto esenciales como no esenciales, destacando el mantenimiento de altos niveles de taurina y serina (233).

Paralelamente a la disminución de grasa y proteínas corporales con el ayuno, se incrementa el tanto por ciento de agua corporal libre (28) (155), que pasa de 78.9 a 93.3% después de 105 días de ayuno a 27°C en el pez rojo (*Carassius carassius*) (22), de 78.9 a 91% en la carpa después de 8 meses a 20°C (50).

El contenido en cenizas se incrementa con el ayuno, probablemente debido al incremento en proporción de piel, escamas y visceras con respecto al tejido muscular (66)(155).

3. METODO

3.1. DISEÑO EXPERIMENTAL

Se han realizado dos grupos de experimentos (I y II) habiéndose probado en cada uno dos tipos de dieta; P y G, cuya preparación y composición final se exponen más adelante.

Además de la dieta, han sido variables en los distintos experimentos la duración total, la intercalación o no de periodos de ayuno y la duración de éstos. Todo ello según se muestra en la Fig 1.

En el experimento G-I se controlaron en los días inicial y final de cada periodo de ayuno: la evolución de peso, la composición en humedad, proteína y grasa del hígado, tracto digestivo y "carcasse" y la actividad de los enzimas hepáticos Fosfoenol-piruvato carboxicinas (PEPCK), Glutamato oxalil-acetato transaminasa (GOT) y Glutamato piruvato transaminasa (GPT).

Idénticas determinaciones se llevaron a cabo en el experimento P-I en los días correspondientes.

En los experimentos G-II y P-II, los controles se efectuaron en los días inicial y final de cada período de ayuno y del experimento, determinándose evolución del peso de trucha entera, hígado, digestivo y "carcasse", relación hepatosomática, composición en humedad, proteína y grasa de

hígado, "carcassé" y tubo digestivo y actividades de los en zimas hepáticos PEPCK, GOT y GPT.

Además en un día determinado incluido en un período de comida se midió la excreción de NH_3 por el lote completo de truchas, de la forma descrita más adelante.

Paralelamente al desarrollo de los experimentos del - Grupo II, se estudió la utilización nutritiva de la proteína en cada dieta mediante la determinación del Valor - Productivo de la Proteína (PPV) y el Coeficiente de Eficacia en Crecimiento (CEC) , con lotes reducidos de animales extraídos en cada momento del lote general correspondiente. Estas determinaciones coincidieron en el tiempo con - los periodos de comida, por lo que las truchas estudiadas estaban en igualdad de condiciones de alimentación y ayuno que las del lote general como se aprecia en el esquema de la Fig. 1.

Al final de cada uno de los experimentos P-II y G-II, se ha realizado un estudio histológico del hígado de varias truchas tomadas al azar para detectar la posibilidad de infiltración grasa en dicho órgano.

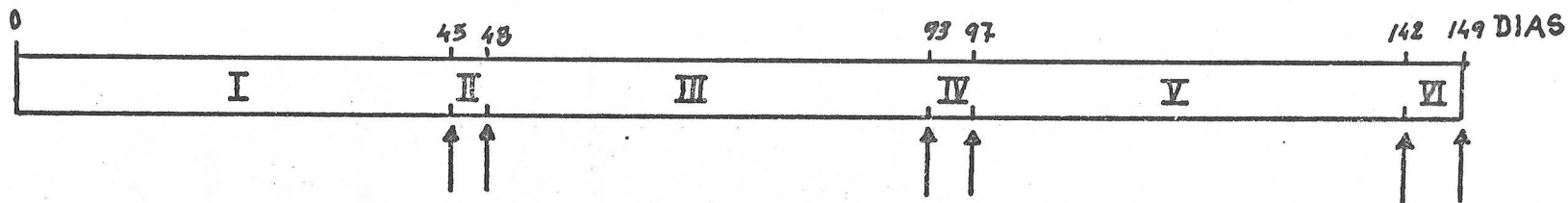
3.2. DISPOSITIVO EXPERIMENTAL:

Hemos usado uno diseñado originalmente para la determinación de digestibilidad y valor biológico (33), pero que,

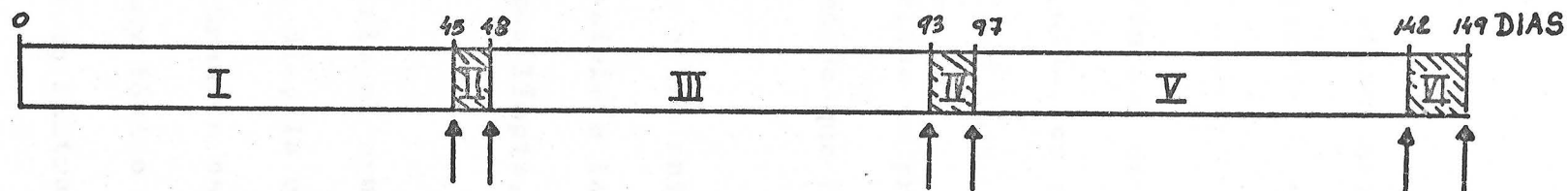
Fig.1- DISEÑO EXPERIMENTAL

Experimento

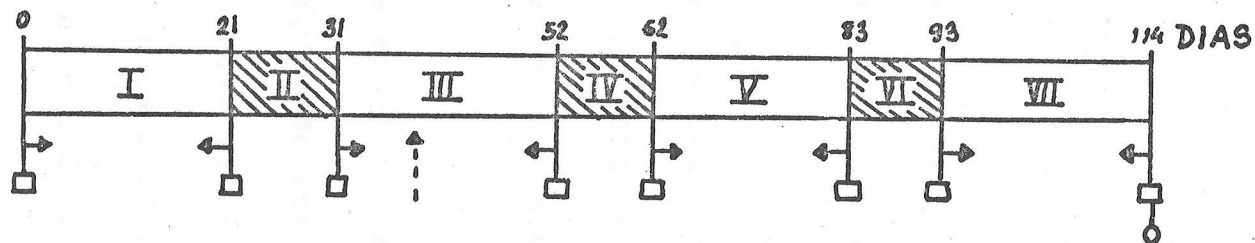
P-I



G-I



P-II y G-II



Ayuno



Determinación de peso, composición corporal, PEPCK, GOT y GPT



Determinación de peso, composición corporal, PEPCK, GOT y GPT



Estudio histológico del hígado



Determinación de NH₃



PPV y CEC

con algunas modificaciones, se ha mostrado muy adecuado - para el mantenimiento de peces sometidos a diferentes tipos de ensayos.

Consta, en esencia, de una serie de cubas paralelepíedicas de material plástico transparente con un volumen que varía entre 0,2 y 0,3 m³.

Cada una de ellas va provista de un grifo de entrada de agua y de un desagüe que facilitan el cambio del agua de las mismas.

Para mantener a los animales en unas circunstancias lo más parecidas posible a las de su hábitat anterior son fundamentales agua limpia, oxigenada y a una temperatura adecuada.

Para conseguirlo el agua se cambia en su totalidad al menos una vez al día; la usada, procedente de la red de agua potable de Granada es desprovista previamente del cloro añadido, muy tóxico para estos animales, mediante la intercalación de un filtro de carbón activado y arena sílicea entre su salida de la red y su vertido a las cubas.

La aireación adecuada se consigue mediante difusores colocados en número conveniente y conectados con un depósito de aire comprimido existente en la Facultad; la presión de salida puede ser regulada para cada cuba adaptán-



dola a las necesidades de cada momento.

La temperatura del agua se mantiene entre 12 y 14°C - durante toda la experiencia gracias a un sistema de refrigeración consistente en una unidad condensadora que emplea Freón 12 como gas refrigerante, acoplada a serpentines de acero inoxidable (uno para cada cuba), en los que el gas se expande y evapora; cada cuba va provista de un termostato regulable independiente conectado a la unidad de refrigeración.

En los experimentos en que se ha determinado valor productivo de la proteína en truchas individualmente, estas se han mantenido aisladas situándolas en el interior de unas celdillas cilíndricas de red plástica de aproximadamente 25 cm. de diámetro y otros tantos de altura, sumergidas en las cubas.

En las demás experiencias se ha procurado que la relación entre peso de truchas y volumen de agua no fuera superior a la considerada como normal para trucha de piscifactoría, admitiéndose un máximo de 1500 gr. de truchas por 100 l. de agua.

En todos los casos se han utilizado truchas de la especie *Salmo gairdnerii*, jóvenes, de peso inicial comprendido entre 40 y 70 gramos, procedentes de la piscifactoría

que posee en Riofrío (Granada) la Industria Piscícola Navarra, S.L.

3.3. PREPARACION Y COMPOSICION DE LAS DIETAS

Hemos utilizado dos tipos de dietas, uno cuyo contenido proteico se aproxima al de los piensos comerciales para truchas y a las que hemos llamado Dietas Proteicas(P), y otro en los que hemos aumentado el nivel graso habitualmente consumido por la trucha y a las que llamamos Dietas Grasas (G) .

De cada tipo se han utilizado dos clases; la P-I es simplemente una dieta comercial, la G-I se obtiene a partir de ella añadiendo la cantidad adecuada de aceite de oliva al granulado, mezclando bien y dejando secar sobre papel de filtro hasta que dejara de desprenderse el aceite.

La P-II es una dieta semisintética, preparada por nosotros con una fuente proteica mixta (harina de pescado comercial + caseina + metionina 5%), añadiendo celulosa -micronizada como agente diluyente y los oportunos correctores mineral y vitamínico; una vez bien mezclados, primero manual y luego mecánicamente los ingredientes, se han granulado con una granuladora comercial provista de una matriz capaz de proporcionar el tamaño de grano requerido -

por el de los animales en experimentación.

Análogamente se ha preparado la G-II, sustituyendo parte de la harina de pescado (se ha mantenido constante en ambas dietas la cantidad de caseína + metionina 5%), por aceite de hígado de bacalao refinado para aumentar el nivel graso procurando mantener el contenido calórico; en este caso y dada la introducción de un componente líquido en la dieta, la labor de mezcla ha debido ser más concienzuda.

En las tablas siguientes se indican las composiciones de los correctores mineral y vitamínico; así como las cantidades de los diversos ingredientes utilizados en la preparación de éstas dos últimas dietas y finalmente la composición definitiva determinada por análisis químico de cada una de las 4 dietas empleadas.

Los animales fueron alimentados "ad libitum" con la dieta problema una vez al día.

3.4. ESTUDIO DE LA COMPOSICION CORPORAL

En cada uno de los días indicados en el diseño experimental se tomó un número adecuado de truchas del lote general y tras ser sacrificadas se pesaron cuidadosamente.

A continuación se les extrajo el hígado, separando la vesícula biliar y el digestivo en su totalidad, incluyen-

TABLA I.- COMPOSICION DE LAS DIETAS UTILIZADAS

COMPONENTE (g/Kg dieta)	DIETA				
	P-I	G-I	P-II	G-II	
PIENSO COMERCIAL	1000	840	—	—	
ACEITE DE OLIVA	—	160	—	—	
HARINA DE PESCADO	—	—	690	460	
CASEINA + METIONINA 5%	—	—	127	127	
ACEITE DE HIGADO DE BACALAO	—	—	—	120	
COMPLEMENTO MINERAL	—	—	30	30	
" VITAMINICO	—	—	28	28	
CELULOSA	—	—	125	235	
<hr/>					
HUMEDAD	%	8.6	7.4	7.6	6.0
PROTEINA	%	54.3	47.6	45.0	35.7
GRASA	%	6.5	13.8	6.2	16.2
CENIZAS	%	13.1	12.1	16.7	10.4
GLUCIDOS	%	17.5	19.1	24.5	31.7

Nota: Las dietas P-I/G-I y P-II/G-II son sensiblemente isocalóricas.

TABLA I.- (Continuación) COMPOSICION COMPLEMENTOS

MINERAL (por kg dieta)

$(\text{PO}_4\text{H}_2)_2\text{Ca}\cdot\text{H}_2\text{O}$	400 mg
Lactato cálcico	1000 mg
Citrato férrico	100 mg
$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	400 mg
$\text{Na H}_2\text{PO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$	250 mg
$\text{Al Cl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$	20 mg
Zn Cl_2	60 mg
$\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$	30 mg
$\text{MnSO}_4 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	20 mg
KI	20 mg

Celulosa micronizada	27.7 g

VITAMINICO(por Kg de dieta)

Clorhidrato de tiamina (B_1)	49.8 mg
Riboflavina (B_2)	199.0 mg
Clorhidrato de piridoxina (B_6)	49.8 mg
Bitartrato de colina	9.0 g
Acido nicotínico	747.5 mg
Pantotenato	498.3 mg
Inositol	1.99 g
Biotina	5mg
Acido fólico	15 mg
Acido ascórbico	997 mg
Vitamina B_{12}	95 μg
Menadiona	40 mg
Acetato α - tocoferol	400 mg

Celulosa micronizada	14 g

do la grasa depositada a lo largo de él y , en especial, en los ciegos pilóricos. Ambos órganos también fueron pesados con precisión.

El resto del cuerpo, a lo que denominamos convencionalmente "carcasse", fue molido y homogenizado mecánicamente separándose de él muestras de tamaño conveniente para la determinación de humedad (en estufa a 105°C hasta peso constante), proteína (por el método de Kjeldalh) y grasa (por extracción con éter etílico según el método Soxhleth); por los mismos procedimientos se determinaron humedad, proteína y grasa en hígado y digestivo, si bien aquí las muestras utilizadas fueron en todos los casos los órganos íntegros.

3.4.1. Determinación de la relación hepatosomática.

Conociendo por el procedimiento descrito en el apartado anterior los pesos frescos de hígado y trucha, ambos se relacionaron mediante la siguiente fórmula:

$$\text{Relación hepatosomática (R.H.S.)} = \frac{\text{Peso hígado (g)}}{\text{Peso trucha (g)}} \times 100$$

3.5. INDICES BIOLÓGICOS DE UTILIZACIÓN DE LA PROTEÍNA

3.5.1. Determinación del Valor Productivo de la Proteína (PPV)

Para determinar la ganancia de nitrógeno corporal en relación con el ingerido, se han tomado en todos los casos - dos grupos reducidos de truchas del lote general.

El primero, considerando como blanco, se sacrifica el día inicial de los 21 de que consta el periodo experimental y en el se determina el N corporal (las truchas enteras - son molidas y homogenizadas, tomándose muestras que son - analizadas por el método de Kjeldahl); este N corporal se considera el inicial de las truchas del lote problema, cu yo peso medio debe parecerse lo máximo posible al del lote blanco.

Cada una de las truchas problema es alimentada por separado, controlandose con precisión su ingesta nitrogenada durante el período de 21 días, al final del cual son - sacrificadas para determinar el N corporal final.

El PPV se calcula por la siguiente relación:

$$\text{PPV} = \frac{\text{N corporal final} - \text{N corporal inicial}}{\text{N ingerido}} \times 100$$

o sea expresa el tanto por ciento del nitrógeno ingerido - que es retenido por el animal.

3.5.2. Determinación del Coeficiente de Eficacia en Crecimiento (CEC).

En cada caso se ha tomado una muestra reducida de truchas del lote general y tras ser pesadas individualmente

se han aislado en celdillas de plástico donde se les ha alimentado con la dieta problema, determinando la ingesta total de proteína al final de un periodo de 21 días, momento en el que se vuelven a pesar los animales.

El CEC se calcula mediante la siguiente fórmula:

$$\text{CEC} = \frac{\text{Peso final (g)} - \text{Peso inicial (gr)}}{\text{Proteína ingerida (gr)}}$$

Expresando el incremento de peso provocado por gramo de proteína ingerida.

3.6. TECNICAS ANALITICAS USADAS

3.6.1. Para determinar la composición de las dietas.

Humedad: En estufa a $105 \pm 1^{\circ}\text{C}$ hasta peso constante.

Nitrógeno: Según el método Kjeldahl utilizando una mezcla de sulfato potásico, sulfato de selenio y cobre como catalizador. Se usa el factor 6.25 para la transformación de N en Proteína.

Grasa: Por extracción con éter sulfúrico por el método de Soxhlet.

Cenizas: Por incineración en mufla a 500°C hasta peso constante.

Glúcidos: Por diferencia entre 100 y la suma de los porcentajes anteriores.

3.6.2. Para determinar la excreción de NH_3

Renovada completamente el agua de las cubas y colocado un volumen determinado de la misma, los animales han sido alimentados con la dieta problema, como en todos los días del periodo experimental y a partir de ese momento y con intervalos de una hora se han tomado pequeñas muestras del agua de las cubas para determinar en ellas la cantidad de NH_3 presente; para ello se ha usado el método colorimétrico descrito por LUBOCHINSKY y ZALTA (136) y modificado para su facilitación por CHANEY y MARBACH. (54).

Se trata de la reacción del indofenol con el N. amoniacal, catalizada por Nitroprusiato sódico, que provoca una coloración azul bastante estable.

A la muestra de agua se le añade un volumen determinado de una solución mezcla de fenol y nitroprusiato sódico y posteriormente otra, mezcla de hidróxido sódico e hipoclorito sódico.

Las concentraciones de estas soluciones así como la temperatura de incubación varían según la velocidad que se desee imprimir a la reacción.

El color azul que aparece se determina colorimétricamente a $625 \text{ m}\mu$, tomando como referencia una curva patrón construida con soluciones diversamente concentradas de sulfato amónico.

3.6.3. Para determinar las actividades enzimáticas:

3.6.3.1. Preparación de los extractos

Una vez extraído el hígado de la trucha recién sacrificada se separan 100 mg para la determinación de PEPCK y 500 mg para la de las transaminasas y se homogenizan con un Potter- Elvehjem mecánico vinilo-vidrio en frío y en un volumen determinado de tampón:

PEPCK - 1 ml de Tampón Tris - Sacarosa 0.01 M:0.25M pH:7.4

GOT y GPT - 4ml de Tampón Fosfato Potásico 0.1M pH:7.4

Los homogenizados de GOT y GPT se someten después a la acción del ultrasonido, para liberar el componente enzimático intramitocondrial.

En ambos casos los extractos se centrifugan durante 30 minutos a 38.000xg y 4°C; determinándose la actividad en el sobrenadante.

3.6.3.2. Determinación:

PEPCK

Se realiza según técnica puesta a punto por PILAR ANTONIO (4); acoplando la reacción, catalizada por esta enzima, de producción de malato con otra que produce OAA a partir de este por acción de la MDH, consumiendo NADH.

El descenso medio del la DO durante un periodo de 5 -

minutos refleja en consumo de NADH y por tanto la cantidad de malato producido por acción de la PEPCK del animal. La lectura espectrofotométrica se hace a 340 nm y a 15° C, de temperatura parecido a la del medio en que actúa este enzima en condiciones naturales.

GPT: (15)

Suministrando los sustratos adecuados se mide la producción de piruvato por acción de este enzima; acoplado esta reacción con la de producción de lactato por acción de LDH añadida; reacción esta que consume así mismo NADH que se oxida a NAD y cuya desaparición del medio se determina espectrofotométricamente de la forma antes señalada para la PEPCK.

GOT: (15)

El OAA producido por acción de este enzima a partir del sustrato adecuado, se convierte en malato por acción de NADH que se añade al medio de reacción consumiendo NADH, y modificándose por tanto la D.O. del medio, de donde se puede deducir la actividad de la GOT presente en el extracto, como en los dos casos anteriores.

3.7. CORTES HISTOLOGICOS

Los hígados objeto de estudio, fueron fijados antes de ser cortados con formol al 10% neutralizado con

carbonato cálcico.

Se han seguido dos métodos de corte y tinción para contrastar resultados:

A) Corte con microtomo de congelación (10μ) y tinción con Sudan III y Hematoxilina como contraste.

B) Inclusión de una parte de la pieza en parafina y corte con microtomo normal, seguido de tinción con Hematoxilina-Eosina.

3.8. TRATAMIENTO ESTADISTICO

En todos los casos en que se han comparado medias de poblaciones se ha usado el test de la t de Student.

Las correlaciones entre distintas poblaciones de datos se han efectuado ajustando a las rectas de regresión correspondientes, salvo en el caso de excreción de NH_3 -horas en que se ha ajustado a polinomios de segundo grado.

Cuando se ha comparado la pendiente de rectas de regresión se ha usado el test de contraste de coeficientes angulares, según la fórmula:

$$t \text{ experimental} = \frac{A_1 - A_2}{\sqrt{\frac{(n_1-2)\hat{\sigma}_1^2 + (n_2-2)\hat{\sigma}_2^2}{n_1 + n_2 - 4}} \sqrt{\frac{1}{n_1\sigma_{x_1}^2} + \frac{1}{n_2\sigma_{x_2}^2}}}$$

donde A_1 y A_2 son las pendientes de ambas rectas.

4.- RESULTADOS

TABLA II .- EVOLUCION DEL PESO DE LAS TRUCHAS EN LOS EXPERIMENTOS P-I Y G-I

		<u>PERIODOS</u>					
		I	II	III	IV	V	VI
DIETAS							
P-I	PESO INICIAL (g)	42.6	73.9	76.8	106.0	109.7	128.7
	PESO FINAL (g)	73.9	76.8	106.0	109.7	128.7	132.0
	INCREMENTO (%)	+ 73.5	+3.9	+38.0	+3.7	+17.4	+2.6
G-I							
	PESO INICIAL (g)	54.2	74.3	72.3	120.8	119.4	132.2
	PESO FINAL (g)	74.3	72.3	120.8	119.4	132.2	128.0
	INCREMENTO (%)	+37.1	-2.7	+67.1	-1.1	+10.7	-3.2
			☒		☒☒		☒☒☒

☒ Ayuno de tres días

☒☒ Ayuno de cuatro días

☒☒☒ Ayuno de cinco días

TABLA II (cont.).- EVOLUCION DEL PESO DE LAS TRUCHAS EN LOS EXPERIMENTOS P-II Y G-II

		<u>PERIODOS</u>						
		I	II	III	IV	V	VI	VII
DIETAS								
	PESO INICIAL (g)	65.6	75.1	69.3	92.6	82.6	103.3	93.7
P-II	PESO FINAL (g)	75.1	69.3	92.6	82.6	103.3	93.7	127.3
	INCREMENTO (%)	+9.5	-5.8	+22.9	-9.6	+20.6	-9.5	+33.6
			■		■		■	
<hr/>								
	PESO INICIAL (g)	43.0	55.2	51.2	61.7	55.5	64.7	59.4
G-II	PESO FINAL (g)	55.2	51.2	61.7	55.5	64.7	59.4	67.8
	INCREMENTO (%)	+28.5	-7.3	+20.5	-10.0	+16.7	-8.2	+14.0
			■		■		■	

■ Ayuno de diez dias.

TABLA III.- EVOLUCION DEL PESO DE "CARCASSE", HIGADO Y DIGESTIVO EN LOS EXP. P-II Y G-II

		0	1	■ 2	3	■ 4	5	■ 6	7
CARCASSE (g)	P-II	61.5	70.3	66.7	86.9	80.0	96.7	89.1	117.9
	G-II	40.5	51.9	48.8	57.4	53.3	60.7	56.3	63.5
HIGADO (g)	P-II	0.58	0.67	0.30	0.85	0.46	1.23	0.90	1.91
	G-II	0.35	0.45	0.32	0.55	0.40	0.76	0.48	0.99
DIGESTIVO(g)	P-II	2.74	3.30	1.70	3.75	1.71	4.98	4.07	9.14
	G-II	2.64	2.71	2.41	2.75	1.69	2.80	1.48	3.11
R.H.S.	P-II	0.88	0.89	0.44	0.92	0.55	1.19	0.96	1.50
	G-II	0.82	0.82	0.62	0.90	0.72	1.17	0.80	1.46

■ Ayuno de diez días.

TABLA IV.- COMPOSICION EN HUMEDAD, PROTEINA Y GRASA DE LA "CARCASSE" EN LOS EXP. P-1 Y G-I (%)

		1	2	3	4	5	6
P-I	HUMEDAD	77.5 ±0.1	77.3 ±0.3	74.2 ±0.2	73.9 ±0.2	72,5 ±0.2	74.4 ±0.2
	PROTEINA	19.7 ±0.1	18.8 ±0.2	19.2 ±0.1	18.7 ±0.2	19.7 ±0.2	18.1 ±0.01
	GRASA	4.6 ±0.3	4.2 ±0.4	6.4 ±0.5	5.9 ±0.4	—	—
G-I	HUMEDAD	75.8 ±0.2	77.0 ±0.2	73.3 ±0.1	72.7 ±0.04	74.9 ±0.4	74.3 ±0.1
	PROTEINA	19.3 ±0.3	21,4 ±0.3	20.2 ±0.6	16.3 ±0.2	18.2 ±0.1	17.7 ±0.1
	GRASA	7.6 ±0.4	7.7 ±0.2	8.4 ±0.2	7.0 ± 0.3	—	—

■: Ayunos de tres días

■ ■: Ayunos de cuatro días

■ ■ ■: Ayunos de cinco días.

TABLA IV. (cont.).- COMPOSICION EN PROTEINA, GRASA Y HUMEDAD DE LA "CARCASSE" EN
LOS EXPERIMENTOS P-II Y G-II (%)

	0	1	2	3	4	5	6	7	
P-II	HUMEDAD	75.9 ±0.2	77.2 ±0.6	78.6 ±0.6	78.6 ±0.9	82.8 ±0.8	74.6 ±0.9	75.2 ±0.9	75.4 ±0.8
	PROTEINA	18.3 ±0.1	17.4 ±0.3	17.8 ±0.4	17.8 ±0.5	16.3 ±0.7	18.3 ±0.3	18.4 ±0.2	17.2 ±0.1
	GRASA	4.8 ±0.4	4.4 ±0.3	2.8 ±0.3	3.9 ±0.6	1.1 ±0.1	5.9 ±0.8	4.7 ±0.3	6.6 ±0.6
G-II	HUMEDAD	78.8 ±0.6	76.9 ±1.2	79.8 ±0.9	76.7 ±0.5	78.9 ±1.1	73.9 ±0.6	78.2 ±0.9	71.9 ±0.3
	PROTEINA	16.3 ±0.4	17.7 ±0.2	15.9 ±0.5	17.1 ±0.1	17.7 ±0.4	16.8 ±0.2	17.3 ±0.6	17.2 ±0.4
	GRASA	4.1 ±0.8	5.9 ±1.2	4.0 ±0.6	6.2 ±0.7	4.1 ±0.9	6.5 ±0.3	4.9 ±0.5	7.4 ±0.5

☒: Ayuno de diez días.

TABLA V .- COMPOSICION EN HUMEDAD, PROTEINA Y GRASA DEL HIGADO EN LOS EXP. P-II y G-II(%)

	0	1	2	3	4	5	6	7	
P-II	HUMEDAD	73.9 ±1.8	74.2 ±0.5	74.2 ±0.2	76.2 ±1.4	76.4 ±1.0	76.2 ±1.9	79.1 ±2.4	78.1 ±2.6
	PROTEINA	16.9 ±0.1	18.0 ±0.5	23.3 ±0.1	17.5 ±0.3	18.9 ±0.2	16.3 ±0.5	17.1 ±0.1	15.1 ±0.1
	GRASA	4.7 ±0.4	4.9 ±0.1	7.8 ±0.7	7.0 ±2.1	10.0 ±0.5	4.5 ±0.1	4.3 ±0.1	3.9 ±0.8
G-II	HUMEDAD	76.0 ±0.2	76.3 ±0.1	78.6	76.9 ±0.1	77.6 ±0.3	76.3 ±0.4	76.9 ±0.6	79.7 ±0.8
	PROTEINA	15.6 ±0.8	19.9 ±0.3	19.8 ±0.3	17.8 ±0.8	19.8 ±0.6	17.5 ±0.8	16.1 ±0.2	16.5 ±0.6
	GRASA	6.1 ±0.6	5.5 ±0.1	8.1 ±0.5	6.7 ±0.7	6.6 ±1.1	11.7 ±1.2	6.4 ±1.1	6.5 ±0.4

±: Ayuno de diez días.

TABLA VI.- COMPOSICION EN HUMEDAD, PROTEINA Y GRASA DEL DIGESTIVO EN LOS EXP. P-II Y G-II (%)

	①	1	II	2	3	III	4	5	IV	6	V	7
P-II	HUMEDAD	74.8 ±0.8	77.1 ±1.9	76.9 ±2.4	73.0 ±3.3	70.0 ±3.3	74.2 ±0.4	74.1 ±2.1	73.9 ±0.6			
	PROTEINA	12.7 ±0.4	13.6 ±0.1	15.9 ±0.1	14.7 ±0.3	16.3 ±0.5	12.4 ±0.2	12.8 ±0.8	11.6 ±0.1			
	GRASA	5.3 ±0.8	6.7 ±1.0	12.9 ±2.3	18.6 ±1.4	2.7 ±0.2	20.6 ±0.0	19.8 ±4.0	21.4 ±1.4			
G-II	HUMEDAD	76.4 ±1.3	57.8 ±8.0	73.8 ±5.6	71.4 ±5.6	73.2 ±5.8	74.9 ±0.6	80.6 ±1.0	73.3 ±1.5			
	PROTEINA	12.2 ±0.4	13.6 ±1.2	14.2 ±0.6	10.8 ±0.6	15.3 ±1.3	11.8 ±0.4	12.5 ±0.5	13.8 ±0.4			
	GRASA	12.1 ±0.3	26.5 ±0.9	20.4 ±1.2	21.0 ±2.0	18.6 ±0.9	20.6 ±0.7	6.4 ±0.9	9.6 ±0.1			

II: Ayuno de diez días.

TABLA VII.- VALOR PRODUCTIVO DE LA PROTEINA. DIETA P-II. PERIODO I

TRUCHA	PESO (g)			N CORPORAL (mg)			INGESTA 21 días N ingerido (s.s.)	N ingerido (mg)	PPV
	nº	inic	final	incr	inic	final			
1	62	76	14	1643	1989	346	28.2	2200	15.7
2	57	69	12	1511	2038	527	20.9	1630	32.3
3	62	80	18	1643	2140	497	23.7	1849	26.9
4	63	81	18	1670	2287	617	21.6	1685	36.6
5	47	53	6	1246	1450	204	12.6	983	21.2
									26.5
									±3.3

TABLA VIII.- VALOR PRODUCTIVO DE LA PROTEINA. DIETA P-II. PERIODO III.

TRUCHA nº	PESO (g)			N CORPORAL (mg)			INGESTA	N ing.	PPV
	inic.	final	increm.	inic.	final	increm.	21 días (s.s.)	mg	
1	49	56	7	1367	1491	124	8.9	696	17.8
2	56	75	19	1562	1999	437	25.9	2020	21.6
3	60	88	28	1674	2451	777	26.7	2083	37.3
4	58	81	23	1618	2151	533	25.0	1950	27.3
									<u>26.0</u>
									±3.7

TABLA IX.- VALOR PRODUCTIVO DE LA PROTEINA. DIETA P-II. PERIODO V.

TRUCHA nº	PESO (g)			N CORPORAL (mg)			INGESTA	N ing.	PPV
	inic.	final	incred.	inic.	final	incred.	21 días (s.s.)	mg	
1	64	77	13	1879	2030	151	16.6	1295	11.7
2	75	92	17	2202	2608	406	22.6	1760	23.1
3	66	81	15	1938	2501	563	22.2	1732	32.5
4	63	79	16	1850	2145	295	24.3	18.95	$\frac{15.6}{20.7}$ +3.9

TABLA X VALOR PRODUCTIVO DE LA PROTEINA. DIETA P-II, PERIODO VII

TRUCHA nº	PESO (g)			N CORPORAL (mg)			21 días (s.s)(g)	N ingerido (mg)	PPV
	inic	final	incr	INIC	final	incr			
1	66	78	12	1813	1938	125	10.2	792	15.8
2	82	103	21	2253	2709	456	20.7	1615	28.2
3	66	88	22	1813	2236	423	19.2	1501	28.2
4	57	67	10	1566	1742	176	10.4	813	21.6
5	53	67	14	1456	1826	370	9.8	767	48.2
6	72	100	28	1978	2510	532	20.9	1630	32.6
									29.1
									±4.1

TABLA XI.- VALOR PRODUCTIVO DE LA PROTEINA. DIETA G-II. PERIODO-I

TRUCHA nº	PESO (g)			N CORPORAL (mg)			INGESTA 21 días (s.s.)(g)	N ingerido (mg)	PPV
	inic	final	incr	inic	final	incr			
1	44	61	17	1146	1500	354	20.5	1240	28.5
2	36	47	11	938	1188	250	15.7	950	26.3
3	50	65	15	1302	1663	361	21.8	1320	27.3
4	40	53	13	1042	1359	317	16.7	1010	31.4
5	52	59	7	1539	1782	243	12.7	7715	<u>31.5</u> 29.0 +0.9

TABLA XII.- VALOR PRODUCTIVO DE LA PROTEINA. DIETA G-II. PERIODO III

TRUCHA	PESO(g)			N CORPORAL (mg)			INGESTA	PPV	
	nº	inic	final	incr.	inic	final			incr.
1	54	64	10	1447	1746	299	16.6	1008	29.7
2	49	62	13	1313	1623	310	18.5	1123	27.6
									28.6
									±0.7

TABLA XIII.- VALOR PRODUCTIVO DE LA PROTEINA.- DIETA G-II. PERIODO V

TRUCHA	PESO (g)			N CORPORAL (mg)			INGESTA		PPV
	nº	inic	final	incr	inic	final	incr	21 días (s.s.)	N ingerido (mg)
1	56	66	10	1542	1815	273	13.8	837	32.6
2	48	64	15	1322	1632	310	16.5	1001	31.0
3	60	76	16	1652	1874	222	8.7	532	41.7
4	51	64	13	1405	1564	159	9	546	$\frac{29.1}{33.6}$ +2.4

TABLA XIV.- VALOR PRODUCTIVO DE LA PROTEINA. DIETA G-II. PERIODO VII

TRUCHA	PESO(g)			N CORPORAL (mg)			INGESTA		PPV
	nº	inic	final	incr	inic	final	incr	21 días N ingerido (s.s.)	
1	42	50	8	1213	1438	225	14.7	895	25.1
2	53	65	12	1531	1764	233	14.8	896	26.0
									25.6
									+0.3

TABLA XV.- COEFICIENTES DE EFICACIA EN CRECIMIENTO (C E C)

EXPERIMENTO P-II

TRUCHA	PESO (g)			Proteína ing (g)	CEC	
	nº	inic	final			incr
PERIODO I						
	1	62	76	14	13.8	1.0
	2	57	69	12	10.2	1.2
	3	62	80	18	11.5	1.6
	4	63	81	18	10.5	1.7
	5	64	76	12	12.6	0.9
	6	47	53	6	6.1	<u>1.0</u> 1.2 ±0.1
PERIODO III						
	1	49	56	7	4.3	1.6
	2	56	75	19	12.6	1.5
	3	60	88	28	15.0	2.1
	4	58	81	23	12.2	<u>1.9</u> 1.8 ±0.1
PERIODO V						
	1	64	77	13	8.1	1.6
	2	75	92	17	11.0	1.5
	3	66	81	15	10.8	1.4
	4	63	79	16	11.8	1.4
	5	61	81	20	10.5	<u>1.9</u> 1.6 ±0.1
PERIODO VII						
	1	66	78	12	4.9	2.4
	2	82	103	21	10.1	2.1
	3	66	88	22	9.4	2.3
	4	57	67	10	5.1	1.9
	5	53	67	14	4.8	2.9
	6	72	100	28	10.2	<u>2.7</u> 2.4 ±0.1

TABLA XV(cont).- COEFICIENTES DE EFICACIA EN CRECIMIENTO
(C E C) EN EXPERIMENTO G-II

	TRUCHA nº	PESO (g)			Proteína ing (g)	CEC
		inic	final	incr		
PERIODO I	1	44	61	17	7.7	2.2
	2	36	47	11	5.9	1.8
	3	50	65	15	8.2	1.8
	4	40	53	13	6.3	2.1
	5	52	59	7	4.8	1.4
	6	53	58	5	4.8	1.0
	7	49	59	10	6.9	<u>1.4</u> 1.7 +0.1
PERIODO III	1	57	60	3	1.6	1.9
	2	54	64	10	6.3	1.6
	3	49	62	13	7.0	<u>1.8</u> 1.8 +0.1
PERIODO V	1	56	66	10	5.2	1.9
	2	48	64	16	6.3	<u>2.6</u> 2.2 +0.2
PERIODO VII	1	42	50	8	5.5.	1.4
	2	60	72	12	6.3	1.9
	3	53	65	12	5.5	2.2
	4	38	51	13	6.6	<u>2.0</u> 1.9 +0.1

TABLA XVI.- EXCRECION DE NH_3 EN LOS EXPERIMENTOS

HORA	P-IIyG-II	
	P-II (mg NH_3 /Kg trucha·litro agua)	G-II
0	0	0
1	25.4	12.0
2	34.8	10.1
3	41.3	12.8
4	47.6	20.8
5	54.3	18.4
6	61.1	31.1
7	72.4	34.8
8	75.8	39.3
9	69.9	39.7
10	78.5	45.1
11	73.0	40.8
12	70.0	34.4
13	77.8	—
14	84.3	46.0
15	89.2	58.6
16	75.5	61.2
17	78.8	67.7
18	79.5	61.7
19	72.2	67.1
20	87.8	69.2

TABLA XVII.- ACTIVIDAD DE LA PEPCK HEPATICA

EXPERIMENTOS P-I y G-I

DIETA	1	2	3	4	5	6
P-I	19.8 ±2.3	7.1 ±0.7	13.8 ±0.4	12.8 ±0.7	18.9 ±2.1	13.8 ±0.4
G-I	12.5 ±1.5	8.0 ±0.5	10.1 ±0.3	10.6 ±0.5	12.4 —	10.8 ±0.1

EXPERIMENTOS P-II y G-II

DIETA	0	1	2	3	4	5	6	7
P-II	7.4 ±0.4	8.3 ±1.2	9.4 ±1.2	7.3 ±0.1	6.9 ±0.6	5.4 ±0.3	6.9 ±0.7	9.6 ±0.9
G-II	4.7 ±0.6	3.5 ±0.1	4.7 ±0.3	4.6 ±0.4	4.0 ±1.0	7.1 ±0.6	9.7 ±0.9	6.2 ±0.16

Nota: Las actividades estan expresadas en nanomoles de sustrato transformado por mgr proteina y por minuto.

TABLA XVIII.- ACTIVIDAD DE GOT y GPT HEPATICAS

DIETA	ENZIMA	1	2	3	4	5	6
P-I	GOT	66.9 ±9.8	378.9 ±28.2	226.4 ±29.0	59.4 ±1.9	151.0 ±14.6	—
	GPT	263.6 ±86.5	233.0 ±31.4	94.7 ±9.8	171.5 ±25.4	53.5 ±13.3	—
G-I	GOT	159.6 ±12.6	250.2 ±10.7	96.6 ±4.2	205.7 ±24.0	262.5 —	102.7 —
	GPT	171.2 ±19.3	79.0 ±4.2	33.1 ±2.4	44.3 ±10.6	76.1 —	112.0 ±2.2

Nota: Las actividades están expresadas en nanomoles de sustrato transformados por mg de proteína y por minuto.

TABLA XVIII (cont).- ACTIVIDAD DE GOT Y GPT HEPATICAS

DIETA	ENZIMA	0	1	2	3	4	5	6	7
	GOT	108.2 ±0.6	203.7 ±19.9	405.2 ±50.9	154.2 ±27.2	400.0 —	263.3 ±21.8	230.2 ±34.1	170.3 ±13.0
P-II									
	GPT	118.1 ±3.8	199.9 ±18.8	318.4 ±40.6	194.1 ±33.7	563.3 ±21.2	231.2 ±34.3	321.3 ±34.8	385.1 ±21.7
	GOT	253.8 ±14.2	209.8 ±34.3	193.9 ±28.5	453.7 ±53.0	383.6 ±52.2	—	152.6 ±24.5	139.8 ±38.4
G-II									
	GPT	218.5 ±19.8	481.1 ±32.9	328.9 ±13.6	276.3 ±24.1	114.0 ±15.6	591.5 ±102.0	253.0 ±40.8	403.6 ±95.6

Nota: Las actividades están expresadas en nanomoles de sustrato transformado por mg de proteína y minuto.

TABLA XIX.- TABLA RESUMEN (EXPS. P-II Y G-II)

	0	1	2	3	4	5	6	7
P-II								
PEPCK	7.4	8.3	9.4	7.3	6.9	5.4	6.9	9.6
ATT	226.3	403.6	723.6	348.7	963.3	494.6	551.5	551.4
PPV	26.6	24.0	26.0		20.7		29.1	
CEC	1.23		1.79		1.56		1.41	
G-II								
PEPCK	4.7	3.5	4.7	4.6	4.0	7.1	9.7	6.2
ATT	472.3	691.0	522.8	730.0	497.7	591.5	405.6	543.4
PPV	29.0		28.6		33.6		25.6	
CEC	1.69		1.78		2.23		1.88	

PePCK : Fosfoenol piruvato carboxicinasa

ATT : Actividad transaminásica total

PPV : Valor productivo de la proteína

CEC : Coeficiente de eficacia en crecimiento

5. DISCUSSION

5.- DISCUSION

Como ya se ha indicado en Método (ver 3.1), nuestro diseño experimental comprende ensayos realizados, para cada dieta, a lo largo de 4 a 6 meses, en los cuales se alternan periodos largos de alimentación con otros mas cortos de ayuno. Dicho diseño se basa en resultados anteriores de nuestro Departamento (59), según los cuales, el hecho de intercalar periodos de ayuno resulta útil, cuando los animales ingieren una dieta rica en grasa, para paliar los efectos negativos de la acumulación de grasa en los diferentes tejidos.

Sobre este diseño, se han estudiado las repercusiones de la composición de la dieta sobre una serie de parámetros fisiológicos y bioquímicos, que comprenden: Cambios del peso y composición del cuerpo y de algunos órganos, utilización nutritiva de la proteína de la dieta, juzgada en función de diversos índices, y modificaciones de la actividad de varias enzimas hepáticas relacionadas con los aspectos claves del metabolismo proteico.

En cada uno de estos apartados discutiremos la evolución de los datos a lo largo de todo el periodo experimental, y los cambios en los periodos de alimentación y ayuno, para cada dieta, pasando despues a comparar los

resultados de una y otra dieta, tanto globalmente como en cada uno de los periodos correspondientes.

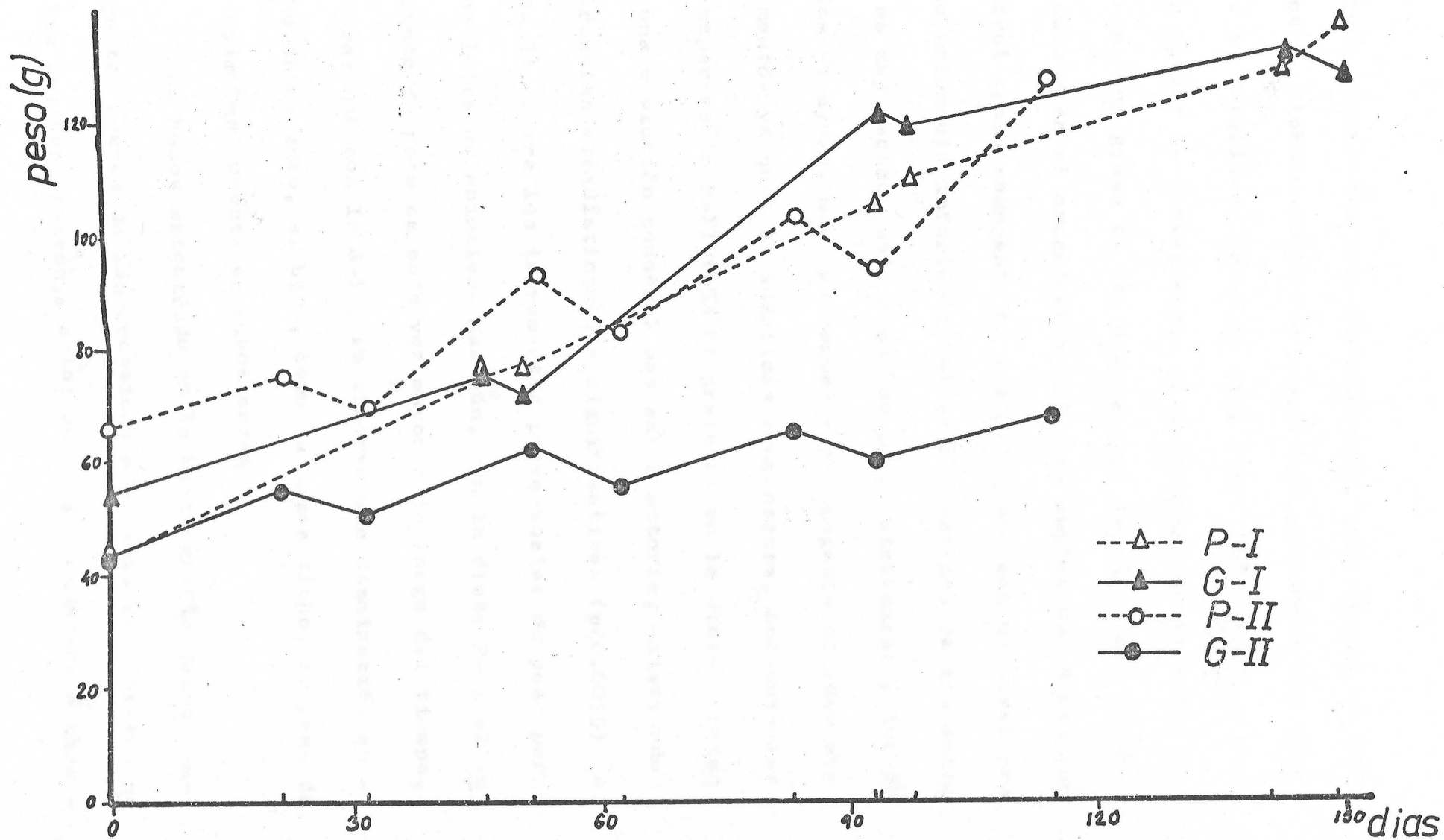
5.1.- SOBRE LA EVOLUCION PONDERAL

5.1.1. Sobre la evolución ponderal de los animales

En todos los experimentos y para las cuatro dietas ensayadas (Fig. 2) (Tabla 2), se observó un incremento de peso a lo largo del periodo experimental, a pesar de la existencia de periodos mas o menos largos de ayuno; como es lógico durante dichos intervalos el peso de los animales desciende en todos los casos.

La comparación de la evolución ponderal para las diferentes dietas ensayadas, revela variaciones apreciables, en función, no tanto del nivel graso, a pesar de la evidente importancia de este, cuanto del nivel proteico de las mismas. Asi en los experimentos P-I y G-I, en los que se emplearon respectivamente dietas con un 54% de proteína y un 6% de grasa, y con un 48% de proteína y un 14% de grasa, la evolución ponderal fué sensiblemente idéntica, a pesar de que los pesos iniciales difieren ligeramente, y de que en el caso de la dieta grasa se han intercalado periodos de ayuno. En este sentido es fundamental, para poder establecer comparaciones, el hecho de que las die-

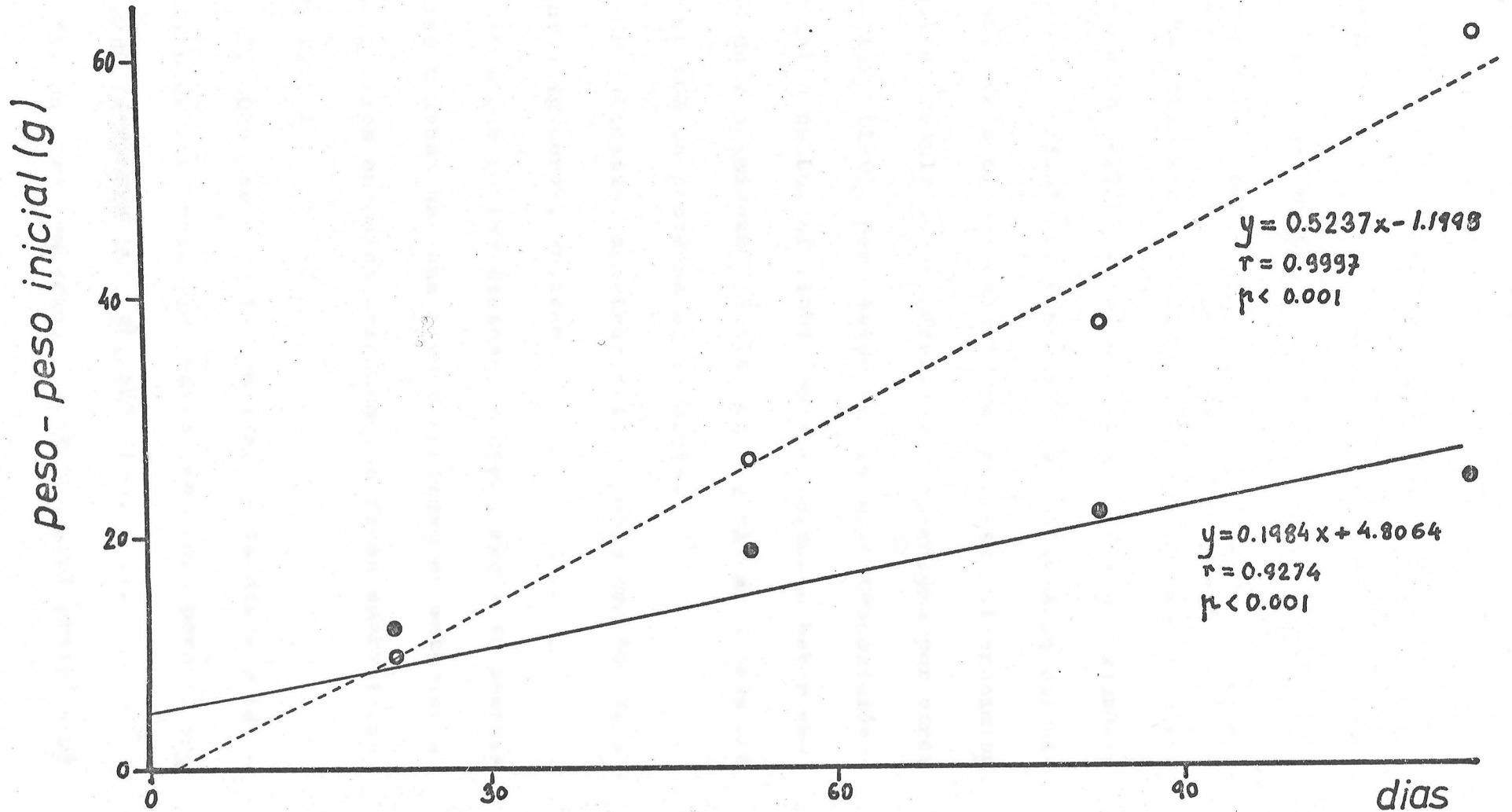
Fig. 2- EVOLUCION PONDERAL



tas sean aproximadamente isocalóricas, como ocurre en nuestro caso. Globalmente estos resultados confirman los obtenidos en anteriores trabajos (59) (95) (185) (211), y parecen apoyar la conveniencia de sustituir parcialmente la proteína por grasa en las dietas para truchas. Sin embargo, cuando en el experimento G-II, se emplea una dieta con un nivel graso semejante al del G-I, pero con un nivel proteico netamente inferior (36%) el crecimiento de los animales es muy escaso; este hecho no puede atribuirse a los periodos de ayuno, mas frecuentes y prolongados en este experimento, ya que, en idénticas condiciones, los animales del experimento P-II (45% de proteína en la dieta) presentan una evolución ponderal mas satisfactoria, existiendo diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.0025$) (Fig. 3), entre los incrementos porcentuales de peso para ambos lotes de animales. Mas aún, con la dieta P-II el incremento de peso es cada vez mayor a lo largo del tiempo, mientras que con la G-II, se observa una disminución en dicho incremento, si bien, como ya hemos dicho, el peso de los animales aumenta en ambos casos.

No hemos encontrado en la bibliografía datos concluyentes acerca de las necesidades mínimas de proteína para las truchas en crecimiento; se ha indicado que dichas -

FIG. 3.- INCREMENTO DE PESO EN LOS EXP. P-II Y G-II



necesidades serían aproximadamente tres veces superiores a las de mamíferos y aves (149) y la mayor parte de los autores opinan que el óptimo de proteínas en la dieta está muy por encima del 40% (46, 91, 192,); por ello creemos que es posible que la dieta empleada por nosotros en el experimento G-II esté en el límite de las necesidades proteicas del animal; este hecho, y no el aumento del nivel graso, sería el responsable del retraso del crecimiento. Nuestros resultados confirman los obtenidos por otros autores (142) (149), pero están en clara contraposición con los datos de LUQUET (138), quienes afirman haber encontrado un crecimiento idéntico en truchas arco iris con un 30 y un 60% de proteína en la dieta.

En definitiva nuestros datos, junto con los de otros investigadores, indican:

19.- Que en las dietas que normalmente se suministran a las truchas hay una cierta cantidad de material proteico que los animales utilizan con fines energéticos (39, 59, 170, 171).

20.- Que parte de la proteína de la dieta puede ser sustituida por grasa sin graves problemas para el crecimiento de la trucha (59, 95, 185, 186, 211).

30.- Que, sin embargo, existe un nivel proteico má

nimo por debajo del cual el crecimiento de la trucha se resiente seriamente, y que además este nivel mínimo es relativamente elevado, no muy alejado del 36%, según toda probabilidad.

Es conveniente indicar aquí que lo antedicho se refiere a nuestras condiciones experimentales, y naturalmente la situación puede ser muy diferente cuando se utilizan en la dieta proteínas con distinta calidad nutritiva, así como para animales cuyos pesos estén fuera de los márgenes estudiados por nosotros.

En cuanto al efecto de los periodos de ayuno sobre el peso de las truchas, la tónica general es idéntica para ambas dietas; la disminución de peso durante estos intervalos, expresada porcentualmente respecto al peso al comienzo de los mismos, es ligeramente superior para las truchas alimentadas con la dieta proteica (TABLA II), si bien las diferencias carecen de significación estadística. Es posible, sin embargo, que estas variaciones se hubieran hecho más marcadas para periodos más prolongados de ayuno; en todo caso la menor pérdida de peso con la dieta grasa tiene un sentido biológico claro, si tenemos en cuenta que estos animales, que ingieren una dieta con un nivel proteico cercano a las necesidades mínimas, y con alto ni

vel graso, deben utilizar lípidos preferentemente como -
 fuente energética durante el ayuno, mientras que las tru-
 chas del experimento P-II utilizarían tanto lípidos como
 prótidos, y naturalmente el peso del material utilizado -
 para el mismo aporte energético sería inferior en el lote
 G-II que en el P-II. Esta hipótesis queda indirectamente
 confirmada porque en la experiencia G-I, en la que los -
 animales ingieren una dieta con elevados niveles tanto de
 grasa como de proteína, lo que les permite acumular canti-
 dades importantes de grasa corporal, el descenso de peso
 durante periodos breves de ayuno es todavía menor.

5.1.2. Sobre la evolución ponderal del hígado y tracto digestivo.-

Como es obvio el peso del hígado aumenta a medida
 que lo hace el peso de las truchas, y disminuye durante -
 los intervalos de ayuno, para ambas dietas (G-II y P-II)
 (tabla III). Más interés presenta el estudio de la rela-
 ción existente entre la evolución ponderal del hígado y -
 del animal, que viene dada por la relación hepato-somáti-
 ca (RHS). En nuestros ensayos se observa que la RHS va ele-
 vándose con el peso de los animales, entre los límites -
 estudiados por nosotros, y esto se cumple para las dos -
 dietas, encontrándose en ambos casos una correlación esta

dísticamente significativa ($P < 0,001$) (Fig. 4).

Estos resultados están en desacuerdo con los de Denton y Yousef (66), quienes en truchas de tamaño similar a los nuestras no observan cambios en la relación entre peso del hígado y peso del cuerpo, en función de la edad.

Como se puede observar las dos rectas de regresión tienen pendientes diferentes y se cortan en el punto correspondiente a un peso de 52 gr.; por encima del mismo - la RHS es superior en los animales que ingieren, la dieta grasa, a igualdad de peso, y esto es lo que ocurre en nuestros ensayos, lo cual puede atribuirse a la acumulación de grasa en el hígado a lo largo del período experimental, - teniendo en cuenta además que el tiempo necesario para alcanzar un determinado peso es más largo con la dieta grasa. Al final de cada período de alimentación las RHS prácticamente coinciden para las dos dietas, salvo en los puntos iniciales, lo que evidentemente se debe a que se han compensado los efectos de la diferencia de peso y de la distinta alimentación.

En los periodos de ayuno la RHS desciende marcada y significativamente (Fig. 5), resultados similares han sido descritos por JURSS y NICOLAI (104), si bien dichos

Fig.4-INFLUENCIA DEL PESO DE LA TRUCHA

SOBRE LA RELACION HEPATOSOMATICA

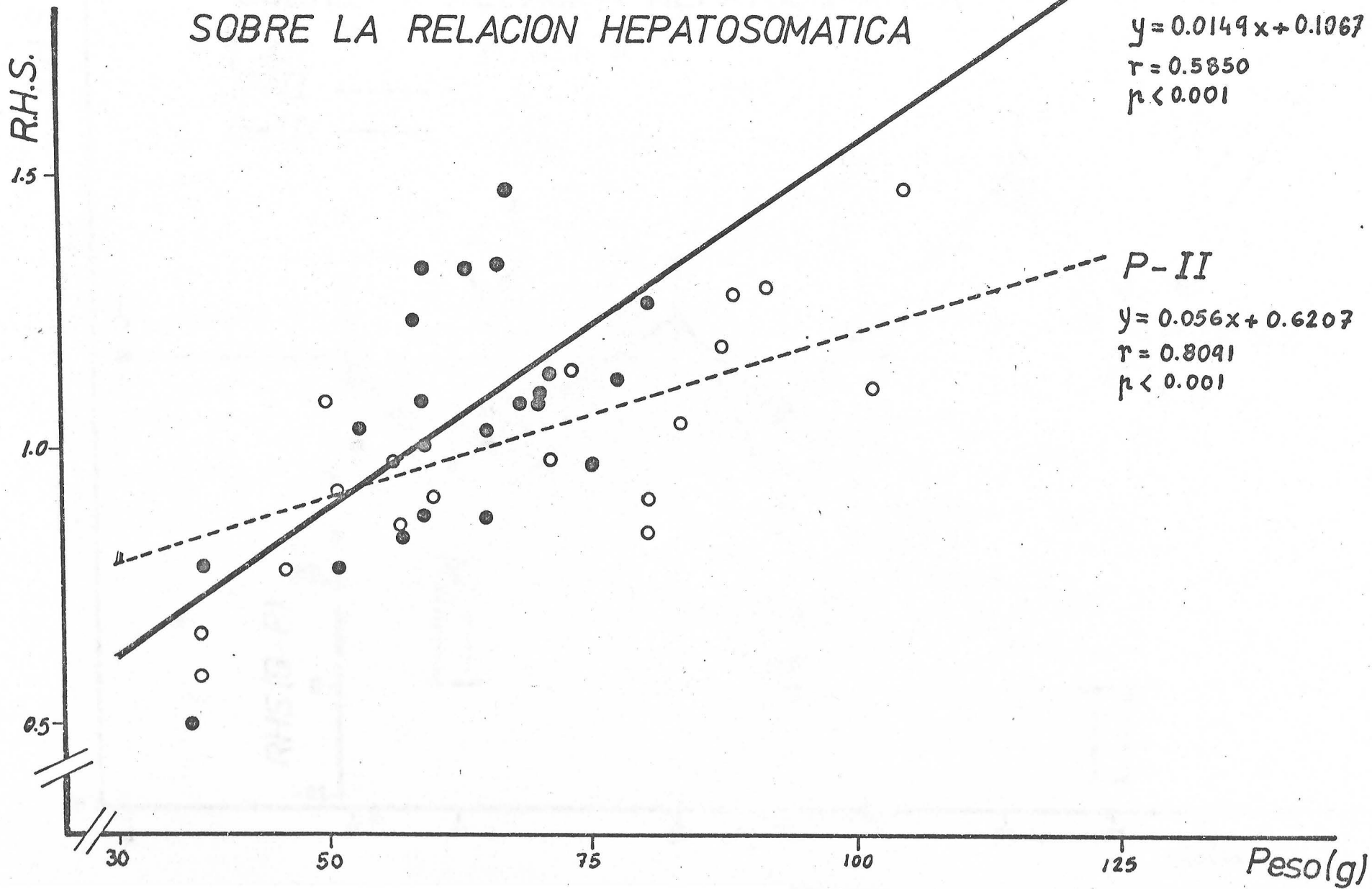
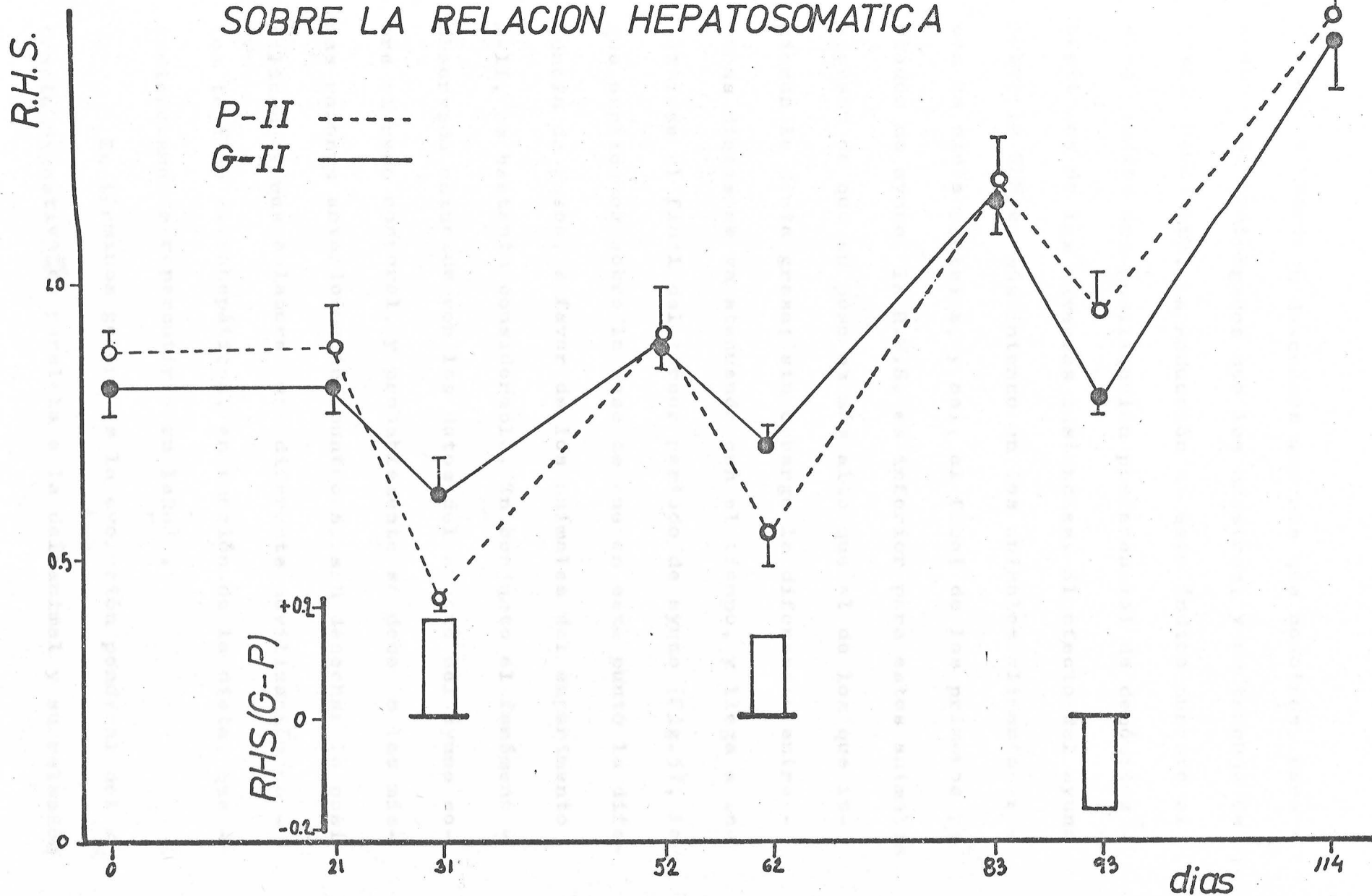


Fig.5- INFLUENCIA DEL TIPO DE DIETA Y DEL AYUNO
 SOBRE LA RELACION HEPATOSOMATICA



autores encuentran descensos menores que nosotros, para ayunos más prolongados que los nuestros, y en truchas de tamaño semejante. La reducción de este índice durante el ayuno indica una movilización preferencial de depósitos hepáticos de las diversas sustancias. El efecto del ayuno sobre la RHS es más intenso en los animales alimentados con la dieta proteica, y así, al final de los primeros periodos de ayuno, la R.H.S. es inferior para estos animales a pesar de que su peso es más alto que el de los que ingieren la dieta grasa; sin embargo la diferencia entre ambas dietas se va atenuando con el tiempo, y llega a invertirse al final del tercer periodo de ayuno (Fig.5), lo que explicamos sobre la base de que en este punto la diferencia de pesos, a favor de los animales del experimento P-II, es bastante considerable. En conjunto el fenómeno observado coincide con los datos del efecto del ayuno sobre el peso corporal, y probablemente se debe a las mismas razones anteriormente apuntadas, sin desechar la posibilidad de que colabore una diferente movilización de los tejidos extrahepáticos, en función de la dieta, que indirectamente repercutiría en la RHS.

En términos generales la evolución ponderal del tracto digestivo es paralela a la del animal y su relación

con el tipo de dieta ensayada es también análoga (tabla III). Durante los periodos de ayuno el peso del digestivo disminuye, y lo hace proporcionalmente de forma más marcada que el del animal. Atribuimos este hecho a la movilización en condiciones de ayuno de los acúmulos grasos, que, según diversos autores (51) (59), son especialmente abundantes en el tubo digestivo.

5.2. SOBRE LA COMPOSICION CORPORAL.

5.2.1. Sobre la composición de la "carcasse"

(figs. 6 y 7) (tabla IV).

De acuerdo con la información bibliográfica existente (66), la concentración de proteína en la "carcasse" de los peces es notablemente constante en diversas situaciones experimentales; esto mismo se observa en nuestros ensayos, en los que, si bien aparecen fluctuaciones, éstas son de escasa importancia, carecen de significación estadística, y no existe una influencia clara del tipo de dieta ingerido. En valores absolutos, la cantidad de proteína en la "carcasse" crece como es natural a lo largo del tiempo, y el aumento es mayor con la dieta proteica que con la dieta grasa, pero esto es una consecuencia del mayor aumento de peso, ya que en los datos de concentración no hay diferencias.

Fig.6.- COMPOSICION DE LA "CARCASSE" (%)

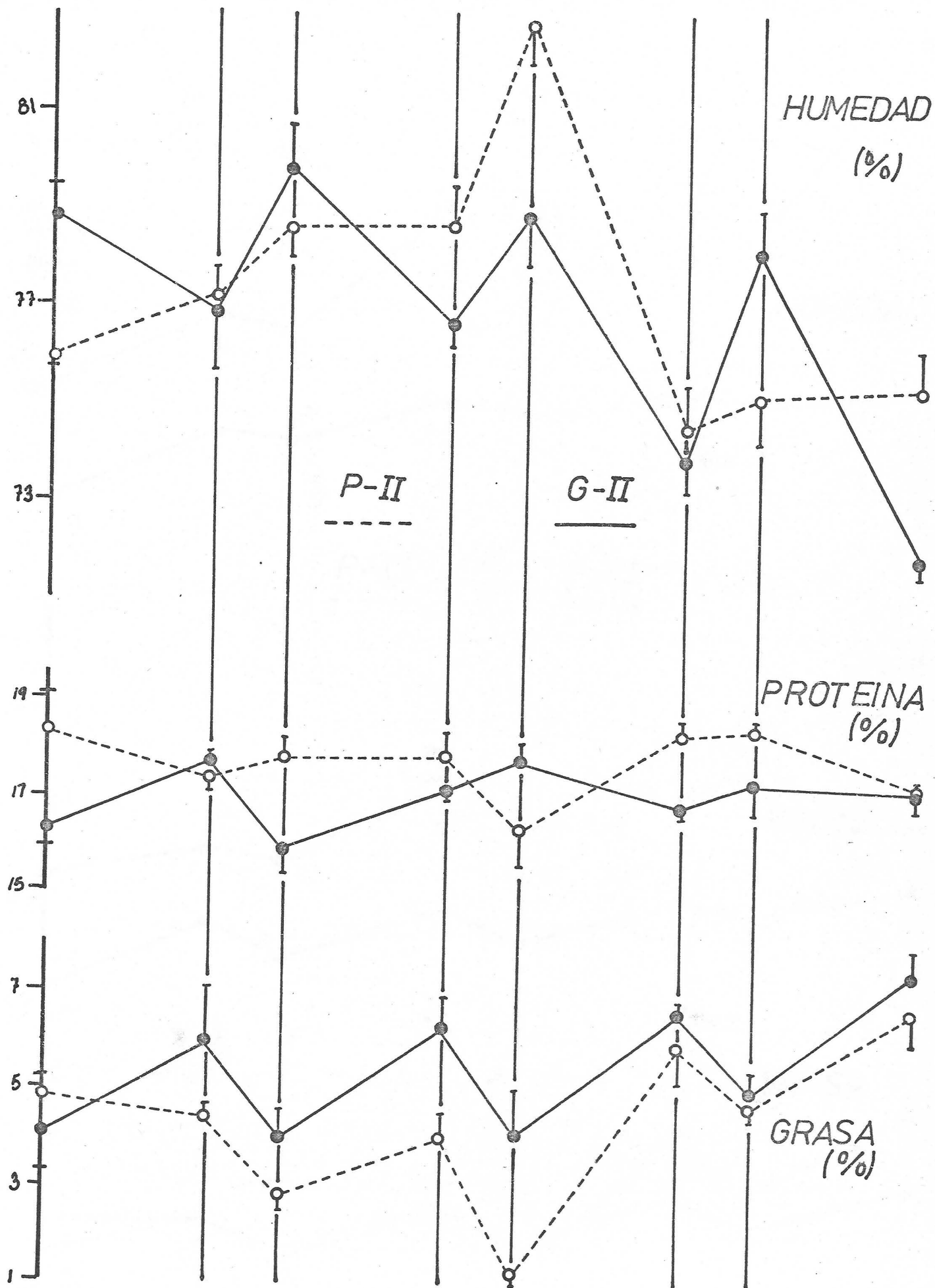
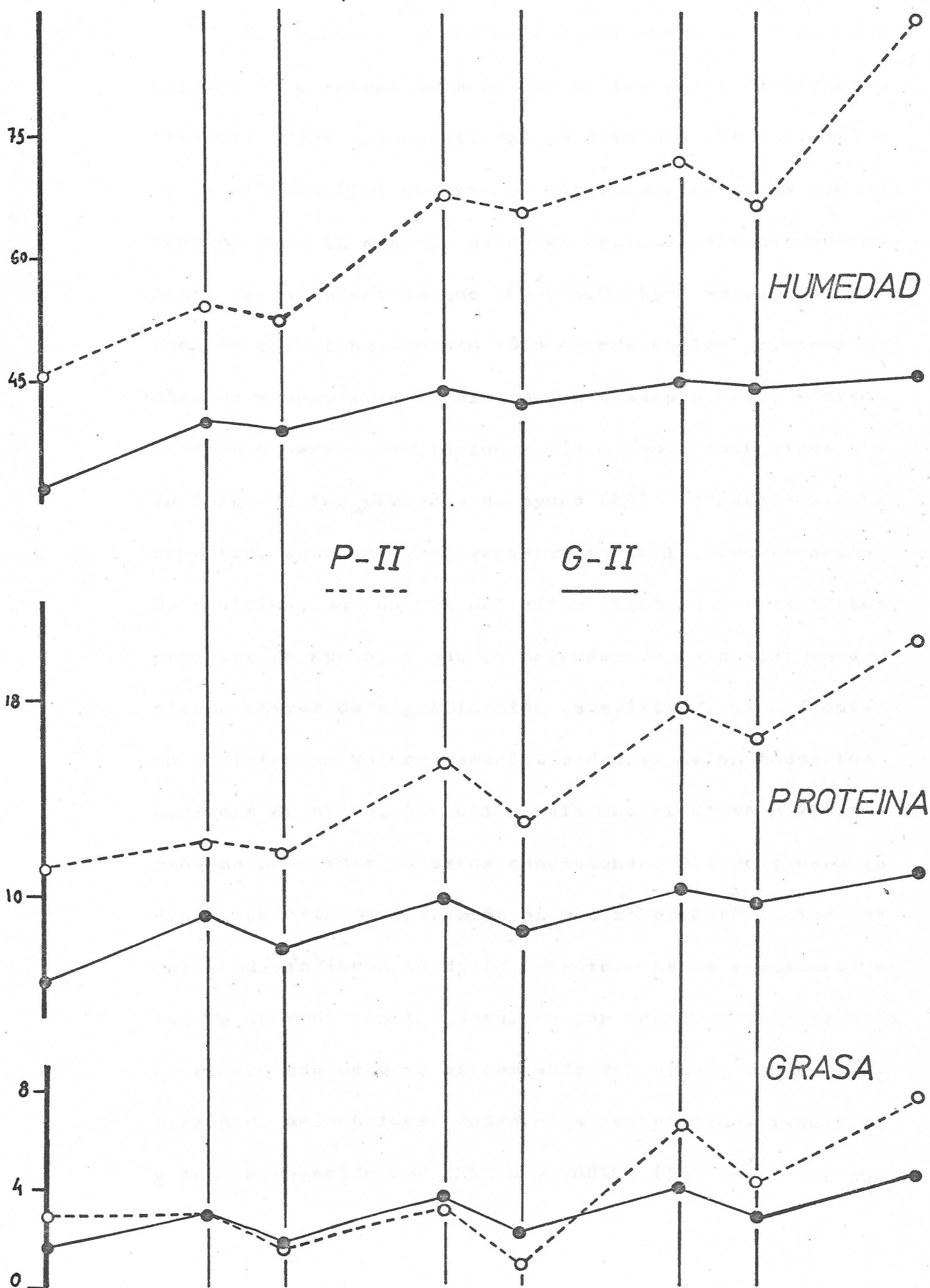


Fig.7.-COMPOSICION DE LA "CARCASSE" (gramos)



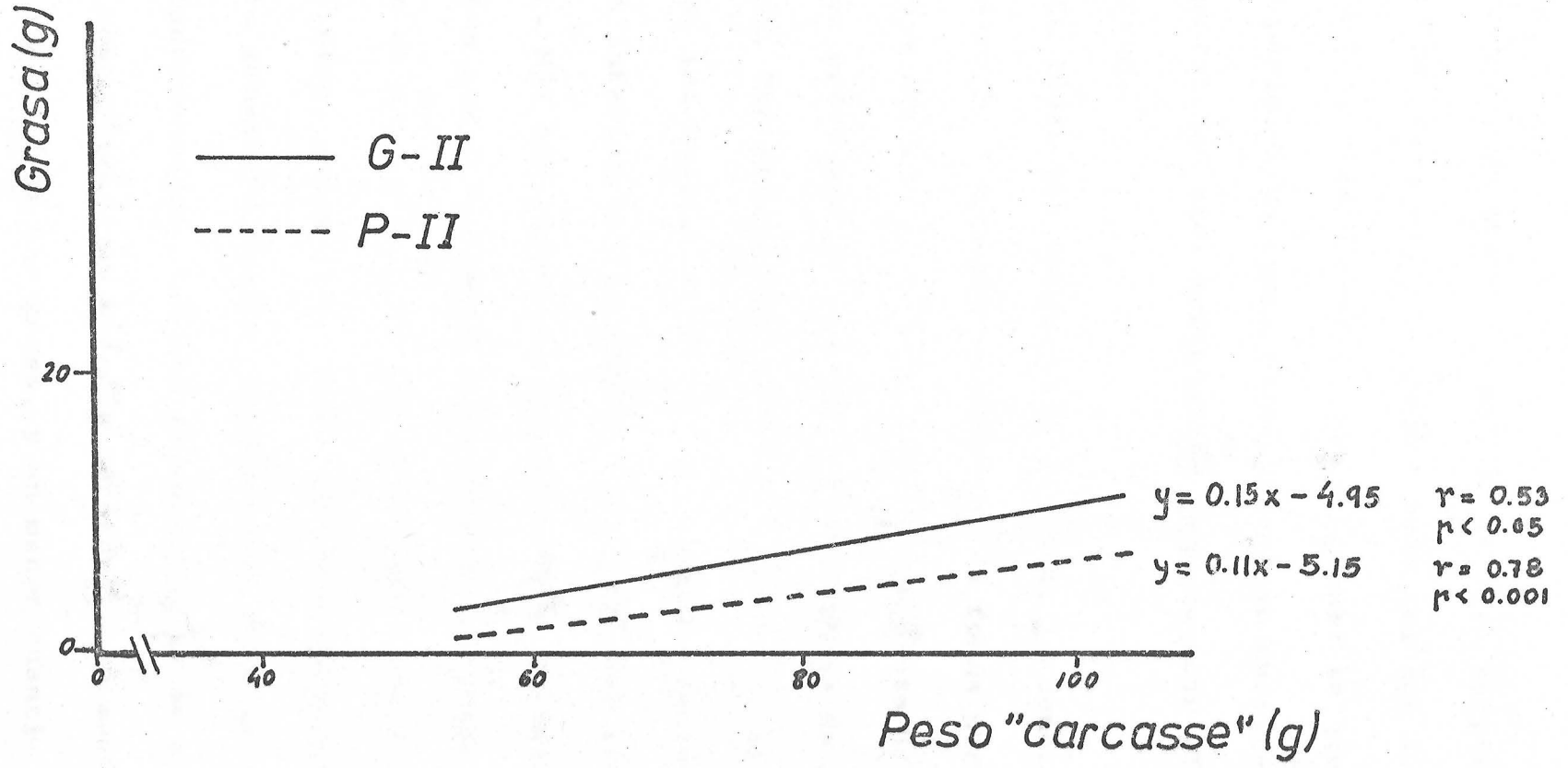
En cuanto a la influencia del ayuno sobre la concentración corporal de proteína en los peces no hay coincidencia entre los resultados de diversos autores; así - DE LA HIGUERA (59) observa un incremento de dicha concentración tras 12 días de ayuno en truchas alimentadas con dieta grasa, mientras que ROBERTSON (194) en bacalao encuentra que dicho aumento sólo ocurre en los primeros días de ayuno, y va seguido de un descenso neto, y otros autores observan oscilaciones más o menos anárquicas a lo largo de los periodos de ayuno (66). En nuestros experimentos, se encuentran variaciones de la concentración de proteína, que no son del mismo signo en los distintos periodos de ayuno, y que no dependen de la dieta, careciendo además de significación estadística. El contenido proteico en valores absolutos desciende en todos los periodos de ayuno, lo cual revela una efectiva movilización de proteínas en estas condiciones, y todo parece indicar que esta movilización es más importante en los animales que ingieren la dieta proteica. Estos resultados están de acuerdo con lo postulado por CREACH y SERRATY (51) en el sentido de que, al comienzo del ayuno, hay una oxidación de aminoácidos predecentes de proteínas tisulares, y con lo sugerido por DENTON y YOUSEF (66) según los cua

les dicha oxidación sería función del tipo de dieta ingerida previamente.

En cuanto a la concentración de grasa en la "carcasse" nuestros datos ponen de manifiesto que dicha concentración es significativamente superior ($p < 0.05$) en los animales alimentados con la dieta grasa, lo que nos habla de una cierta acumulación de grasa en el tejido muscular en las truchas que ingieren dietas con alto contenido lipídico; la diferencia es más marcada en los experimentos G-I y P-I, lo cual es lógico, ya que al ser más elevado el nivel proteico en la dieta G-I que en la dieta G-II, las posibilidades de acumulación de grasa son mayores, y ello está en consonancia con lo descrito por otros autores(59).

El estudio de la correlación lineal entre la cantidad de grasa, el peso corporal es un método idóneo para comparar la cuantía de la acumulación de grasa con ambas dietas ensayadas (Fig 8). Dado que la pendiente de las rectas es muy pequeña, la acumulación de grasa es poco importante a los dos casos. Este hecho es especialmente trascendente en el caso de la dieta G-II, con un nivel graso casi tres veces superior al de la dieta P-II (siendo este último el habitual en los piensos comerciales

Fig.8- CORRELACION GRASAIPESO DE LA "CARCASSE"



para truchas); si bien, a igualdad de peso corporal, la cantidad de grasa es mayor en los animales que ingieren la dieta G-II, las diferencias son escasas, lo que indica que los periodos de ayuno intercalados en nuestro diseño experimental han sido suficientes para reducir el acúmulo de grasa.

En todos los intervalos de ayuno, la concentración de grasa en la "carcasse" disminuye, de forma paralela - para ambas dietas, y el descenso para la dieta G-II es del mismo orden que el aumento a consecuencia de la alimentación. Por otra parte, en todos los casos, al final de dichos intervalos, el valor de la concentración de grasa es inferior en los animales que ingieren la dieta proteica. Más aún cuando se comparan valores absolutos, se observa que el descenso del contenido en grasa durante el ayuno es más acusado que el correspondiente del contenido proteico, sobre todo en los animales alimentados con dieta grasa. En nuestra opinión todo ello indica dos hechos fundamentales: 1º) que en condiciones de ayuno las truchas obtienen la energía necesaria, en mayor proporción a partir de la grasa, y en menor cuantía a partir de proteínas, 2º) que en el caso de la dieta grasa, la cantidad de lípidos que se han acumulado durante los

periodos de alimentación es suficiente para el aporte energético durante el ayuno, sin necesidad de recurrir a los lípidos de reserva. Teóricamente, todo ello debería repercutir en un ahorro de material proteico, lo que en principio debería traducirse en un incremento de la concentración de proteína; esto ocurre, en nuestros ensayos con la dieta grasa G-II, en dos de los tres periodos de ayuno, sin que hayamos podido encontrar una explicación a la falta de este efecto en el primero de ellos. En términos generales, nuestros resultados, salvando las discrepancias debidas a la composición de la dieta y/o al diseño experimental, que son de una gran importancia en este tipo de estudios, no difieren esencialmente de los obtenidos por varios autores en la trucha (59) (66) o en otras especies de peces: carpa (51) y anguila (57)(58).

Los cambios del porcentaje de agua en la "carcasse" son considerables, sobre todo en relación con el ayuno, de acuerdo con lo indicado por otros investigadores (50). Por otra parte las variaciones en la humedad son siempre opuestas a las de las grasas, lo que igualmente ya ha sido observado (2)(66)(137). En nuestros ensayos la humedad aumenta, durante los periodos de ayuno, en consonancia con los datos bibliográficos (28)(66)(155), pero en

valores absolutos el contenido en agua disminuye.

Dichos cambios del contenido hídrico no guardan al parecer relación alguna con las dietas ensayadas.

5.2.2. Sobre la composición del hígado y tracto digestivo (Tablas V y VI)

De forma análoga a lo descrito para la "carcasse", la concentración de proteínas sufre oscilaciones no muy importantes, y que no siguen una pauta determinada; estas oscilaciones son mínimas en el tracto digestivo y más marcadas en el hígado, lo cual es lógico teniendo en cuenta la actividad metabólica de éste órgano. Igualmente, durante el ayuno, tanto en hígado como en digestivo, se aprecian descensos en la cantidad de proteína en valores absolutos, que son más marcados en los animales alimentados con la dieta proteica.

Otros autores (59) han indicado que cuando las truchas ingieren dietas grasas se produce una importante acumulación de lípidos en el hígado, y sobretodo en el tracto digestivo. Se ha sugerido además (59) la conveniencia de intercalar períodos de ayuno para que durante los mismos se reduzca o desaparezca el acúmulo graso. En nuestros ensayos G-II y P-II el ayuno hace descender el contenido en grasa en valores absolutos, tanto en hígado como

en digestivo, como es lógico, pero este hecho no tiene trascendencia porque no se puede hablar de una acumulación de grasa; la concentración de lípidos, al final de los experimentos, es similar en los hígados y tubos digestivos de los animales alimentados con ambas dietas; por otra parte, en los animales que ingieren la dieta grasa, el contenido en grasa al término del periodo experimental es sensiblemente idéntico al inicial. Creemos que estos hechos pueden atribuirse a las características de la dieta grasa empleada, ya que al ser muy bajo el contenido proteico, la mayor parte de la grasa se utiliza con fines energéticos, y por lo tanto no llega a acumularse. Por lo que se refiere al hígado las observaciones histológicas confirman la no existencia de infiltración grasa en dicho órgano.

5.3. SOBRE LA UTILIZACION NUTRITIVA DE LA PROTEINA DE LA DIETA. (tablas VII a XV) (tabla XIX)

La utilización nutritiva de la proteína, juzgada por el Coeficiente de Eficacia en Crecimiento (C.E.C.) y por el Valor Productivo de la Proteína (PPV), en nuestros ensayos es satisfactoria, y ambos índices están dentro de los límites normales (34, 43, 59, 62, 210), para los animales alimentados con ambas dietas, y para todos los perioo

dos experimentales de alimentación. No aparecen en nuestros datos diferencias en función de la dieta para ninguno de los índices considerados, lo que aparentemente se opone a lo encontrado por otros autores, como DE LA HIGUERA (62), STEFFENS y ALBRECHT (210) CAMACHO y col (34) y AUSTRENG (10) (11) (12), todos los cuales sostienen que la adición de grasa a la dieta mejora la utilización nutritiva de la proteína por la trucha. Esta discrepancia puede sin embargo explicarse por el hecho de que, en todos los trabajos citados, la suplementación con grasa se llevó a cabo con cambios muy pequeños de la concentración de proteína en la dieta; por el contrario, en nuestros ensayos, la dieta de alto contenido graso (G-II) tiene un nivel proteico netamente inferior al de la dieta (P-II) (disminución de un 21%) es decir que ha habido una real sustitución de proteína por grasa. En tales condiciones el efecto protector de la grasa sobre la utilización de la proteína no se pone de manifiesto por un aumento en el PPV. En efecto, la adición de grasa reduce el consumo de proteínas con fines energéticos, y esto, a igualdad de nivel proteico en la dieta, eleva el porcentaje de nitrógeno retenido. Pero, cuando el nivel proteico desciende sustancialmente, a pesar de que se ahorre material proteico, la cantidad de proteína que queda disponible para la ga-

nancia de nitrógeno corporal es muy pequeña, y en consecuencia el PPV no aumenta. Esta hipótesis viene confirmada por el hecho de que, en los animales del experimento G-II, el crecimiento se resiente seriamente, como ya hemos visto al comentar los datos de la evolución ponderal; sin embargo, este deterioro no se hace patente en el C.E.C., porque el menor incremento de peso se acompaña de una ingesta a sus necesidades en proteína, sino que el control de la ingesta, que con toda probabilidad existe en estos animales, se realizaría en función del aporte calórico.

Finalmente el hecho de que la grasa de la dieta es eficaz para reducir el consumo de proteínas con fines energéticos, se demuestra claramente al estudiar los datos de producción de NH_3 en ambos lotes de trucha; así, la eliminación de NH_3 (por vía branquial y urinaria fundamentalmente) es significativamente mayor ($P < 0.001$) en los animales que ingieren la dieta proteica P-II de acuerdo con lo indicado por otros autores (9) (86), lo que confirma nuestra interpretación anterior. (Fig 9) (Tabla XVI)

5.4. SOBRE LA ACTIVIDAD DE ALGUNAS ENZIMAS HEPATICAS RELACIONADAS CON LA GLUCONEOGENESIS Y EL METABOLISMO PROTEICO.

5.4.1. Sobre la actividad de la fosfoenolpiru

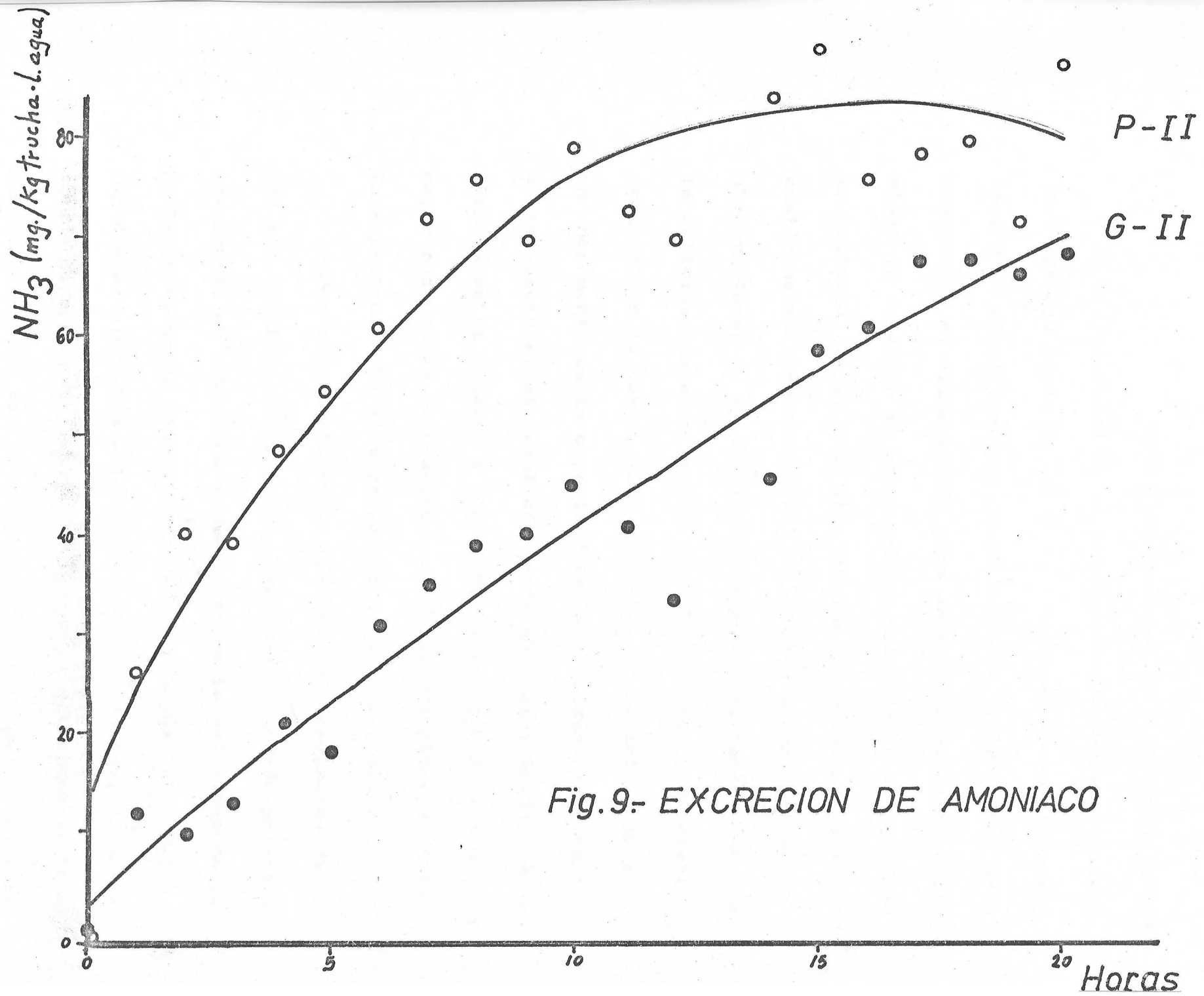


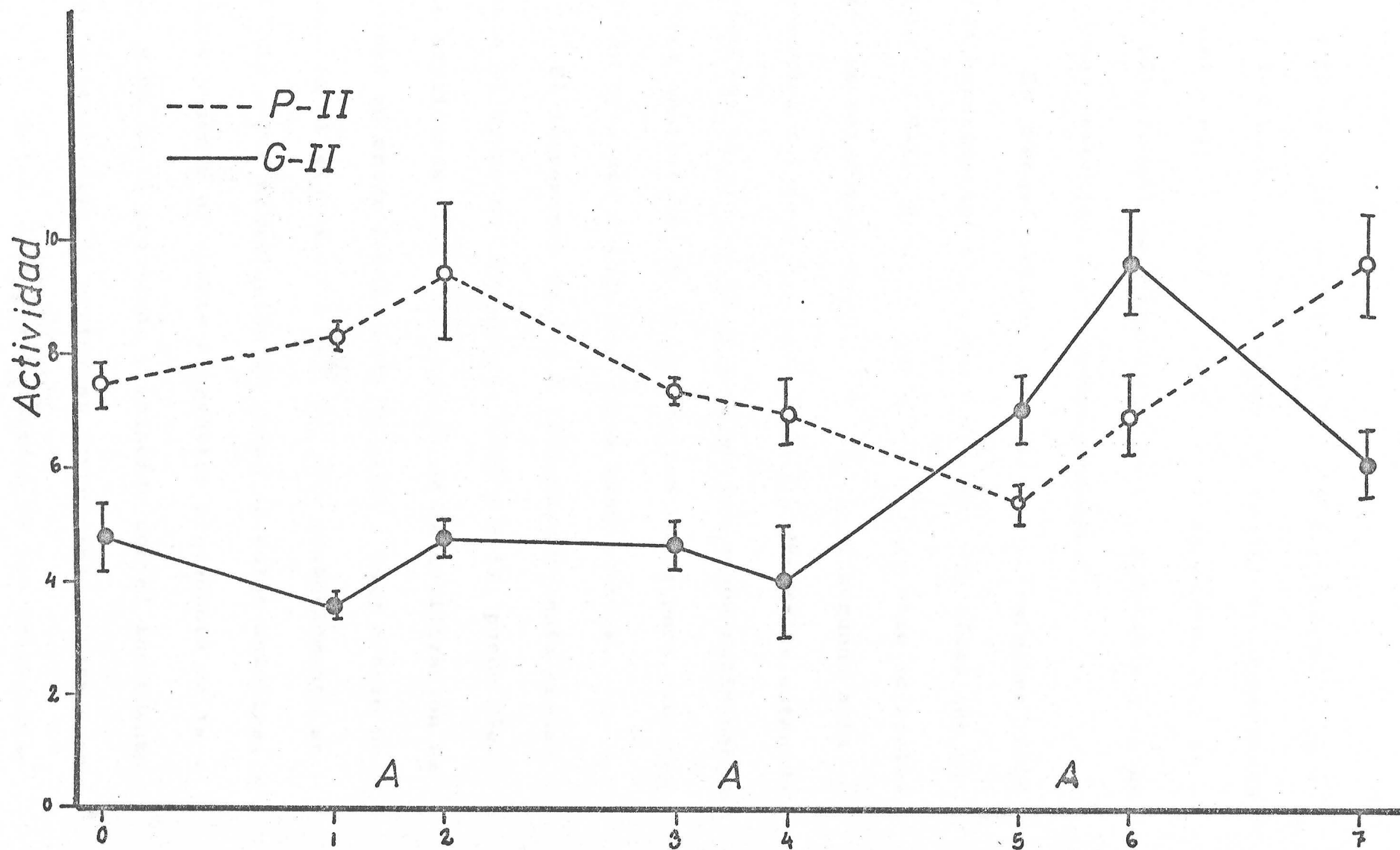
Fig.9- EXCRECION DE AMONIACO

vato carboxicinasa (PEPCK) (Tabla XVII)

La actividad de la fosfo-enol-piruvato-carboxi-cinasa (PEPCK) hepática sufre oscilaciones, no muy importantes, y no significativas, a lo largo de los periodos experimentales de alimentación para ambas dietas. Dicha actividad es superior en los animales alimentados con la dieta proteica (P-II) (Fig 10), siendo las diferencias estadísticamente significativas; este hecho coincide con las observaciones de WALTON y col (230), en el sentido de que la actividad de esta enzima aumenta al hacerlo el nivel proteico de la dieta, todo ello resulta lógico, e indica un incremento en la capacidad de gluconeogénesis a partir de aminoácidos; el resultado sería una mayor producción de glucosa en el hígado, y globalmente, en todo el animal, un mayor consumo de aminoácidos con fines energéticos. Esta interpretación ha sido ya sugerida por otros autores (45).

Por otra parte DE LA HIGUERA (59) empleando dietas con distinto nivel graso, pero con contenido protéico semejante, no encuentra variaciones en la actividad de la PEPCK; esto mismo ocurre en nuestros ensayos P-I y G-I con dietas similares a las del autor mencionado, no apareciendo diferencias significativas en la actividad de la enzima en relación con la alimentación. Todo parece indicar

Fig.10- EVOLUCION DE LA ACTIVIDAD DE LA PEPCK HEPATICA



que la PEPCK varía en función del nivel protéico de la -
dieta, tal como se ha demostrado en mamíferos alimentados
con dietas hiperprotéicas (219), esto es cierto para la -
PEPCK citoplasmática, que es la única, inducible y es la
que hemos determinado en nuestros ensayos.

Es preciso señalar que nuestros datos sobre PEPCK
en los experimentos G-I y P-I son mucho más altos que en
los G-II y P-II, debido a que en el primer caso se reali-
zaron las determinaciones a 37°C, y en el segundo a la -
temperatura corporal del pez. Dichas diferencias están de
acuerdo con el efecto de la temperatura sobre actividad de
la PEPCK en la rata; en todo caso los datos para cada gru-
po de ensayos son útiles con fines comparativos.

El incremento de las actividades de esta enzima -
durante el ayuno en los ensayos G-II y P-II, puede fácil-
mente explicarse como consecuencia de la movilización de
proteínas en estas condiciones (Fig. 10). Este efecto no -
aparece en el experimento G-I, lo cual probablemente se -
debe a la mayor acumulación de grasa en estos animales, -
que hace posible el aporte energético procedente de la -
grasa, y no de la proteína, y coincide con el incremento
de la concentración de proteínas corporales en este caso.

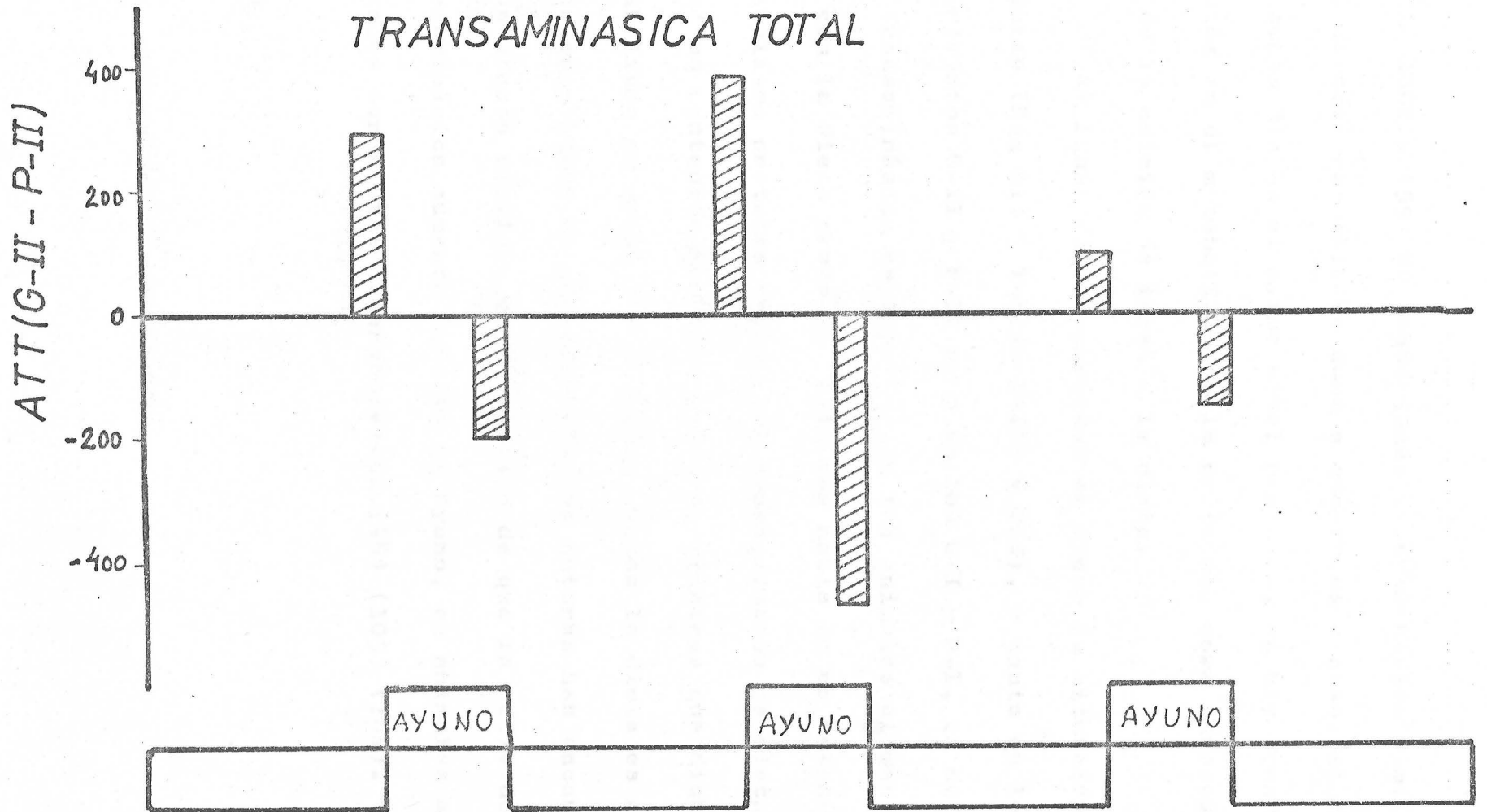
5.4.2. Sobre la actividad de los transamina-

sas (Tablas XVIII y XIX)

Dado el carácter ambivalente de estas enzimas y puesto que los cambios en su actividad pueden deberse, tanto a modificaciones en la síntesis de aminoácidos, como a variaciones en su degradación, es difícil obtener conclusiones claras de la discusión de estos datos.

La actividad transaminásica que llamamos total, obtenida por suma de las actividades de la glutamato-oxalacetato transaminasa (GOT) y de la glutamato-piruvato-transaminasa (GPT), en los períodos de alimentación, es siempre inferior con la dieta proteica (P-II) que con la grasa (G-II) (Fig 11). En nuestra opinión esta diferencia puede explicarse sobre la base de que en los animales que ingieren la dieta grasa, y que utilizan la grasa activamente, los cetoácidos producidos serían transformados en aminoácidos, y ello haría necesaria una actividad exacerbada de las transaminasas, en definitiva el resultado sería un incremento en la síntesis de proteínas, lo cual coincide con la menor excreción de NH_3 , y con el mantenimiento del PPV a pesar de la baja ingesta protéica. Por el contrario en los ensayos P-I y G-I tal diferencia no existe (Tabla XVIII), e incluso se observa una tendencia en sentido contrario, que coincide en lo encontrado por

Fig. 11- INFLUENCIA DEL AYUNO SOBRE LA ACTIVIDAD
TRANSAMINASICA TOTAL



DE LA HIGUERA (59) en condiciones experimentales similares; creemos que ello se debe a que en este caso, al tener ambas dietas el mismo nivel proteico, no hay grandes cambios en el metabolismo de la proteina, como consecuencia de la adición de grasa a la dieta.

Al final de los períodos de ayuno la situación se invierte (Fig 11) (Tablas XVIII y XIX), y tanto en los experimentos G-II y P-II como en los G-I y P-I, la actividad transaminásica es superior en los animales alimentados con la dieta proteica. Ello nos habla de un intenso catabolismo proteico durante el ayuno, cuando la dieta tiene un contenido alto en proteínas, mientras que dicho catabolismo es mucho más reducido cuando la dieta es rica en grasa y pobre en proteina. Varios autores han encontrado un efecto similar, en el sentido de que la actividad transaminásica aumenta durante el ayuno, en animales alimentados con dietas hiperproteicas (48) (103) (104).

6.- CONCLUSIONES

CONCLUSION 1ª.- En nuestras condiciones experimentales, para dietas isocalóricas y con fuentes proteicas de calidad semejante, la evolución ponderal de las truchas depende del nivel proteico de la dieta, y no se afecta por el nivel graso de la misma.

CONCLUSION 2ª.- Durante el ayuno se produce en las truchas una movilización preferencial de las reservas hepáticas, así como del tejido adiposo acumulado alrededor del tracto digestivo.

CONCLUSION 3ª.- La acumulación de grasa corporal en la trucha no depende sólo del nivel graso de la dieta, y así para dietas con nivel graso igualmente elevado, el acúmulo lipídico es mayor cuanto mayor es la ingesta proteica

CONCLUSION 4ª.- El aporte energético necesario para la supervivencia, a lo largo de periodos cortos de ayuno, procede preferentemente de las grasas, sobre todo en las truchas que ingieren dietas con alto nivel lipídico; por ello, la pérdida de peso durante el ayuno es menor en estos animales. Por otra parte el ayuno es eficaz para reducir el depósito en exceso de grasa, tanto en el músculo como en el hígado y en el tracto digestivo.

CONCLUSION 5ª.- La adición de grasa a la dieta mejora la utilización nutritiva de la proteína, incluso cuando los niveles de esta última son bajos, consiguiendo que se mantenga el valor productivo de la proteína, a pesar de la reducida ingesta proteica.

CONCLUSION 6ª.- En las truchas que ingieren dietas con alto nivel proteico, una parte sustancial de los aminoácidos se utilizan con fines energéticos, como se demuestra por la mayor actividad de la fosfoenol piruvato carboxicinasa hepática, y por la mayor eliminación de amoníaco en estos animales.

CONCLUSION 7ª.- La actividad transaminásica hepática durante los periodos de alimentación refleja la intensidad del anabolismo proteico, mientras que durante el ayuno dicha actividad está condicionada por el grado de catabolismo de los aminoácidos.

CONCLUSION GENERAL.- Para llegar a conocer las repercusiones nutritivas y metabólicas de la utilización de la grasa en la alimentación de la trucha, es preciso, además de emplear dietas isocalóricas, y con la misma fuente proteica, tener en cuenta que cualquier cambio en el nivel proteico de la dieta, modifica sensiblemente el esquema metabólico global de estos animales.

1.- 1970

2.- 1970

3.- 1970

4.- 1970

5.- 1970

6.- 1970

7.- 1970

8.- 1970

9.- 1970

10.- 1970

11.- 1970

12.- 1970

13.- 1970

14.- 1970

15.- 1970

7. BIBLIOGRAFIA

1.- 1970

2.- 1970

3.- 1970

4.- 1970

5.- 1970

6.- 1970

7.- 1970

8.- 1970

9.- 1970

10.- 1970

11.- 1970

12.- 1970

13.- 1970

14.- 1970

15.- 1970

- 1.- ACKMAN, R. G.; *Comp. Biochem. Physiol.*, 22:907, 1.967
- 2.- ALBERTINI-BERHAUT, J.; *Compt. Rend. Seances Acad. Sci.*, 280 D:1297, 1.975
- 3.- ANDREWS, J. W.; MURRAY, M. W. y DAVIS, J.M.; *J. Nutr.*, 108:749, 1.978
- 4.- ANTONIO, P.; *Tesina de Licenciatura, Univ. de Granada*, 1.970
- 5.- AOE, H.; IKEDA, K.; SAITO, T.; *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 40:375, 1.974
- 6.- AOE, H.; MASUDA, I.; ABE, I.; SAITO, T.; TOYODA, T. y KITAMURA, S.; *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 36:407, 1.970
- 7.- ARAI, S.; NOSE, T.; HASHIMOTO, Y.; *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 38:753, 1.972
- 8.- ATHERTON, W. D.; *J. Fish. Biol.*, 7:565, 1.975
- 9.- ATHERTON, W. D.; y AITKEN, A.; *Comp. Biochem. Physiol.*, 36:719, 1.970
- 10.- AUSTRENG, E.; *Meld. Norg. L.*, 55 (5):1, 1.976
- 11.- AUSTRENG, E.; *Meld. Norg. L.*, 55 (6):1, 1.976
- 12.- AUSTRENG, E.; *Meld. Norg. L.*, 55 (7):1, 1.976
- 13.- AUSTRENG, E.; RISA, S.; EDWARDS, D. J. y HVIDSTEN, H., *Aquaculture*, 11:39, 1.977

- 14.- BEGSTROM, E.+ Spec. Publ. Serv.-Int. Atl. Salmon Found.,
4:265, 1.973
- 15.- BERGMAYER, H. V.+ "Methods of enzymatic analysis".
Academic Press, New York, 1.965, pg.837 y 861
- 16.- BERGOT, P. y FLECHON, J. E.+ Ann. Biol. Anim., Bio-
chim., Biophys., 10=459, 1.970
- 17.- BILINSKI, E.; Can. J. Biochem. Physiol., 41:107, 1.973
- 18.- BILINSKI, E. y GARDNER, L. J.; J. Fish. Res. Bd. Can.,
25:1.555, 1.968
- 19.- BILINSKI, E. y JONAS, R. E. E.; Can. J. Biochem. Phy-
siol., 42:345, 1.964
- 20.- BOGE, G.; RIGAL, A. y PERES, G.; Cah. Lab. Hydrobiol.,
Montereau, 3:15, 1.976
- 21.- GOGGE, G.; RIGAL, A. y PERES, G.; Ann. Biol. Anim.,
Biochim., Biophys., 17:637, 1.977
- 22.- BOREK, Z.; Pol. Arch. Hydrobiol., 5:65, 1.958
- 23.- BOUCHE, G. y VELLAS, F.; Comp. Biochem. Physiol.,
51:185, 1.975
- 24.- BOUCHE, G.; PARENT, J. P. y SERFATY, A.† J. Physiol.,
Pâris, 70=659, 1.975
- 25.- BRAEKKAN, O. R.; Rep. on technol. research concerning
norwegian fish industries, 3:1, 1.959

- 26.- BRAEKKAN, O. R.; LAMBERSTEN, G. y ANDRESEN, J.; Fiske-
ridir. Skr., Serv. Teknol. Unders., 5:3, 1.971
- 27.- BRETT, J. R. y ZALA, C. A.; J. Fish. Res. Bd. Can.,
32:2479, 1.975
- 28.- BRETT, J. R.; SHELBOURN, J. E. y SHOOP, C. T.; J.
Fish. Res. Bd. Can., 26:2363, 1.969
- 29.- BROCKERHOFF, J. H.; J. Fish. Res. Bd. Can., 23:1835,
1.966
- 30.- BROCKERHOFF, J. H.; HOYLE, R. J. y RONALD, K.; J. Biol.
Chem., 239:735, 1.964
- 31.- BROMLEY, P. J.; J. Cons. Int. Expl. Mer., 34:131, 1.971
- 32.- BROWN, M. E.; en "Physiology of fishes", Academic Press,
New York, 1.957, pg. 361
- 33.- CAMACHO, I.; MURILLO, A.; VARELA, G.; MOREIRAS-VARELA,
O. y ZAMORA, S.; Cuad. C. Biol., 4:57, 1.975
- 34.- CAMACHO, I.; VALVERDE, J. M.; ZAMORA, S. y DE LA HI-
GUERA, M.; Rev. Nutr. Anim., 14:35, 1.976
- 35.- CASTELL, J. D.; SINNHUBER, R. O.; WALES, J. M. y LEE,
D.J.; J. Nutr., 102:77, 1.972
- 36.- CHANCE, R. E.; MERTZ, E. T. y HALVER, J. E.; J. Nutr.,
83:177, 1.964
- 37.- CHEPIK, L.; Biol. Abstr., 47 (60747), 1.966

- 38.- COOMBS, B. D.; HEINEMANN, W.W. y BURROWS, R. E.;
Fish. Wildl. Serv., Spec. Sci. Rep. Fisheries,
432:1, 1.962
- 39.- COWEY, C. B.; Inst. Mar. Biol.. Report for the period
1 October 1.971- 31 March 1.973. Aberdeen
- 40.- COWEY, C.B.; Proc. Nutr. Soc., 34:57, 1.975
- 41.- COWEY, C. B. y SARGENT, J. R.; Adv. Mar. Biol.,
10:383, 1.972
- 42.- COWEY, C. B.; ADRON, J. W. y BLAIR, A.; J. Mar. Biol.
Assoc., U. K., 50:87, 1.970
- 43.- COWEY, C. B.; ADRON, J. W.; BROWN, D. A. y SHANKS,
A. M.; Br. J. Nutr., 33:219, 1.975
- 44.- COWEY, C. B.; BROWN, D.A.; ADRON, J. W. y SHANKS,
A. M.; Mar. Biol., 28:207, 1.974
- 45.- COWEY, C. B.; DE LA HIGUERA, M. y ADRON, J. W.;
Br. J. Nutr., 38:385, 1.977
- 46.- COWEY, C. B.; POPE, J. A.; ADRON, J. W. y BLAIR, A.;
Mar. Biol., 10:145, 1.971
- 47.- COWEY, C. B.; POPE, J. A.; ADRON, J. W. y BLAIR, A.;
Br. J. Nutr., 28:447, 1.972
- 48.- CREACH, Y.; Thèse Doct. Sc., Toulouse, 1.972
- 49.- CREACH, Y. y BOUCHE, G.; Rech. Hydrobiol. Cont.,
1=51, 1.969

- 50.- CREACH, Y. y COURNEDE, C.; Bull. Soc. Hist. Nat.,
Toulouse, 100:361, 1.965
- 51.- CREACH, Y. y SERFATY, A.; J. Physiol., Paris, 68:245,
1.974
- 52.- CREACH, Y.; BOUCHE, G. y VELLAS, F.; Compt. Rend.
Seances Acad. Sci., 276 D:2569, 1.973
- 53.- CROSTON, C. B.; Arch. Biochem. Biophys., 89:202, 1.960
- 54.- CHANEY, A. L. y MARBACH, E. P.; Clin. Chem., 8:130,
1.962
- 55.- CHIN'KHOANG, CHI; PROSYANYG, V. S.; Ryb. Khoz., 18:21,
1.974
- 56.- CHO, C. Y.; HOLUB, B. J. y SLINGER, S. J.; Fed. Proc.,
36:1126, 1.977
- 57.- DAVE, G.; Zool. Rev., 37:37, 1.976
- 58.- DAVE, G.; JOHANSSON-SJOBECK, M.-L.; LARSSON, A.; LE-
WANDER, K. y LIDMAN, U.; Comp. Biochem. Physiol.,
52:423, 1.975
- 59.- DE LA HIGUERA, M.; Tesis Doctoral, Univ. de Granada, 1.974
- 60.- DE LA HIGUERA, M.; GOMEZ-JARABO, G. y MATAIX, F. J.;
Rev. Nutr. Anim., 14:3, 1.976
- 61.- DE LA HIGUERA, M.; MURILLO, A.; VARELA, G. y ZAMORA, S.;
Rev. Esp. Fisiol., 32:317, 1.976

- 62.- DE LA HIGUERA, M.; MURILLO, A.; VARELA, G. y ZAMORA, S.;
Comp. Biochem. Physiol., 56:37, 1.977
- 63.- DE LA HIGUERA, M.; ZAMORA, S.; MURILLO, A. y VARELA, G.;
Anales de Bromatologia, 29:221, 1.977
- 64.- DE LONG, D.C.; HALVER, J. E. y MERTZ, E. T., J. Nutr.,
65:589, 1.958
- 65.- DE LONG, D. C.; HALVER, J. E. y MERTZ, E. T., J. Nutr.,
76:174, 1.962
- 66.- DENTON, J. E. y YOUSEF, M. K.; J. Fish. Biol.,
8:489, 1.976
- 67.- DUPREE, H. K. y HALVER, J. E.; Trans. Am. Fish. Soc.,
99:90, 1.970
- 68.- EDWARDS, D. J.; AUSTRENG, E.; RISA, S. y GJEDREN, T.;
Aquaculture, 11:31, 1.977
- 69.- ELLIOTT, J. M.; J. Anim. Ecol., 45:273, 1.976
- 70.- FARKAS, T.; CSENGERI, E.; MAJOROS, F. y OLAH, J.;
Aquaculture, 11:147, 1.977
- 71.- FLORKIN, M.; Actual. Biochim., 3:5, 1.945 (Citado
por VELLAS, F. y SERFATY, A. en J. Physiol., Pá-
ris, 68:591, 1.974)
- 72.- FONTAINE, M. y BERTHELIER, G.; Bull. Cent. Etud. Rech.
Sci., Biarritz, 3:388, 1.963

- 74.- FORSTER, R. P. y GOLDSTEIN, L.; en "Fish Physiology",
Academic Press, New York, 1.969, pg. 313
- 75.- GERGKING, S. D.; Physiol. Zool., 33:283, 1.955
- 76.- GOLDSTEIN, L. y FORSTER, R. P.; Am. J. Physiol.,
200:1116, 1.961
- 77.- GOLDSTEIN, L. y FORSTER, R. P.; en "Comparative Bio-
chemistry of Nitrogen Metabolism". Vol. 2, Acad.
Press, New York, 1.970. pg. 495
- 78.- GOLDSTEIN, L.; FORSTER, R. P. y FANELLI, G. M.; Comp.
Biochem. Physiol., 12:489, 1.964
- 79.- GOMEZ-JARABO, G.; ILLERA, M.; DE LA HIGUERA, M. y
MATAIX, F. J.; Rev. Nutr. Anim., 14:215, 1.976
- 80.- GOMEZ-JARABO, G.; MATAIX, F. J.; ILLERA, M. y VARE-
LA, G.; Rev. Nutr. Anim., 13:213, 1.975
- 81.- GRAYTON, B. D. y BEAMICH, F. W. O.; Aquaculture,
11:159, 1.977
- 82.- GREENE, C. W.; U. S. Bur. Fish. Bull., 33:149, 1.913
(Citado por PHILLIPS, A. M. en "Fish Physiology",
Academic Press, New York, 1.969, pg. 391)
- 83.- GREENE, C. W.; J. Biol. Chem., 39:435, 1.919 (Cita-
do por CREACH, Y. y SERFATY, A. en J. Physiol.,
Pâris, 68:245, 1.974)

- 84.- GROVES, T. D. D.; J. Fish. Res. Bd. Can., 27:929, 1.970
- 85.- GUERIN-ANCEY, O.; Aquaculture, 9:71, 1.976
- 86.- GUERIN-ANCEY, O.; Aquaculture, 9:187, 1.976
- 87.- GUERIN-ANCEY, O.; Aquaculture, 9:253, 1.976
- 88.- HALVER, J. E.; J. Nutr., 62:245, 1.957
- 89.- HALVER, J. E.; en "Fish in Research", Academic Press,
New York, 1.969, pg. 209
- 90.- HALVER, J. E. y SHANKS, W. E.; J. Nutr., 72:340, 1.960
- 91.- HALVER, J. E.; BATES, L. S. y MERTZ, E. T.; Fed. proc.,
26:880, 1.964
- 92.- HALVER, J. E.; DE LONG, D. C. y MERTZ, E. T.; J. Nutr.,
63:95, 1.957
- 93.- HARPER, A. E.; en "Handbook of Physiology", Am. Physiol. Soc., Washington, 1.969, pg. 399
- 94.- HAZEL, J. R. y RADIN, T.; Fed. Proc., 36:1126, 1.977
- 95.- HIGASHI, H.; KANEKO, T.; ISHII, S.; MASUDA, I. y SUGIHASHI, T.; Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 30:778,
1.964
- 96.- HIGASHI, H.; KANEKO, T.; ISHII, S.; USHIYAMA, M. y SUGIHASHI, T.; J. Vitaminol., 12:74, 1.966
- 97.- HOCHACHKA, P. W.; Comp. Biochem. Physiol., 25:107,
1.968

- 98.- HOLUB, B. J.; CONNOR, J. T. H. y SLINGER, S. J.;
J. Fish. Res. Bd. Can., 32:61, 1.975
- 99.- INABA, D.; OGINO, C.; TAKAMATSU, C.; SUGANO, S. y
HATA, H.; Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 28:367, 1.962
- 100.- INABA, D.; OGINO, C.; TAKAMATSU, C.; UEDA, T. y KURA-
KAWA, K.; Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 29:242, 1.963
- 101.- INGHAM, L. y ARME, C.; J. Comp. Physiol., 117:323,
1.977
- 102.- INUI, Y. y OSHIMA, Y.; Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.,
32:492, 1.966
- 103.- JURSS, K.; Zool. Jb. Physiol. Bd., 82:141, 1.978
- 104.- JURSS, K. y NICOLAI, B.; Zool. Jb. Physiol. Bd.,
80:101, 1.976
- 105.- KANEDA, T.; SAKAI, H. y ISHII, S.; Bull. Jap. Soc.
Sci. Fish., 28:1199, 1.962
- 106.- KANEKO, T.; TAKEUCHI, M.; ISHII, S. y KIKUCHI, T.;
Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 33:47, 1.967
- 107.- KANEKO, T.; TAKEUCHI, M.; ISHII, S.; IGASHI, H. y
KIKUCHI, T.; Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 33:56,
1.967
- 108.- KASHIWADA, K.; Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 18:151, 1.952
- 109.- KAUSHIK, S. y LUQUET, P.; Ann. Hydrobiol., 8:135,
1.977

- 110.- KAWAI, S. e IKEDA, S.; Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.,
38:265, 1.972
- 111.- KAYAMA, M. e IIJIMA, N.; Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.,
42:987, 1.976
- 112.- KENYON, W. A.; U.S. Bur. Fish. Bull., 41:181, 1.925
(Citado por PHILLIPS, A. M. en "Fish Physiology",
Academic Press, New York, 1.969, pg. 391)
- 113.- KITAMIKADO, M.; Chem. Abstr., 30:50, 1.964
- 114.- KITAMIKADO, M. y TACHINO, S.; Bull. Jap. Soc. Sci.
Fish., 26:685, 1.960
- 115.- KITAMIKADO, M. y TACHINO, S.; Bull. Jap. Soc. Sci.
Fish., 26:691, 1.960
- 116.- KITAMIKADO, M. y TACHINO, S.+ Bull. Jap. Soc. Sci.
Fish., 28:679, 1.960
- 117.- KITAMIKADO, M.; MORISHITA, T.; TACHINO, S.; Bull.
Jap. Soc. Sci. Fish., 30:46, 1.964
- 118.- KITAMIKADO, M.; MORISHITA, T. y TACHINO, S.; Bull.
Jap. Soc. Sci. Fish., 30:50, 1.964
- 119.- KLEIN, R. G. y HALVER, J. E.; J. Nutr., 100:1105,
1.970
- 120.- KLENK, E. y KREMER, G.; Z. Physiol. Chem., 320:111,
1.960
- 121.- KNIPPRATH, W. G. y MEAD, J. F.; Fish. Ind. Res.,
3:23, 1.965

- 122.- KOROLEVA, N. V.; Dokl. Akad. Nauk. SSSR, 149:1885,
1.963
- 123.- LARSSON, A. y LEWANDER, K.; Comp. Biochem. Physiol.,
44:367, 1.973
- 124.- LEE, D. J. y PUTNAM, G. B.; J. Nutr., 103:916, 1.973
- 125.- LEE, D. J.; ROEHM, J. N.; YU, T. C. y SINNHUBER, R. O.
J. Nutr., 92:93, 1.967
- 126.- LEGER, C. y BAUCHART, D.; Compt. Rend. Seances Acad.
Sci., 275 D:2419, 1.972
- 127.- LEGER, C.; BAUCHART, D. y FLANZY, J.; Comp. Biochem.
Physiol., 57:359, 1.977
- 128.- LEGER, C.; BERGOT, P.; FLANZY, J. y FRANÇOIS, A. C.;
Compt. Rend. Seances Acad. Sci., 270 D:2813, 1.970
- 129.- LEGER, C.; BERGOT, P.; LUQUET, P.; FLANZY, J. y
MEUROT, J.; Lipids, 12:538, 1.977
- 130.- LIN, H.; RONSOS, D. R.; TACK, P. I. y CEDERQUIST, D.;
Fed. Proc., 35, A:1167, 1.976
- 131.- LIN, H.; RONSOS, D. R.; TACK, P. I. y LEVEILLE, G. A.;
J. Nutr., 107:846, 1.977
- 132.- LIN, H.; RONSOS, D. R.; TACK, P. I. y LEVEILLE, G. A.;
J. Nutr., 107:1477, 1.977
- 133.- LOVE, R. M.; "The Chemical Biology of Fishes", Acade-
mic Press, New York, 1.970

- 122.- KOROLEVA, N. V.; Dokl. Akad. Nauk. SSSR, 149:1885,
1.963
- 123.- LARSSON, A. y LEWANDER, K.; Comp. Biochem. Physiol.,
44:367, 1.973
- 124.- LEE, D. J. y PUTNAM, G. B.; J. Nutr., 103:916, 1.973
- 125.- LEE, D. J.; ROEHM, J. N.; YU, T. C. y SINNHUBER, R. O.;
J. Nutr., 92:93, 1.967
- 126.- LEGER, C. y BAUCHART, D.; Compt. Rend. Seances Acad.
Sci., 275 D:2419, 1.972
- 127.- LEGER, C.; BAUCHART, D. y FLANZY, J.; Comp. Biochem.
Physiol., 57:359, 1.977
- 128.- LEGER, C.; BERGOT, P.; FLANZY, J. y FRANÇOIS, A. C.;
Compt. Rend. Seances Acad. Sci., 270 D:2813, 1.970
- 129.- LEGER, C.; BERGOT, P.; LUQUET, P.; FLANZY, J. y
MEUROT, J.; Lipids, 12:538, 1.977
- 130.- LIN, H.; RONSOS, D. R.; TACK, P. I. y CEDERQUIST, D.;
Fed. Proc., 35, A:1167, 1.976
- 131.- LIN, H.; RONSOS, D. R.; TACK, P. I. y LEVEILLE, G. A.;
J. Nutr., 107:846, 1.977
- 132.- LIN, H.; RONSOS, D. R.; TACK, P. I. y LEVEILLE, G. A.;
J. Nutr., 107:1477, 1.977
- 133.- LOVE, R. M.; "The Chemical Biology of Fishes", Acade-
mic Press, New York, 1.970

- 134.- LOVERN, J. A.; Biochem. J., 32:1214, 1.938 (Citado por PHILLIPS, A. M. en "Fish Physiology", Academic Press, New York, 1.969, pg. 391)
- 135.- LOVERN, J. A.; Biochem. Soc. Sympos., 6:49, 1.951
- 136.- LUBOCHINSKY, B. y ZALTA, J. P.; Bull. Sts, Chim. Biol., 36(9), 1.954
- 137.- LUCENA, J.+ Tesis Doctoral. Univ. De Granada, 1.976
- 138.- LUQUET, P.; Ann. Hydrobiol., 2:175, 1.971
- 139.- LUQUET, P. y SABAUT, J. J.; Colloq. sur Aquacult., Brest (France), 1.973, (publ. 1.974), pg. 243
- 140.- MAETZ, J.; Phil. Trans. Roy. Soc., London, 262:209, 1.971
- 141.- MAKAREWICZ, W. y ZYDOWO, M.; Comp. Biochem. Physiol., 6:269, 1.962
- 142.- MANN, H.; Fisch. Teichwirt., 25:44, 1.974
- 143.- MATAIX, F. J.; GOMEZ-JARABO, G.; ILLERA, M. y DE LA HIGUERA, M.; Rev. Nutr. Anim., 14:95, 1.976
- 144.- Mc BEAN, R. L.; NEPPEL, M. J. y GOLDSTEIN, L.; Comp. Biochem. Physiol., 18:909, 1.966
- 145.- Mc CAY, C. M. y TUNISON, A. V.; Cortland Hatchery Report, 1.934 (Citado por PHILLIPS, A. M. en "Fish Physiology", Academic Press, New York, 1.969, pg. 391)

- 146.- Mc COMISH, T. S.; ANDERSON, R. O. y GOFF, F. G.;
J. Fish. Res. Bd. Can., 31:1250, 1.974
- 147.- MEAD, J. F.; KAYAMA, M. y REISER, R.; J. Am. Oil Chem.
Soc., 37:438, 1.960
- 148.- MEPHAM, T. B. y SMITH, M. W.; J. Physiol., 184:673,
1.966
- 149.- MERTZ, E. T.; en "Fish in Research", Academic Press,
New York, 1.969, pg. 233
- 150.- MILLER, D. S. y PAYNE, P. R.; Br. J. Nutr., 15:11,
1.961
- 151.- MISLIN, H.; Rev. Suisse Zool., 48:1, 1.951
- 152.- MURRAY, M. W.; ANDREWS, J. W. y DE LOACH, H. L.;
J. Nutr., 107:272, 1.977
- 153.- NAGAI, M. e IKEDA, S.; Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.,
37:404, 1.971
- 154.- NICOLAIDES, N. y WOODALL, A. N. + J. Nutr., 78:431,
1.962
- 155.- NIIMI, A. J.; Can. J. Zool., 50:815, 1.972
- 156.- NIIMI, A. J.; Copeia, 3:794, 1.974
- 157.- NOAILLAC-DEPEYRE, J. y GAS, N.; Cell. Tissue Res.,
155:353, 1.974
- 158.- NORRIS, E. R. y ELAM, D. W.; J. Biol. Chem., 134:443,
1.940 (Citado por LUQUET, P. en Alim. et Vie,
60:338, 1.972)

- 159.- NORUM, K. R. y BREMER, J.; *Comp. Biochem. Physiol.*,
19:483, 1.966
- 160.- NOSE, T.; *Biol. Chem.*, 11:29, 1.961
- 161.- NOSE, T.; *Bull. Fresh. Fish. Res. Lab.*, 13:41, 1.963
- 162.- NOSE, T.; *Bull. Fresh. Fish. Res. Lab.*, 17:97, 1.967
- 163.- NOSE, T.; *Bull. Fresh. Fish. Res. Lab.*, 21:1, 1.971
- 164.- NOSE, T.; *Bull. Fresh. Fish. Res. Lab.*, 21:85, 1971
- 165.- NOSE, T.; *Bull. Fresh. Fish. Res. Lab.*, 22:137, 1.972
- 166.- NOSE, T. y ARAI, S.; *Bull. Fresh. Fish. Res. Lab.*,
22:145, 1.973
- 167.- NOSE, T. y MAMIYA, H.; *Biol. Chem.*, 12:1, 1.963
- 168.- NOSE, T. y TOYAMA, K.; *Biol. Chem.*, 15:213, 1.966
- 169.- NOSE, T.; ARAI, S.; LEE, D.-L. y HASHIMOTO, Y.;
Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 40:903, 1.974
- 170.- OGINO, C. y CHEN, M. S.; *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*,
39:649, 1.973
- 171.- OGINO, C. y SAITO, K.; *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*,
36:250, 1.970
- 172.- OGINO, C.; CHIOU, J. Y. y TAKEUCHI, T.; *Bull. Jap.
Soc. Sci. Fish.*, 42:213, 1.976
- 173.- ONISHI, T. y MURAYAMA, S.; *Bull. Tokai Reg. Fish.
Res. Lab.*, 59:111, 1.969

- 174.- ONISHI, T. y MURAYAMA, S.; Bull. Tokai Reg. Fish.
Res. Lab., 63:123, 1.970
- 175.- ONO, T.; NAGAYAMA, F. y MASUDA, T.; J. Tokyo Univ.
Fish., 46:97, 1.960
- 176.- OWEN, J. M. y MIDDLETON, C.; Aquacult., 11:369,
1.967
- 177.- OWEN, J. M.; ADRON, J. W.; SARGENT, J. R. y COWEY, C.B.
Mar. Biol., 13:160, 1.972
- 178.- PAGE, J. W. y ANDREWS, J. W.; J. Nutr., 103:1339,
1.973
- 179.- PARKER, R. y VANSTONE, W. E.; J. Fish Res. Bd. Can.,
23:1353, 1.966
- 180.- PEQUIN, L. y SERFATY, A.; Comp. Biochem. Physiol.,
10:315, 1.963
- 181.- PFEFFER, E.; MATTHIESEN, J.; POTTHAST, V. y MESKE, C.;
Fort. Tierphysiol. Tierern., 8:19, 1.977
- 182.- PHILLIPS, A. M.; en "Fish Physiology", Academic Press,
New York, 1.969, pg. 391
- 183.- PHILLIPS, A. M.; BROCKWAY, D. R. y BALZER, G. C.;
Fish. Res. Bull., 17:1, 1.953
- 184.- PHILLIPS, A. M.; LIVINGSTON, D. L. y DUMAS, R. F.;
Progr. Fish-Cult., 22:147, 1.960

- 185.- PHILLIPS, A. M.; LIVINGSTON, D. L. y POSTON, H. A.;
Fish. Res. Bull., 28:11, 1.965
- 186.- PHILLIPS, A. M.; LIVINGSTON, D. L. y POSTON, H. A.;
Fish. Res. Bull., 29:6, 1.966
- 187.- PHILLIPS, A. M.; POSTON, H. A. y LIVINGSTON, D. L.;
Fish. Res. Bull., 30:25, 1.967
- 188.- PHILLIPS, A. M.; POSTON, H. A. y LIVINGSTON, D. L.;
Fish. Res. Bull., 31:32, 1.969
- 189.- PHILLIPS, A. M.; TUNISON, A. W. y BALZER, G. C.;
U. S. Dep. Interior Fish. Wildl. Circ., 159:1,
1.963
- 190.- PORA, E. A. y PRECUP, O.; J. Physiol., Paris, 50:459,
1.958
- 191.- POSTON, H. A.; Fish. Res. Bull., 32:51, 1.969
- 192.- POSTON, H. A.; Progr. Fish-Cult., 37:257, 1.975
- 193.- REISER, R.; STEVENSON, B.; KAYAMA, M.; CHOUDHURRY,
R. B. R. y HOOD, D. W.; J. Am. Oil Chem. Soc.,
40:507, 1.963
- 194.- ROBERTSON, I.; LOVE, R. M. y COWIE, W. P.; J. Sci.
Fd. Agric., 18:563, 1.967
- 195.- ROSE, W. C.; Physiol. Rev., 18:109, 1.938 (Citado
DE LA HIGUERA, M. y col en Rev. Nutr. Anim., 14:115,
1.976)

- 196.- ROUT, W. R.; LIN, D. S. T.; HUANG, K. C.; Proc. Soc. Exp. Biol. Med., 118:953, 1.965
- 197.- RYCHLY, J. y MARINA, B. A.; Aquaculture, 11:173, 1.977
- 198.- SATIA, B. P.; Progr. Fish-Cult., 36:80, 1.974
- 199.- SAWICKI, M. E. y NIEWIADOMSKI, H.; Roczn. Technol. Chem. Zywn., 19:123, 1.973
- 200.- SHAKOORI, A. R.; ZAHEER, S. A. y AHMAD, M. S.; Pak. J. Zool., 8:25, 1.976
- 201.- SHANKS, W. E.; GAHIMER, G. D. y HALVER, J. E.; Progr. Fish-Cult., 24:68, 1.962
- 202.- SHCHERBINA, M. A.; TROFIMOVA, L. N. y KAZLAUSKIENE, O.; Vopr. Ikthiol., 16:698, 1.976
- 203.- SHIBATA, N.; KINUMAKI, T. e ICHIMURA, H.; Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab., 77:77, 1.974
- 204.- SINNHUBER, R. O.; en "Fish in Research", Academic Press, New York, 1.969, pg. 245
- 205.- SMITH, H. W.; J. Biol. Chem., 88:97, 1.930 (Citado por WALTON, M. J. y COWEY, C. B. en Comp. Biochem. Physiol., 57:143, 1.977)
- 206.- SORVACHEV, C. F.; Biokhimiya, 22:872, 1.957
- 207.- SORVACHEV, C. F.; Zool. Zh., SSSR, 36:737, 1.957
- 208.- STEFFENS, W.; Z. Fisch., 12:97, 1.964

- 209.- STEFFENS, W.; Nahrung, 18:789, 1.974
- 210.- STEFFENS, W. y ALBRECHT, M.-L.; Arch. Tierern., 23:711,
1.973
- 211.- STEFFENS, W. y ALBRECHT, M.-L.; Arch. Tierern.,
25:717, 1.975
- 212.- STICKNEY, R. R. y ANDREWS, J. W.; J. Nutr., 101:1703,
1.971
- 213.- STICKNEY, R. R. y ANDREWS, J. W.; J. Nutr. 102:249,
1.972
- 214.- SWIFT, D. R.; J. Exp. Biol., 32:751, 1.955
- 215.- SYAZUKI, K.; J. Shimonoski Col. Fish., 6:101, 1.956
- 216.- SYAZUKI, K.; J. Shimonoski Col. Fish., 6:109, 1.956
- 217.- TIEWS, K.; GROPP, J. y KOOPS, H.; Arch. Fisch.,
27:2, 1.976
- 218.- TIEWS, K.; KOOPS, H.; GROPP, J. y TIEWS, J.; Arch.
Fisch., 24:261, 1.973
- 219.- TIGHMAN, M. S.; HANSON, R. W. y BALLARD, F. J.; en
"Gluconeogenesis. Its regulation in mammalian
species". Ed. por HANSON, R. W. y MEHLMANN, M. A.,
pg. 47
- 220.- TOYOMIZU, M.; KAWASAKI, K. y TOMIYASU, Y.; Bull.
Jap. Soc. Sci. Fish., 29:957, 1.963

- 221.- TUNISON, A. V.; Chem. Abst., 13:13, 1.944 (Citado por DE LA HIGUERA, Tesis Doctoral, Univ. De Granada, 1.974)
- 222.- TUNISON, A. V.; BROCKWAY, D. R.; MAXWELL, J. M.; DORR, A. L. y McCAY, C. M.; Fish. Res. Bull., 4:24, 1.942
- 223.- VARELA, G.; BOZA, J. y MURILLO, A.; Cuad. Nutr., nº 1, 1.970. Univ. de Granada.
- 224.- VELLAS, F.; Thèse Doct. Sci., Toulouse, 1.973
- 225.- VELLAS, F. y CREACH, Y.; Arch. Sci. Physiol., 25:353, 1.971
- 226.- VELLAS, F. y SERFATY, A.; J. Physiol., Pâris, 68:245, 1.974
- 227.- VELLAS, F. y SERFATY, A.; J. Physiol., Pâris, 68:591, 1.974
- 228.- VLASOV, V. A.; Dokl. TSKhA., 205:175, 1.975
- 229.- WALTON, M. J. y COWEY, C. B.; Comp. Biochem. Physiol., 57:143, 1.977
- 230.- WALTON, M. J.; KNOX, D.; ADRON, J. W. y COWEY, C. B.; Presentado al 11th FEBS Meeting, Copenhagen, Agosto, 1.977
- 231.- WATANABE, T.; TAKASHIMA, F. y OGINO, C.; Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 40:181, 1.974

- 232.- WATANABE, T.; UTSUE, D.; KOBAYASHI, I. y OGINO, C.;
Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 41:257, 1.975
- 233.- WAISER, M.; OTTE, E. y ZACHERI, M. K.; Wiener. Tierär.
Monatsschrift, 59:170, 1.972
- 234.- YU, T. C. y SINNHUBER, R. O.; Lipids, 7:450, 1.972
- 235.- YU, T. C. y SINNHUBER, R. O.; Aquaculture, 8:309,
1.976
- 236.- YU, T. C.; SINNHUBER, R. O. y PUTNAM, G. B.; Lipids,
12:495, 1-977
- 237.- ZEITOUN, I. H.; HALVER, J. E.; ULLREY, D. E. y TACK,
P. I.; J. Fish. Res. Bd. Can., 30:1867, 1.973