

Universidad de Granada
Facultad de Ciencias



Fisiología Animal

**MOVIMIENTO DE BICARBONATO
Y OTROS IONES A TRAVES DE LA PARED
DE CIEGO Y COLON PROXIMAL
EN CONEJO ANESTESIADO**

TESIS DOCTORAL

José Antonio García Suárez



DEPARTAMENTO INTERFACULTATIVO
DE
FISIOLOGIA ANIMAL

La presente Tesis Doctoral cuyo título es:
"Movimiento de bicarbonato y otros iones a través
de la pared de ciego y colon proximal en conejo -
anestesiado" fué defendida el día 15 de mayo de
1980 por el licenciado D. José A. García Suárez
ante el Tribunal constituido por:

Presidente: Prof. Dr. D. Diego Guevara Pozo.

Vocales: Prof. Dr. D. Fermín Sanchez de Medina Contre
ras.

Prof. Dr. D. José Mataix Verdú, Catedrático
de Fisiología Animal de la Facultad de Veterinaria de
León.

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

Secretario: Prof. Dr. D^a Margarita Sanchez Campos.

Siendo calificada con Sobresaliente "cum
laude".

Directores de la Tesis:

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

Prof. Dr. D^a Margarita
Sanchez Campos.

Margarita Sanchez Campos

[Firma manuscrita]

DEPARTAMENTO INTERFACULTATIVO DE FISIOLOGIA ANIMAL
DE LA UNIVERSIDAD DE GRANADA

"MOVIMIENTO DE BICARBONATO Y OTROS IONES A TRAVES DE LA
PARED DE CIEGO Y COLON PROXIMAL EN CONEJO ANESTESIADO".

DEPARTAMENTO INTERFACULTATIVO DE FISIOLOGIA ANIMAL
DE LA UNIVERSIDAD DE GRANADA

Sánchez

R. 48.754

B-137-93

C

T G 116

"MOVIMIENTO DE BICARBONATO Y OTROS IONES A TRAVES DE LA
PARED DE CIEGO Y COLON PROXIMAL EN CONEJOS ANESTESIADOS"

BIBLIOTECA UNIVERSITARIA	
GRANADA	
Nº Documento	613591963
Nº Copia	215015613

MEMORIA presentada para aspirar
al Grado de Doctor en -
Ciencias por el Licenciado
do D. José Antonio García
Suárez.



Esta Tesis ha sido realizada bajo la dirección de:

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

Dra. D^a Margarita Sanchez
Campos.

A handwritten signature in black ink, appearing to read "M A L", with a long horizontal line underneath.

A handwritten signature in black ink, appearing to read "Margarita Campos", with a long horizontal line underneath.

Ldo. D. José Antonio García Suárez
Aspirante al Grado de Doctor en --
Ciencias.

A handwritten signature in black ink, appearing to read "José Antonio García", with a long horizontal line underneath.

Granada, Abril de 1980.

Parchemín



L. A. P.
L. A. P.

A Carmen y a mis padres.

Al terminar el presente trabajo, quiero expresar mi más emocionado reuerdo a la memoria del Prof. Dr. D. Aurelio Murillo Taravillo y un sincero agradecimiento a todos aquellos compañeros que han hecho posible la realización del mismo.

SUMARIO

	<u>Página</u>
1.- OBJETO	1
2.- INFORMACION BIBLIOGRAFICA	4
2.1.- Introducción	5
2.2.- Transporte de bicarbonato y cloruro	7
2.3.- Transporte de agua	17
2.4.- Transporte de sodio y potasio	18
3.- METODO	27
3.1.- Diseño experimental	28
3.1.1.- Experimentos grupo A	28
3.1.2.- Experimentos grupo B	28
3.1.3.- Experimentos grupo C	29
3.1.4.- Experimentos grupo D	30
3.1.5.- Experimentos grupo E	31
3.2.- Animales	32
3.3.- Preparación quirúrgica	32
3.4.- Desarrollo de los experimentos	33
3.5.- Técnicas analíticas	34
3.5.1.- Determinación de cloruro	34
3.5.2.- Determinación de bicarbonato	34
3.5.3.- Determinación de sodio y potasio	35
3.5.4.- Determinación de PEG-4000	35
3.6.- Soluciones utilizadas	36
3.7.- Tratamiento estadístico	47
4.- RESULTADOS	48

	<u>Página</u>
5.- DISCUSION DE LOS RESULTADOS	102
5.1.- Sobre la transferencia de electrolitos en colon proximal y ciego.	103
5.2.- Sobre la influencia de los distintos iones en la transferencia de electrolitos en colon.	115
5.3.- Sobre la influencia de algunos inhibidores en el transporte de electrolitos.	121
5.3.1.- Sobre la influencia del 2-4 <u>di</u> nitrofenol.	121
5.3.2.- Sobre la influencia de la acetazolamida	123
6.- CONCLUSIONES	126
7.- BIBLIOGRAFIA	129

Sancho Panza



Don Quixote

1.- OBJETO

La transferencia de electrolitos y agua en intestino de diversas especies de mamíferos ha sido objeto de numerosas investigaciones, especialmente en los últimos años. En la bibliografía llama la atención, la escasa información que existe en relación a este tema en un herbívoro no rumiante como es el conejo, animal que por otra parte ha sido extensamente estudiado en nuestro Departamento en otros aspectos de su Fisiología digestiva. Fueron estas dos causas las que nos movieron a abordar el estudio de la transferencia de electrolitos y agua en el intestino de esta especie. En primera instancia se investigó este problema en intestino delgado y de forma comparada con otros mamíferos; de estos resultados merece destacarse, dada su importancia, la secreción de bicarbonato en intercambio con cloruro que tiene lugar en íleon terminal, cuyo sentido fisiológico parece ser la neutralización de los ácidos grasos volátiles producidos en el ciego por fermentación de la celulosa (12, 43).

Siguiendo en esta misma línea hemos querido en el presente trabajo ampliar este estudio a nivel del intestino grueso, concretamente ciego y colon proximal, intentando demostrar si en la neutralización del contenido cecal, además del bicarbonato segregado en el íleon, interviene una posible secreción de esta sustancia en el intestino grueso.

Para ello se han realizado una primera se

rie de experimentos, cuyo objetivo era demostrar si existía el proceso de intercambio de cloruro - por bicarbonato en ciego y colon proximal de conejo, en los cuales o bien se mantenía constante uno de estos aniones aumentando gradualmente el otro, o variaban inversa y paulatinamente ambos.

Por otra parte, en otra serie de experimentos se ha querido demostrar la relación de la secreción de bicarbonato con otros iones, así como la interrelación entre ellos, estudiando en este sentido la influencia de la ausencia de cloruro o sodio o cloruro y potasio conjuntamente.

Igualmente se ha pretendido demostrar la naturaleza activa del proceso de secreción de bicarbonato y para ello se ha analizado el efecto - del inhibidor metabólico 2,4 dinitrofenol.

Por último se ha estudiado la dependencia de la secreción de bicarbonato, respecto a la anhidrasa carbónica, mediante el empleo de un inhibidor de esta enzima, como es la acetazolamida.

En resumen, en el presente trabajo hemos pretendido contribuir a completar el esquema general sobre intercambio de electrolitos y muy especialmente sobre la secreción de bicarbonato en intestino de conejo.

2.- INFORMACION BIBLIOGRAFICA

2. 1. INTRODUCCION.

Es bien conocido el papel que juega el intestino grueso en la conservación de agua y electrolitos (9, 28, 37, 42, 82). Además, en él tiene lugar la ruptura de la celulosa de los alimentos por los microorganismos existentes, dando como productos finales ácidos grasos volátiles. (11).

Este aspecto es especialmente importante en los herbívoros no rumiantes. Así, LENG (58) obtiene que el 65-95% de ácidos grasos volátiles presentes en una solución son absorbidos por la pared de ciego de conejo y Mc BEE (66) y PARKER (68) indican que el 30% de los requerimientos energéticos los obtiene esta especie de los ácidos grasos volátiles procedentes de la fermentación de hidratos de carbono en el ciego. Si se analiza la sangre de la vena que drena el ciego de conejo anestesiado, se obtiene de 8 a 10 veces más ácidos grasos volátiles que en la sangre de la vena mesentérica, o de la arteria carótida (15), lo que apoya la gran producción que hay de ellos en el ciego.

En cuanto a animales omnívoros, YANG y COLL (88) observaron que añadiendo celulosa a la dieta de las ratas, había un incremento de estos ácidos en el ciego y contenido cecal. Posteriormente, utilizaron ratas cecectomizadas y obtuvieron una disminución en la digestibilidad de la celulosa pero todavía eran capaces de digerir cantidades sustanciales, lo que les hizo afirmar que los ácidos grasos volátiles eran absorbidos o utilizados diferencial-



mente durante el paso desde el ciego al resto del intestino grueso.

La contribución del ácido acético, propiónico y butírico cecal al metabolismo energético de la rata asciende al 4,7% de la ingesta calórica (87).

Por lo que se refiere a los rumiantes, es en el rumen donde hay mayor producción de ácidos grasos volátiles, pero en el ciego y colon también se producen cantidades significativas (89) y en el colon se absorben más rápidamente que ningún otro ión (2).

En consecuencia, la producción de ácidos grasos volátiles en ciego, a pesar de su gran absorción a este nivel, conduciría a un gran descenso del pH del contenido del intestino grueso; pero ALEXANDER (1) encontró que el pH en el colon de cobaya nunca era inferior a 6,9, hecho que atribuye a que en el cobaya, así como en el conejo, su contenido ileal presenta mayor concentración de CO_3H^- que en el perro y gato, lo que apoya la idea del gran papel tampón de este anión (10). En efecto, en esta última especie se ha observado una secreción neta de CO_3H^- a nivel ileal (12, 43), cuya secreción parece está al servicio de la neutralización de los ácidos grasos volátiles del ciego como pone de manifiesto el descenso o aumento en la secreción ileal de CO_3H^- según se alcalinice o acidifique el ciego (12).

La presente información bibliográfica se ha ceñido casi exclusivamente al estudio del movimien-

to de electrolitos y agua en intestino grueso de - distintas especies animales, omitiendo, en general, todo lo relacionado con este tema a nivel del intes_tino delgado, ya que en nuestro Departamento existe una amplia información al respecto en la Tesis realizada por GOMEZ (43).

2.2. TRANSPORTE DE BICARBONATO Y CLORURO.

Es sobradamente conocido que la principal - función del colon es la absorción de sales y agua - (82) y recientemente la atención se centra en la ca_pacidad del colon para captar electrolitos y los me_canismos fundamentales implicados.

Estudios in vivo realizados en colon proxi_mal equino (3) han mostrado que la absorción de áci_dos grasos volátiles se acompaña de una acumulación de CO_3H^- y un descenso de la concentración de CO_2 - en el lumen. Por tanto, parece que la hidratación - del CO_2 en la solución luminal o en las células mu_cosales, proporciona iones H^+ para formar ácidos - grasos volátiles sin disociar, más fácilmente per_mmeables.

Este mecanismo de intercambio ya fué pro_puesto en 1963 por ASH y DOBSON (5) en el rumen y - en 1978 ppr LENG (58) en el ciego de conejo al com_probar que la relación CO_3H^-/CO_2 permanecía constan_tte al mantener una solución libre de ácidos grasos_volátiles en el interior del ciego durante 60 minu_tos, pero dicha relación aumentaba cuando el ácido_aacético, propiónico y butírico estaban presentes.

Todavía no ha sido posible determinar si la hidratación del CO_2 tiene lugar en el lumen intestinal o dentro de las células mucosales.

KURIAKI y MAGEE (57) han estudiado la actividad de la anhidrasa carbónica en el tracto gastrointestinal y páncreas de algunas especies y han encontrado que en la rata esta actividad difiere de región a región. La mucosa fúndica tiene una alta actividad, la más alta de todo el tracto. Desde la mucosa del antro hasta el íleon, se nota cierta actividad pero muy baja con respecto a la fúndica. Sin embargo, es notable el alto contenido de enzima en el colon y "apéndice", los cuales tienen más actividad que el páncreas y casi tanta como el fundus del estómago. En el colon distal es aún muy alto el contenido enzimático pero más bajo que el del colon proximal.

En perros adultos el nivel de actividad es generalmente más bajo que en la rata pero las diferencias entre las distintas regiones del tracto digestivo se mantienen de forma semejante a la rata. Estos resultados han sido confirmados por otros autores (13, 19, 24, 82). También se ha observado (57) que después de tres o cuatro días de ayuno no decrece la actividad de la anhidrasa carbónica en perros adultos.

Es evidente que estas altas concentraciones de enzima, presentes en la mucosa del colon y "apéndice" pueden catalizar la producción de CO_3H^- (24,-

70, 82). Muchos autores han estudiado el efecto de la acetazolamida, conocido inhibidor de la anhidrasa carbónica, sobre el movimiento de CO_3H^- en colon. Así PARSON (69) observa que, al añadir $500 \mu\text{g}/\text{ml}$ al agua de bebida de ratas, la entrada neta de CO_2 en el lumen se reduce, aunque la concentración total de CO_2 en el lumen es netamente superior a la del plasma. Comparando la concentración final de CO_2 en el plasma de los grupos a los que se administra dicha sustancia con los animales sin tratar, la concentración total de CO_2 en los animales tratados es sistemáticamente más baja que en los otros.

MAREN (65) inyectando acetazolamida obtiene una reducción en la secreción de CO_3H^- durante la perfusión con soluciones de ClNa ; sin embargo PHILLIPS y SCHAMALZ (73) inyectando $20 \text{ mg}/\text{kg}$ de este compuesto intravenosamente en rata y añadiendo $0,45 \text{ mg}/\text{ml}$ en la solución a perfundir, observan que la reducción en la secreción neta de CO_3H^- en colon no es significativa, aunque el incremento en la concentración final de CO_3H^- desarrollada en los ensayos-control es significativamente mayor.

HUBEL (52) apunta la posibilidad de que los inhibidores de la anhidrasa carbónica puedan influir sobre el transporte de electrolitos por otras acciones distintas a la inhibición de la hidratación del CO_2 , idea también sugerida por FRIZZEL y COL (38).

Es muy aceptada la idea de que los demás io

nes presentes en la solución tienen una gran repercusión sobre el movimiento de CO_3H^- . Así, DEVROEDE y PHILLIPS (24) observan que en colon humano el CO_3H^- es secretado en las soluciones que contienen menos de 25 m moles/l de CO_3HNa , pero absorbido progresivamente en mayor proporción al incrementarse las concentraciones. Para probar una interacción entre CO_3H^- y Cl^- , añaden ClNa a las soluciones de perfusión que carecen o bien contienen 15 ó 25 m moles/l de CO_3HNa . La presencia de Cl^- incrementa la secreción de CO_3H^- dentro de la solución sin CO_3H^- o de la que contiene 15 m moles/l, pero además, la presencia de Cl^- en la solución de 25 m moles/l cambia la absorción de CO_3H^- a secreción.

Este mecanismo de intercambio $\text{Cl}^- - \text{CO}_3\text{H}^-$ ya había sido propuesto para íleon de rata (51, 53), colon de perro (22) y colon de rata (69) y posteriormente confirmado para colon humano (19, 82).

PHILLIPS y SCHMALZ (73) realizando un trabajo en colon de rata encuentran que cuando se perfunde una solución isotónica con ClNa y CO_3HK , el CO_3H^- es secretado y el Cl^- absorbido, mientras que si se sustituye el ClNa por isetionato sódico, el CO_3H^- se absorbe, se excreta el Cl^- y disminuye la absorción de Na^+ ; finalmente cuando se perfunde una solución de CO_3HK 25 mM, isosmotizada con manitol, también resulta una absorción de CO_3H^- junto con una excreción de Na^+ y Cl^- .

ROUSSEAU y SLADEN (75) aportan otra prueba a favor de este intercambio $\text{Cl}^- - \text{CO}_3\text{H}^-$ a nivel del

colon de rata al estudiar el efecto del pH luminal sobre la absorción del Na^+ , Cl^- y H_2O . Usando soluciones que contienen CO_3H^- observan que en colon, la absorción de los iones y agua tiene lugar a un pH luminal comprendido entre 5,6 y 7,6 con un pH óptimo de 6,6. A pH 4,2 hay una absorción insignificante de H_2O y Na^+ pero se sigue absorbiendo Cl^- .

Más tarde BOWN y COL (10) han observado en colon humano que a bajo pH luminal ocurre un incremento en la absorción de Cl^- y la secreción de CO_3H^- está estimulada, al mismo tiempo que la absorción de Na^+ está disminuida. Como a pH 4,2 la concentración luminal de CO_3H^- debe ser insignificante, esto puede estimular el movimiento de CO_3H^- dentro del lumen, con el consiguiente incremento de absorción de Cl^- . Estos autores han aportado más pruebas a favor de este intercambio. Sustituyendo el Cl^- luminal por sulfato (ión no absorbible), observan que la secreción de CO_3H^- se invierte hacia la absorción en tanto que el Na^+ es absorbido desde esta solución.

La absorción de Cl^- es muy efectiva a nivel del colon en el hombre, pudiendo absorberse el 90 ó 95% del Cl^- que atraviesa la región ileocecal (59, 70, 72). Esta absorción es mayor en colon ascendente y transversal que en colon descendente (70), y en ratas (69) significativamente más grande que desde ninguna región de intestino delgado.

Por otra parte, dicha absorción depende de la concentración luminal y se incrementa con mayo--

res concentraciones de Cl^- (19, 23, 24). El movimiento neto de Cl^- se realiza en diferentes especies en contra de un gradiente de concentración, desde soluciones que contienen 25 mEq/l (16, 19, 24, 45, 79, 82) e incluso desde concentraciones de 5 mEq/l (23) aunque a favor de gradiente eléctrico. Así, al medir diferencias de potencial entre mucosa y serosa de colon de perro (16, 71), de sapo (63) y de rata (21, 32), se obtienen valores de hasta 50 mv siendo la mucosa negativa respecto a la serosa, lo que viene a apoyar este movimiento de Cl^- a favor de gradiente eléctrico.

En cuanto a la preponderancia del movimiento de Cl^- sobre el de Na^+ , la mayoría de los autores (19, 23, 24, 60) encuentran que en colon humano la absorción de Cl^- es siempre mayor que la de Na^+ cuando se utilizan soluciones de ClNa . En cambio si se utilizan soluciones de CO_3HNa , el Na^+ y CO_3H^- se absorben en cantidades idénticas (24) pero si las soluciones contienen ClNa , la absorción neta de Cl^- es mayor que la de Na^+ y la diferencia es fielmente aproximada a la secreción de CO_3H^- (22, 23).

DEVROEDE y PHILLIPS (24), para darle una explicación a esta diferencia de absorción neta, postula que el Na^+ y Cl^- son transportados desde el lumen en iguales cantidades, pero mientras que existe un mecanismo de flujo de Na^+ de la sangre al lumen (exorción) el flujo de Cl^- en esta dirección es relativamente pequeño (16). La secreción preferente de CO_3H^- estaría entonces acompañada de la exorción de Na^+ .

Un factor adicional a tener en cuenta en relación a la mayor absorción de Cl^- que de Na^+ , es la menor concentración del anión en el plasma.

En cuanto a la correlación entre el movimiento entre los distintos iones y de estos con el agua, estudios realizados en colon humano (23) indican que existe una correlación positiva entre los movimientos de Cl^- y Na^+ , Cl^- y H_2O , así como entre el movimiento de Na^+ y H_2O .

Las rectas de regresión de transferencia de Na^+ ó Cl^- frente al transporte de H_2O indican que proporcionalmente más electrolitos que H_2O se transportan desde soluciones isotónicas. Las ecuaciones de estas rectas demuestran que cuando el transporte de H_2O es cero, la absorción de Na^+ y Cl^- continúa. Sin embargo, cuando el transporte de Na^+ ó Cl^- es cero, ocurre una mínima y probablemente insignificante secreción de H_2O (24). Todo esto hace pensar que es el movimiento de iones lo más importante a nivel del colon.

En 1964, KINNEY y CODE (55) trabajando en perros encontraron que la acetazolamida inhibía la absorción de Cl^- en el íleon, resultados que concuerdan con los obtenidos por FRIZZEL y COL (39) en conejos.

Más tarde NELLANS y COL (67) afirman que esta sustancia abole la absorción activa de Cl^- e inhibe pero no abole la absorción activa de Na^+ en íleon de conejo. Parece que la acción de este inhibi

dor es debida a una interacción directa con un componente de la membrana involucrado en el proceso de intercambio de Cl^- por CO_3H^- .

PARSON (69) observa que la acetazolamida - conduce a una depresión general de la capacidad del colon de rata para absorber Cl^- , Na^+ y H_2O a partir de una solución que contiene Na^+ , Cl^- y CO_3H^- en - concentraciones similares a las plasmáticas.

MAREN (65) y PHILLIPS y SCHMALZ (73) obtienen con este inhibidor de la anhidrasa carbónica resultados similares a los comentados anteriormente, - así como una reducción en la excreción de CO_3H^- , pero estos últimos autores comprueban además que al - sustituir el Cl^- que había en la solución por ise-tionato la acetazolamida no tiene efecto sobre el - transporte de agua y electrolitos, lo que indica - que el efecto del fármaco es específico.

Sin embargo en ratas depleccionadas en Na^+ , la secreción de CO_3H^- por el colon no se afecta - (28), a pesar de que la insorción de Na^+ está aumen-tada, y PHILLIPS y SCHMALZ (73) afirman que el Na^+ - no es esencial para la secreción de CO_3H^- en colon- de rata ya que se secreta más CO_3H^- cuando el Na^+ - de las soluciones es reemplazado por colina. Por el contrario, DEVROEDE y PHILLIPS (23) afirman que el - movimiento de CO_3H^- en el colon humano, está in- - fluenciado por el Na^+ y Cl^- .

Esto sugiere que la anhidrasa carbónica tieu

ne un papel en el intercambio $\text{Cl}^- - \text{CO}_3\text{H}^-$ a través de la mucosa del colon y el intercambio de estos aniones puede estar relacionado con el transporte de H_2O y Na^+ en esta región del intestino grueso.

Teniendo presente la diferencia de potencial existente entre mucosa y serosa (mucosa negativa respecto a serosa), el CO_3H^- es secretado al colon en contra de gradientes electroquímicos (16, 19, 73). Estudios previos realizados en intestino grueso aislado de rana sugieren que además del Na^+ otro ión era transportado activamente, aunque este ión no fué identificado (18). COOPERSTEIN y BROCKMAN (16) afirman que en colon de perro hay como mínimo dos sistemas de transporte activo: absorción de Na^+ y secreción de CO_3H^- . En trabajos realizados en colon de rata, PHILLIPS y SCMALZ (73) indican que el CO_3H^- se movería por transporte activo ya que ocurre en contra de gradiente químico y eléctrico, y YAU y MAKHLOUF (90) proponen que es activa, bien la secreción de CO_3H^- ó la absorción de iones H^+ .

En ciego de conejo, LENG (58) observa que el CO_3H^- se absorbe desde una solución que contiene Na^+ y ácidos grasos volátiles, aumentando esta absorción si los ácidos grasos volátiles están ausentes, así como aumenta la absorción de Na^+ y Cl^- , pero disminuye la de H_2O . Sin embargo, si en la solución están presentes ácidos grasos volátiles pero no el Na^+ , disminuye la absorción de Cl^- y el movimiento de CO_3H^- se invierte a secreción.

Como ya hemos indicado el Cl^- se absorbe en colon en contra de gradiente químico y a favor de gradiente eléctrico. Muchos autores consideran esta absorción como resultado de una difusión pasiva, dado el alto potencial eléctrico negativo existente (16, 17, 29, 41, 70, 84) y consideran que el gra-diente de concentración puede ser una consecuencia por completo pasiva de la diferencia de potencial (21), es decir, la mayor fuerza impulsora para el Cl^- del lumen a la sangre, sería la diferencia de potencial eléctrica. Sin embargo YAU y MAKHLOUF (90), por estudios de flujo neto y gradiente electroquímico, no pueden averiguar la naturaleza del transporte de Cl^- en colon de rata.

SCHULTZ y CURRAN (77) indican que el transporte de Cl^- es un mecanismo sumamente sensible, -- funcionando como un proceso activo in vivo y un proceso pasivo in vitro, y al considerar el intercam--bio $\text{Cl}^- - \text{CO}_3\text{H}^-$, determinan que el movimiento de uno o ambos aniones ocurre por transporte activo, hecho que ha sido afirmado también por GOMEZ (43) en ileon terminal de conejo.

Aunque el Cl^- es transportado predominantemente por difusión pasiva, puede haber un componente de transporte activo de Cl^- o difusión por intercambio (16).

En trabajos realizados en colon humano en 1978, HAWKER y COL (49) concluyen que el Cl^- es ab-

sorbido activamente por vía de un proceso no electrogénico, no ligado al transporte de Na^+ y probablemente implicado en el intercambio $\text{Cl}^- - \text{CO}_3\text{H}^-$.

2. 3. TRANSPORTE DE AGUA.

El movimiento neto de agua a través de las membranas epiteliales es predominantemente llevado a cabo por dos mecanismos (64):

a) Como consecuencia de las fuerzas locales osmóticas creadas dentro de la membrana por la absorción activa de solutos.

b) Debido a las diferencias de presión osmótica a través de la totalidad de las complejas estructuras entre lumen y plasma.

A pesar de que SHIELDS (78) preconiza un transporte activo de H_2O al observar que bajo circunstancias apropiadas, el H_2O puede absorberse en contra de diferencias de presiones osmóticas, la mayoría de los autores (8, 19, 21, 24, 36, 46, 70, 82) actualmente aceptan, que al igual que en otras membranas biológicas, la mucosa del colon transporta H_2O de forma enteramente pasiva, consecuente al movimiento de solutos. Con soluciones isotónicas en el lumen, solutos y agua se absorben de tal manera que las proporciones de la solución en el lumen quedan isotónicas (20) y con soluciones hipertónicas, el movimiento de H_2O es nulo mientras que el de solutos continúa (2).

Se ha intentado averiguar qué solutos serían los principales responsables del movimiento de agua.

En principio se pensó que sería el movimiento de Cl^- y Na^+ lo que condicionaría el movimiento de agua al observar que la absorción de H_2O desde soluciones isotónicas decrecía al disminuir la concentración de ClNa (8) y que el movimiento de H_2O está directamente correlacionado con el de Na^+ y Cl^- (10, 23, 24, 25). Como ya se ha indicado anteriormente, cuando el transporte de H_2O es nulo, el Na^+ y Cl^- siguen absorbiéndose (23, 24), pero cuando es nulo el de Na^+ y Cl^- , el H_2O se excreta (19, 24) en pequeñas cantidades.

Sin embargo, parece más probable que sea el Na^+ el responsable directo del movimiento de H_2O , ya que el transporte de Na^+ y H_2O están raramente disociados (16, 24, 70) y sin embargo el movimiento neto de Cl^- y H_2O en direcciones opuestas tiene lugar cuando se perfunden soluciones de ClK , en las cuales el Cl^- se absorbe mientras que el Na^+ y H_2O se excretan (24). Además, la absorción de H_2O es máxima desde soluciones isotónicas de ClNa , decrece al disminuir la concentración luminal de Na^+ y cesa cuando la solución isotónica perfundida contiene menos de 25 mEq/l de Na^+ (8, 60).

2. 4. TRANSPORTE DE SODIO Y POTASIO.

El Na^+ es el principal catión que entra en

el colon (19). Aproximadamente el 90% de Na^+ que entra en el ciego se absorbe en el colon (70).

La insorción de este catión es mayor en el ciego y va disminuyendo conforme se va acercando al recto (19, 70).

Es importante la influencia que otros iones tienen sobre el transporte de Na^+ en intestino grueso. Así CUMMING (19) observó que la absorción de Na^+ en el colon de rata era estimulada por los ácidos grasos volátiles y ARGENCIO y col. (2) llegan a la misma conclusión en colon de cabra al obtener una reducción en la absorción neta de Na^+ al sustituir los ácidos grasos volátiles por Cl^- . Sin embargo LENG (58) ha afirmado recientemente que en el ciego de conejo, la presencia o ausencia de ácidos grasos volátiles no afecta al transporte de Na^+ , aunque sí al de Cl^- .

El efecto de la absorción de ácidos grasos volátiles sobre la proporción y dirección del transporte neto de Na^+ se podría explicar por la influencia de la concentración de iones H^+ intracelulares sobre un mecanismo de intercambio Na^+-H^+ (3).

Otros iones que determinan el movimiento de Na^+ son el Cl^- , CO_3H^- y K^+ .

La absorción de Na^+ es igual a la de CO_3H^- desde soluciones de CO_3HNa (24) en colon humano. Sin embargo, desde soluciones de ClNa , la insorción de Na^+ está equilibrada con la absorción de Cl^- y -

la exorción de Na^+ con la excreción de CO_3H^- (23, - 24).

No parece que la absorción de Na^+ esté muy influenciada por el CO_3H^- . En colon de rata, cambiando el bicarbonato por fosfato, no se altera significativamente la proporción media de absorción de Na^+ (75), y en colon humano, la absorción de Na^+ va decreciendo marcadamente cuando el CO_3H^- reemplaza al Cl^- en la solución a perfundir (8).

Por el contrario, esta última observación, -- indica una cierta influencia del movimiento de Cl^- sobre el de Na^+ . Además PHILLIPS y SCHMALZ (73), en colon de rata, al sustituir el Cl^- por isetionato, -- obtienen una disminución significativa en la absorción de Na^+ .

Con respecto al papel del K^+ sobre el movimiento de Na^+ , aunque algunos autores (24, 76) afirman que una interacción entre el transporte de cationes en el colon humano parece improbable, COOPERSTEIN y BROCKMAN (16) en colon de perro, EDMONDS (28) en colon de rata y recientemente HAWKER y COL (49) en colon humano, proponen un mecanismo de intercambio $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ para explicar la secreción de K^+ .

El pH influye de manera importante en la absorción de Na^+ . El Na^+ en colon de rata se absorbe a un pH óptimo de 6,6 (75). Cuando el pH se eleva, la absorción disminuye, al igual que ocurre en colon de cabra (2), y cuando baja el pH, al igual que en colon-

humano (10), la absorción de Na^+ disminuye, siendo esta absorción insignificante a pH 4,2 en el colon de rata (75), como hemos indicado anteriormente.

El transporte neto de Na^+ en colon, se realiza en contra de gradiente de concentración, y se incrementa al aumentar la concentración intraluminal (8, 16, 23, 24). DEVROEDE y PHILLIPS (23), SHIELDS y MILES (79) y LEVITAN y COL (61), afirman que, en colon humano, el Na^+ se absorbe desde soluciones que contienen 15 mEq/l, mientras que BILLICH y LEVITAN (8) fijan el límite en 23 mEq/..

Además, esta absorción ocurre en contra de un gradiente eléctrico. La diferencia de potencial registrada entre mucosa y serosa oscila de 10 a 50-mv, siendo la serosa positiva respecto a la mucosa (16, 24, 61, 79).

Todo esto lleva a asegurar que el transporte de Na^+ a través del colon es un proceso activo, -propuesto por todos los autores de la bibliografía consultada, en el sapo (7, 14, 84), tortuga (47), -rata (33, 90), caballo (3), perro (16) y hombre (8, 24, 49).

Numerosos autores (10, 18, 21, 34, 84) coinciden en la dificultad de explicar la diferencia de potencial transmural existente en el colon si no es por transporte activo de Na^+ . Además, en ratas depleccionadas en Na^+ , el transporte activo de Na^+ está estimulado (27, 28) y la diferencia de potencial es mayor (27, 28, 31), por lo cual, la elevación de

la diferencia de potencial está probablemente asociada con la estimulación del transporte de Na^+ (27).

Con respecto a la relación entre absorción de ácidos grasos volátiles y Na^+ , ARGENCIO y COL, (2) sugirieron que los ácidos grasos volátiles eran absorbidos proporcionando así energía para el transporte activo de Na^+ , ya que los ácidos grasos volátiles son parcialmente metabolizados en la mucosa del ciego y colon (4, 50). Además, la presencia de glucosa parece incrementar la absorción de Na^+ (3, 9, 80, 81) lo que soporta la teoría de un acoplamiento entre energía y absorción de Na^+ .

La acetazolamida en colon de rata (69, 73), al igual que en fleon de rata y conejo (67, 69), inhibe la absorción de Na^+ , Cl^- y H_2O . NELLANS y COL. (67), estudiando los influjos unidireccionales de Na^+ y Cl^- en fleon de conejo, indican que la acetazolamida inhibe la entrada neutra y acoplada de ClNa en las membranas mucosales. Sin embargo, PHILLIPS y SCHMALZ (73), en colon de rata, sugieren que la anhidrasa carbónica tiene un papel en el intercambio de $\text{Cl}^- - \text{CO}_3\text{H}^-$ a través de la mucosa del colon y el intercambio de estos aniones puede estar relacionado con el transporte de Na^+ y H_2O . Por otra parte LEW (62) ha comprobado como inhibidores de la anhidrasa carbónica reducen en un 30% las corrientes de cortocircuito.

Poco se conoce acerca del movimiento de K^+ a lo largo del intestino grueso, sin embargo la in-

formación que poseemos presenta hechos de interés.

LEVITAN y COL (61), han demostrado que el K^+ , en colon humano, es secretado cuando se utilizan soluciones salinas isotónicas, mientras que los experimentos de DEVROEDE y PHILLIPS (24) demuestran que esta secreción tiene lugar al utilizar soluciones isotónicas de manitol que contienen menos de 15 mEq/l de ClK. Estos 15 mEq/l puede que no representen la concentración límite desde la cual el K^+ se absorbe normalmente. Ya que sus estudios se hicieron con un perfundido libre de Na^+ , hay que contar con la ausencia de un factor que al alterar las diferencias de potencial eléctrico a través de la membrana (27, 28, 31) podría modificar secundariamente el movimiento de K^+ .

La proporción de insorción de K^+ es dependiente de su concentración en el fluido luminal pero la proporción de exorción no lo es (71). EDMONDS (29), variando la concentración luminal de K^+ de 0 a 40 mEq/l, no observa variación en la diferencia de potencial eléctrica en el colon de rata, ni en la proporción de exorción de K^+ .

HARDY-SMITH y SHIELDS (48) trabajando con perros que tenían una fístula de Thiry-Vella en colon, observaron que, después de una infusión intravenosa de K^+ , la proporción de secreción de K^+ aumenta, no variando las proporciones de absorción de Na^+ y H_2O . La proporción de exorción de K^+ se incrementó tanto como la diferencia de concentración a través de la mucosa, permaneciendo la proporción de

insorción relativamente constante.

BASTL y COL (6) y FISHER y COL (35) recientemente han demostrado que altas ingestas de K^+ conducen a un marcado incremento en la secreción neta de este catión en el colon de rata.

En cuanto al papel del Na^+ en el movimiento de K^+ , no hay acuerdo entre los distintos autores. EDMONDS (28, 29) propone una relación entre la absorción de Na^+ y la secreción de K^+ en colon de rata, ya que obtiene una disminución aproximada del 30% en la secreción de K^+ al sustituir el Na^+ por colina, y BASTL y COL. (6) y FISHER y COL. (35) explican el aumento en la excreción de K^+ en colon de ratas que ingieren gran cantidad de K^+ , por la subida en la negatividad luminal y en la actividad $Na^+ - K^+$ ATPasa. Sin embargo DEVROEDE y PHILLIPS (24) obtienen, en colon humano, la misma secreción de K^+ en soluciones isotónicas de manitol que de $ClNa$ y PHILLIPS y SCHMALZ (73), al sustituir el Na^+ por colina, encuentran que la secreción de K^+ , en colon de rata, no se altera a pesar de que el movimiento de Na^+ ha cambiado a secreción.

El movimiento de K^+ en colon, ocurre, al igual que el de Cl^- , en contra del gradiente de concentración y a favor del gradiente eléctrico (10, 16) lo que sugiere a estos autores el carácter pasivo del movimiento de K^+ , aún sin descartar que pueda haber un componente activo.

GILLER y PHILLIPS (42), después de medir di

ferencias de potencial durante experimentos de perfusión, afirman que el movimiento de K^+ es pasivo, y enteramente predecible a partir del pH usando la ecuación de NERNST.

Sin embargo, EDMONDS y GODFREY (30), por medidas de diferencia de potencial, calculan que la secreción de K^+ es mayor que la que cabría esperar por simple difusión pasiva y gradiente electroquímico, y sugieren una secreción activa de K^+ en colon humano.

Esta secreción activa de K^+ ha sido también propuesta por otros autores en colon de perro (16), de rata (29, 73) y humano (49), indicando en este último caso que el K^+ es secretado activamente, posiblemente, por vía de intercambio $Na^+ - K^+$.

EDMONDS (27) afirma que el K^+ es secretado activamente en el colon de rata y apunta la posibilidad de que esta secreción juegue un papel importante en la absorción de Na^+ cuando en el contenido intestinal esté presente un ión no absorbible.

Sobre el efecto de la acetazolamida en el movimiento de K^+ en el colon, PHILLIPS y SCHMALZ (73) obtienen que este movimiento no se altera en rata, a pesar de que la absorción de Na^+ , Cl^- y H_2O descienden así como la excreción de CO_3H^- .

LENG (58), en ciego de conejo, observa que el flujo de K^+ , desde soluciones con Na^+ , tanto con ácidos grasos volátiles como sin ellos, es nulo con

una concentración de 18 m moles/l, y cuando la solución no contiene Na^+ , el K^+ se absorbe.

De este estudio bibliográfico se desprende la estrecha relación que existe entre el movimiento de los distintos iones; de ahí la dificultad que implica el poder realizar un estudio por separado del movimiento de cada uno de ellos.

3.- METODO

3. 1. DISEÑO EXPERIMENTAL

3. 1. 1. EXPERIMENTOS GRUPO A

Intercambio de electrolitos en ciego: influencia de las concentraciones intraluminales de Cl^- y CO_3H^- .

A-1: Concentraciones constantes de CO_3H^- y K^+ y crecientes de Cl^- y Na^+ . Introducción de 5 soluciones: A-1.1, - A-1.2, A-1.3, A-1.4 y A-1.5.

A-2: Concentraciones constantes de Cl^- y K^+ y crecientes de CO_3H^- y Na^+ . Introducción de 5 soluciones: A-2.1, - A-2.2, A-2.3, A-2.4 y A-2.5.

A-3: Concentraciones constantes de Na^+ y K^+ , decrecientes de Cl^- y crecientes de CO_3H^- . Introducción de 5 soluciones: A-3.1, A-3.2, A-3.3, A-3.4 y - A-3.5.

3. 1. 2. EXPERIMENTOS GRUPO B

Intercambio de electrolitos en colon: influencia de las concentraciones intraluminales de Cl^- y CO_3H^- .

B-1: Concentraciones constantes de CO_3H^- y k^+ y cfecientes de Cl^- y Na^+ . In--

Introducción de 5 soluciones: B-1.1, - B-1.2, B-1.3, B-1.4 y B-1.5.

B-2: Concentraciones constantes de Cl^- y K^+ y crecientes de CO_3H^- y Na^+ . Introducción de 5 soluciones: B-2.1, - B-2.2, B-2.3, B-2.4 y B-2.5.

B-3: Concentraciones constantes de Na^+ y K^+ , decrecientes de Cl^- y crecientes de CO_3H^- . Introducción de 5 soluciones: B-3.1, B-3.2, B-3.3, B-3.4 y - B-3.5.

B-3 bis: Concentraciones constantes de Na^+ y K^+ , decrecientes de Cl^- y crecientes de CO_3H^- . Introducción de 3 soluciones: B-3_b.1, B-3_b.2 y B-3_b.3.

3. 1. 3. EXPERIMENTOS GRUPO C

Intercambio de electrolitos en colon: influencia de la eliminación de Cl^- (total) y/o de Na^+ (casi total).

C-1: Introducción de una solución, C-1.1, que contiene Cl^- , CO_3H^- , Na^+ y K^+ en concentraciones similares a las plasmáticas. Este experimento se utilizó como patrón.

C-2: Introducción de una solución, C-2.1, de características similares al patrón, pero el Cl^- se ha sustituido por isetionato (2-hidroxi etano 1-sulfonato).

C-3: Introducción de una solución, C-3.1, de características similares al patrón, pero la mayor parte del Na^+ se ha sustituido por colina.

C-4: Introducción de una solución, C-4.1, libre de Cl^- y K^+ , que contiene CO_3H^- y Na^+ en concentraciones de aproximadamente 25 mEq/l.

3. 1. 4. EXPERIMENTOS GRUPO D

Intercambio de electrolitos en colon: influencia de la eliminación de Cl^- y/o de Na^+ con concentraciones altas de K^+ .

D-1: Introducción de una solución, D-1.1, que contiene Cl^- , CO_3H^- y Na^+ en concentraciones similares a las plasmáticas y elevada concentración de K^+ . Este experimento se utilizó como patrón.

D-2: Introducción de una solución, D-2.1, de características similares al patrón, pero el Cl^- se ha sustituido por isetionato.

D-3: Introducción de una solución, D-3.1, de características similares al patrón, pero el Na^+ se ha sustituido por colina.

D-4: Introducción de una solución, D-4.1,

libre de Cl^- y Na^+ , que contiene CO_3H^- y K^+ en concentraciones de aproximadamente 25 mEq/l.

3. 1. 5. EXPERIMENTOS GRUPO E

Intercambio de electrolitos en colon: influencia del 2,4 dinitrofenol y la acetazolamida.

E-1: Introducción de una solución, E-1.1, que contiene Cl^- , CO_3H^- , Na^+ y K^+ en concentraciones similares a las plasmáticas y $5 \times 10^{-4}\text{M}$ de 2,4 dinitrofenol. Media hora antes de comenzar el experimento se inyecta intravenosamente 1,1 mg/Kg de peso de 2,4 dinitrofenol.

E-2: Introducción de una solución, E-2.1, que contiene Cl^- , CO_3H^- , Na^+ y K^+ en concentraciones similares a las plasmáticas y 450 mg/l de acetazolamida. Media hora antes de comenzar el experimento se inyecta intravenosamente 20 mg/Kg de peso de acetazolamida.

E-3: Introducción de una solución, E-3.1, que contiene Cl^- , CO_3H^- , Na^+ y K^+ en concentraciones similares a las plasmáticas y 450 mg/l de acetazolamida. Una hora antes de comenzar el experimento se inyecta intravenosamente 20 mg/Kg de peso de acetazolamida.

3. 2. ANIMALES

Se han utilizado 85 conejos de ambos sexos, de raza castellana, procedentes del Servicio de Animales de Laboratorio de pesos comprendidos entre 1750 y 2250 gramos, con agua y comida "ad libitum".

3. 3. PREPARACION QUIRURGICA

Se anestesiaron los animales con etiluretano (20 %) a través de una cánula, bránula, del nº 0 introducida en la vena marginal de la oreja. El anestésico se administró lentamente, vigilando los reflejos oculo-parpebral, plantar y corneal con objeto de asegurarnos de la profundidad de la anestesia.

Después de un cuidadoso afeitado del campo operatorio, los animales se fijaron a una mesa Palmer ubicada en una habitación que se mantenía a 30°C, colocando debajo del animal una manta eléctrica con el fin de mantener la temperatura corporal a 38°C. Continuamente se tomaba la temperatura rectal para asegurarnos de que se mantenía al nivel adecuado.

A continuación se realizó laparatomía media, seccionando piel, capas musculares y peritoneo. Manejando con cuidado el paquete intestinal se procedió a la localización del ciego o colon ascendente.

Las asas cecales comprendían 10 cm desde la válvula ileo-cecal.

Las asas colónicas comprendían desde la ampolla del colon hasta el nivel donde se ramifica la arteria "ramus colicus".

Em ambos extremos de estas asas se introdujeron sendos tubos de polivinilo de 8mm. de diámetro y se ajustaron al intestino con lino del nº 0.

A continuación se procedió al ensayo cubriendo previamente el abdomen con compresas humedecidas en soluciones de glucosa al 5% a 38°C.

3. 4. DESARROLLO DE LOS EXPERIMENTOS

Se comenzaba el ensayo lavando perfectamente el asa con una solución de glucosa al 5%. Una vez que el líquido de lavado salía completamente limpio y el asa quedaba totalmente vacía, se procedía a introducir la solución a ensayar a través de la cánula de entrada manteniéndose cerrada la de salida; tras la introducción de 30 ml de la solución en el caso de asas cecales ó de 10 ml en el caso de asas colónicas, se cerraba la cánula de entrada y se mantenía dicha solución en el asa durante 30 minutos. Posteriormente se abría la cánula de salida y se recogía una parte alícuota para su posterior análisis.

El cierre de las cánulas de entrada y sa-

lida se realizó con pinzas Kocher.

Tanto la solución de lavado como las soluciones a ensayar se mantenían en un baño termorre--
gulado a 38°C.

3. 5. TECNICAS ANALITICAS.

3. 5. 1. DETERMINACION DE CLORURO.

Se determinó este anión por volumetría po--
tenciométrica con NO_3Ag 0,01 N (anteriormente valo--
rado) empleando un electrodo de plata Radiometer -
P 4011 y otro de SO_4Hg Radiometer K 601 conecta--
dos a un potenciómetro Radiometer pHmeter 26.

El punto final de reacción, determinado -
previamente, era de 126 mv; los resultados se ex--
presaron en mEq/l.

3. 5. 2. DETERMINACION DE BICARBONATO.

Se determinó este anión por volumetría po--
tenciométrica con ClH 0,01 N (anteriormente valora--
do) empleando un electrodo de vidrio Radiometer -
G 202 C y otro de calomelanos Radiometer K 401, co--
nectados a un potenciómetro Radiometer pHmeter 26.
El punto final de la reacción, determinado previa--
mente, era de pH 4,2; los resultados se expresaron
en mEq/l.

3. 5. 3. DETERMINACION DE SODIO Y POTASIO.

Ambos cationes fueron determinados por un método fotométrico, utilizándose un fotómetro de llama 100 EE1 Mark II. La dilución empleada para cada solución y catión fué tal que para el Na^+ , una vez diluido, hubiera aproximadamente 2 partes por millón y para el K^+ 3 partes por millón; los resultados se expresaron en mEq/l.

3. 5. 4. DETERMINACION DE PEG - 4000.

Para la determinación de PEG, hemos utilizado el método de Hyden (54) que consiste en medir espectrofotométricamente la turbidez que se produce al reaccionar el PEG con el ácido tricloroacético.

La determinación de PEG se utilizó para calcular el movimiento de agua.

3. 6. SOLUCIONES UTILIZADAS.

Solución A-1.1.

Na ⁺	21'8	mEq/l.
K ⁺	4'8	"
Cl ⁻	0	"
CO ₃ H ⁻	23'4	"
Manitol	49'14	q/l.
PEG	2	"

Solución A-1.2.

Na ⁺	52	mEq/l.
K ⁺	4'8	"
Cl ⁻	30	"
CO ₃ H ⁻	24'4	"
Manitol	38'22	q/l.
PEG	2	"

Solución A-1.3.

Na ⁺	83'9	mEq/l.
K ⁺	5	"
Cl ⁻	60	"
CO ₃ H ⁻	24'6	"
Manitol	27'3	q/l.
PEG	2	"

Solución A-1.4.

Na ⁺	114'2	mEq/l.
K ⁺	5	"
Cl ⁻	91	"
CO ₃ H ⁻	24'6	"
Manitol	16'38	q/l.
PEG	2	"

Solución A-1.5.

Na ⁺	152'8	mEq/l.
K ⁺	4'7	"
Cl ⁻	132	"
CO ₃ H ⁻	26'6	"
Manitol	1'82	q/l.
PEG	2	"

Solución A-2.1.

Na ⁺	92'3	mEq/l.
K ⁺	5'7	"
Cl ⁻	104	"
CO ₃ H ⁻	0	"
Manitol	22'66	q/l.
PEG	2	"

Solución A-2.2.

Na ⁺	100'2	mEq/l.
K ⁺	5'4	"
Cl ⁻	104	"
CO ₃ H ⁻	5'2	"
Manitol	21'84	q/l.
PEG	2	"

Solución A-2.3.

Na ⁺	113'4	mEq/l.
K ⁺	5'2	"
Cl ⁻	100	"
CO ₃ H ⁻	24'8	"
Manitol	14'56	q/l.
PEG	2	"

Solución A-2.4.

Na ⁺	131'8	mEq/l.
K ⁺	5	"
Cl ⁻	104	"
CO ₃ H ⁻	44	"
Manitol	7'28	q/l.
PEG	2	"

Solución A-2.5.

Na ⁺	142'4	mEq/l.
K ⁺	4'9	"
Cl ⁻	102	"
CO ₃ H ⁻	64	"
PEG	2	q/l.

Solución A-3.1.

Na ⁺	171'9	mEq/l.
K ⁺	4'6	"
Cl ⁻	162	"
CO ₃ H ⁻	0	"
PEG	2	q/l.

Solución A-3.2.

Na ⁺	167'8	mEq/l.
K ⁺	4'5	"
Cl ⁻	138	"
CO ₃ H ⁻	24'6	"
PEG	2	q/l.

Solución A-3.3.

Na ⁺	171'9	mEq/l.
K ⁺	4'8	"
Cl ⁻	104	"
CO ₃ H ⁻	61'2	"
PEG	2	q/l.

Solución A-3.4.

Na ⁺	171'9	mEq/l.
K ⁺	4'6	"
Cl ⁻	74	"
CO ₃ H ⁻	90'2	"
PEG	2	q/l.

Solución A-3.5.

Na ⁺	165'8	mEq/l.
K ⁺	4'5	"
Cl ⁻	0	"
CO ₃ H ⁻	157'5	"
PEG	2	q/l.

Solución B-1.1.

Na ⁺	21'8	mEq/l.
K ⁺	4'8	"
Cl ⁻	0	"
CO ₃ H ⁻	23'4	"
Manitol	49'14	q/l.
PEG	2	"

Solución B-1.2.

Na ⁺	52	mEq/l.
K ⁺	4'8	"
Cl ⁻	30	"
CO ₃ H ⁻	24'4	"
Manitol	38'22	q/l.
PEG	2	"

Solución B-1.3.

Na ⁺	83'9	mEq/l.
K ⁺	5	"
Cl ⁻	60	"
CO ₃ H ⁻	24'6	"
Manitol	27'3	q/.
PEG	2	"

Solución B-1.4.

Na ⁺	114'2	mEq/l.
K ⁺	5	"
Cl ⁻	91	"
CO ₃ H ⁻	24'6	"
Manitol	16'38	q/l.
PEG	2	"

Solución B-1.5.

Na ⁺	152'8	mEq/l.
K ⁺	4'7	"
Cl ⁻	132	"
CO ₃ H ⁻	25'6	"
Manitol	1'82	q/l.
PEG	2	"

Solución B-2.1.

Na ⁺	95'1	mEq/l.
K ⁺	4'8	"
Cl ⁻	98	"
CO ₃ H ⁻	0	"
Manitol	23'66	q/l.
PEG	2	"

Solución B-2.2.

Na ⁺	98'5	mEq/l.
K ⁺	4'8	"
Cl ⁻	99	"
CO ₃ H ⁻	5	"
Manitol	21'84	q/l.
PEG	2	"

Solución B-2.3.

Na ⁺	114'6	mEq/l.
K ⁺	4'5	"
Cl ⁻	98	"
CO ₃ H ⁻	24	"
Manitol	14'56	q/l.
PEG	2	"

Solución B-2.4.

Na ⁺	132'5	mEq/l.
K ⁺	4'2	"
Cl ⁻	98	"
CO ₃ H ⁻	44	"
Manitol	7'28	q/l.
PEG	2	"

Solución B-2.5.

Na ⁺	146'9	mEq/l.
K ⁺	4'2	"
Cl ⁻	99	"
CO ₃ H ⁻	64	"
PEG	2	q/l.

Solución B-3.1.

Na ⁺	171'9	mEq/l.
K ⁺	4'6	"
Cl ⁻	162	"
CO ₃ H ⁻	0	"
PEG	2	q/l.

Solución B-3.2.

Na ⁺	167'8	mEq/l.
K ⁺	4'5	"
Cl ⁻	138	"
CO ₃ H ⁻	24'6	"
PEG	2	q/l.

Solución B-3.3.

Na ⁺	171'9	mEq/l.
K ⁺	4'8	"
Cl ⁻	104	"
CO ₃ H ⁻	61'2	"
PEG	2	q/l.

Solución B-3.4.

Na ⁺	171'9	mEq/l.
K ⁺	4'6	"
Cl ⁻	74	"
CO ₃ H ⁻	90'2	"
PEG	2	q/l.

Solución B-3.5.

Na ⁺	165'8	mEq/l.
K ⁺	4'5	"
Cl ⁻	0	"
CO ₃ H ⁻	157'5	"
PEG	2	q/l.

Solución B-3_b.1.

Na ⁺	151'2	mEq/l.
K ⁺	4'0	"
Cl ⁻	111	"
CO ₃ H ⁻	48	"
PEG	2	q/l.

Solución B-3_b.2.

Na ⁺	152'9	mEq/l.
K ⁺	4'3	"
Cl ⁻	84	"
CO ₃ H ⁻	79	"
PEG	2	q/l.

Solución B-3_b.3.

Na ⁺	149'5	mEq/l.
K ⁺	4'5	"
Cl ⁻	64	"
CO ₃ H ⁻	96	"
PEG	2	q/l.

Solución C-1.1.

Na ⁺	141'1	mEq/l.
K ⁺	4'4	"
Cl ⁻	124	"
CO ₃ H ⁻	24	"
PEG	2	q/l.

Solución C-2.1.

Na ⁺	141'3	mEq/l.
K ⁺	5'8	"
Cl ⁻	0	"
CO ₃ H ⁻	26	"
Isetionato	120	"
Manitol	5'46	q/l.
PEG	2	"

Solución C-3.1.

Na ⁺	22'7	mEq/l.
K ⁺	3'8	"
Cl ⁻	125	"
CO ₃ H ⁻	24	"
Colina	120	"
Manitol	5'46	q/l.
PEG	2	"

Solución C-4.1.

Na ⁺	22'6	mEq/l.
K ⁺	0	"
Cl ⁻	0	"
CO ₃ H ⁻	23	"
Manitol	49'14	q/l.
PEG	2	"

Solución D-1.1.

Na ⁺	137'7	mEq/l.
K ⁺	22'9	"
Cl ⁻	136	"
CO ₃ H ⁻	24'5	"
PEG	2	q/l.

Solución D-2.1.

Na ⁺	130	mEq/l.
K ⁺	27'9	"
Cl ⁻	0	"
CO ₃ H ⁻	26	"
Isetionato	135	"
PEG	2	q/l.

Solución D-3.1.

Na ⁺	0	mEq/l.
K ⁺	21	"
Cl ⁻	138	"
CO ₃ H ⁻	25	"
Colina	135	"
PEG	2	q/l.

Solución D-4.1.

Na ⁺	0	mEq/l.
K ⁺	26'1	"
Cl ⁻	0	"
CO ₃ H ⁻	24	"
Manitol	49'14	q/l.
PEG	2	"

Solución E-1.1.

Na ⁺	147'2	mEq/l.
K ⁺	4'4	"
Cl ⁻	123	"
CO ₃ H ⁻	25	"
Manitol	2'73	q/l.
PEG	2	"
2,4.DNP	5x10 ⁻⁴	moles lP.

Solución E-2.1.

Na ⁺	154'5	mEq/l.
K ⁺	5'7	"
Cl ⁻	121	"
CO ₃ H ⁻	27	"
PEG	2	q/l.
acetazo		
lamida	0'45	"

Solución E-3.1.

Na ⁺	154'5	mEq/l.
K ⁺	5'7	"
Cl ⁻	121	"
CO ₃ H ⁻	27	"
PEG	2	q/l.
acetazo		
lamida	0'45	"

3. 7. TRATAMIENTO ESTADISTICO.

Se ha calculado la media y el error de la - media para cada parámetro, realizándose las pruebas de la "t" de STUDENT con varianza conocida para comprobar si las medias de las diversas poblaciones e- ran estadísticamente iguales o no.

Tanto para determinar las concentraciones - críticas (concentraciones teóricas para las cuales el movimiento neto del ión es nulo) como para la correlación existente entre el movimiento de dos io- nes, se han utilizado rectas regresión.

4.- RESULTADOS

TABLA I.- (Grupo A-1). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN CIEGO

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 30 ml

Solución A-1.1. Concentraciones iniciales: Na^+ 21,8mEq/l, K^+ 4,8mEq/l, Cl^- 0mEq/l, CO_3H^- 23,4mEq/l, Manitol 49,14g/l, PEG 2g/l.

Animal nº	*Intercambio de agua ml	Concentración final de Na^+ mEq/l	*Intercambio de Na^+ μEq	Concentración final de K^+ mEq/l	*Intercambio de K^+ μEq	Concentración final de Cl^- mEq/l	*Intercambio de Cl^- μEq	Concentración final de CO_3H^- mEq/l	*Intercambio de CO_3H^- μEq
1	-0,3	26,9	-161	6,6	- 56	8	-242	22	+35
2	-3,5	20,1	- 19	5,6	- 44	6	-201	20	+32
3	-0,4	24,3	- 85	8,2	-105	8	-243	23	+3
4	+0,6	17,6	+137	5,1	- 6	6	-176	23	+26
5	+2,2	24,3	- 22	6,2	- 28	8	-222	24	+35
\bar{x}	-0,3	22,6	- 30	6,3	- 48	7,2	-217	22,4	+26
σ/\sqrt{N}	0,9	1,7	49	0,5	15	0,5	13	0,7	6

(*) El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA II.- (Grupo A-1).

INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN CIEGO

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 30 ml
 Solución A-1.2. Concentraciones iniciales: Na^+ 52mEq/l, K^+ 4,8mEq/l, Cl^- 30mEq/l, CO_3H^- 24,4mEq/l,
 Manitol 38,22g/l, PEG 2g/l.

Animal nº	*Intercam- bio de agua ml	Concentra- ción final de Na^+ mEq/l	*Intercam- bio de Na^+ μEq	Concentra- ción final de K^+ mEq/l	*Intercam- bio de K^+ μEq	Concentra- ción final de Cl^- mEq/l	*Intercam- bio de Cl^- μEq	Concentra- ción final de CO_3H^- mEq/l	*Intercam- bio de CO_3H^- μEq
1	0	47,8	+126	5,6	-24	31	-- 30	21	+102
2	-1,6	47,8	+ 50	6	-46	32	-111	23	+5
3	-1,4	33,6	+505	5,6	-32	31	- 73	24	-22
4	-0,4	38,2	+399	4,4	+10	32	- 73	24	+2
5	-0,5	43,6	+230	4,8	-2	29	+ 15	23,5	+15
\bar{x}	-0,8	42,2	+262	5,3	-19	31,0	-54	23,1	+20
σ / \sqrt{N}	0,3	2,8	84	0,3	10	0,5	22	0,6	21

(*) El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA III.- (Grupo A-1). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN CIEGO

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 30 ml

Solución A-1.3. Concentraciones iniciales: Na^+ 83,9mEq/l, K^+ 5mEq/l, Cl^- 60mEq/l, CO_3H^- 24,6mEq/l,
Manitol 27,3g/l, PEG 2g/l

Animal nº	*Intercambio de agua ml	Concentración final de Na^+ mEq/l	*Intercambio de Na^+ μEq	Concentración final de K^+ mEq/l	*Intercambio de K^+ μEq	Concentración final de Cl^- mEq/l	*Intercambio de Cl^- μEq	Concentración final de CO_3H^- mEq/l	*Intercambio de CO_3H^- μEq
1	-1,7	72,2	+228	6	- 40	60	-102	20	+104
2	-1,4	78,1	+ 65	6,6	- 57	60	- 84	22,5	+ 31
3	-4,3	57,1	+558	8,8	-152	56	-121	23,5	- 68
4	-0,7	74,7	+224	5,3	- 13	55	+111	24	+ 1
5	-2,3	77,2	+ 23	5,4	- 24	58	- 73	23,5	- 21
\bar{x}	-2,1	71,9	+220	6,4	- 57	57,8	- 54	22,7	+ 9
σ/\sqrt{N}	0,6	3,8	94	0,6	25	1,0	42	0,7	27

(*) El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA IV.- (Grupo A-1). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN CIEGO

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 30 ml

Solución A-1.4. Concentraciones iniciales: Na^+ 114,2mEq/l, K^+ 5mEq/l, Cl^- 91mEq/l, CO_3H^- 24,6mEq/l, Manitol 16,38g/l, PEG 2g/l.

Animal nº	*Intercambio de agua ml	Concentración final de Na^+ mEq/l	*Intercambio de Na^+ μEq	Concentración final de K^+ mEq/l	*Intercambio de K^+ μEq	Concentración final de Cl^- mEq/l	*Intercambio de Cl^- μEq	Concentración final de CO_3H^- mEq/l	*Intercambio de CO_3H^- μEq
1	-1,3	105,8	+114	5,6	-25	88	- 24	21,0	+81
2	+1,2	104,1	+428	5,6	-11	86	+253	22,5	+90
3	-2,0	86,6	+655	5,0	-10	87	- 54	22,0	+34
4	-1,3	96,5	+406	5,3	-16	86	+ 38	25,0	-45
5	-6,8	88,3	+177	3,5	+21	72	+ 80	23,0	-108
\bar{x}	-2,0	96,3	+356	5,0	- 8	83,8	+ 59	22,7	+ 10
σ/\sqrt{N}	1,3	3,9	97	0,4	8	3,0	54	0,7	38

(* El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA V.- (Grupo A-1). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN CIEGO

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 30 ml

Solución A-1.5. Concentraciones iniciales: Na^+ 152,8mEq/l, K^+ 4,7mEq/l, Cl^- 132mEq/l, CO_3H^- 25,6mEq/l, Manitol 1,82g/l, PEG 2g/l.

Animal nº	*Intercambio de agua ml	Concentración final de Na^+ mEq/l	*Intercambio de Na^+ μEq	Concentración final de K^+ mEq/l	*Intercambio de K^+ μEq	Concentración final de Cl^- mEq/l	*Intercambio de Cl^- μEq	Concentración final de CO_3H^- mEq/l	*Intercambio de CO_3H^- μEq
1	-2,5	121,7	+629	5,4	-35	122	- 5	22	+53
2	-0,6	129,3	+627	5,7	-33	126	+104	22	+95
3	-3,4	132,6	+155	5,3	-36	118	+ 19	23	0
4	-2,8	137,7	+ 67	6,2	-62	123	- 74	25	-52
5	-3,4	109,5	+927	4,4	- 6	120	- 48	23	0
\bar{x}	-2,5	126,2	+481	5,4	-34	121,8	- 1	23	+19
σ/\sqrt{N}	0,5	4,9	161	0,3	9	1,4	31	0,5	25

(*) El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA VI.- (Grupo A-2). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN CIEGO

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 30 ml

Solución A-2.1. Concentraciones iniciales: Na^+ 92,3mEq/, K^+ 5,7mEq/l, Cl^- 104mEq/l, CO_3H^- 0mEq/l, Manitol 23,66g/l, PEG 2g/l.

Animal nº	*Intercambio de agua ml	Concentración final de Na^+ mEq/l	*Intercambio de Na^+ μEq	Concentración final de K^+ mEq/l	*Intercambio de K^+ μEq	Concentración final de Cl^- mEq/l	*Intercambio de Cl^- μEq	Concentración final de CO_3H^- mEq/l	*Intercambio de CO_3H^- μEq
6	-0,5	84,2	+206	5,8	- 6	96	+193	4,2	-128
7	-1,7	84,5	+ 92	6,5	-35	88	+329	6,4	-203
8	-0,5	84,2	+200	5,9	- 9	92	+319	5,0	-152
9	-4,0	87,0	-191	5,8	-26	88	+126	4,8	-163
10	-0,5	97,6	-202	7,1	-45	92	+319	10,0	-304
\bar{X}	-1,4	87,5	+21	6,2	-24	91,2	+257	6,1	-190
σ/\sqrt{N}	0,7	2,6	91	0,3	7	1,5	41	1,0	31

(* El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA VII.- (Grupo A-2). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN CIEGO

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 30 ml

Solución A-2.2. Concentraciones iniciales: Na^+ 100,2mEq/l, K^+ 5,4mEq/l, Cl^- 104mEq/l, CO_3H^- 5,2mEq/l, Manitol 21,84g/l, PEG 2g/l.

Animal nº	*Intercambio de agua ml	Concentración final de Na^+ mEq/l	*Intercambio de Na^+ μEq	Concentración final de K^+ mEq/l	*Intercambio de K^+ μEq	Concentración final de Cl^- mEq/l	*Intercambio de Cl^- μEq	Concentración final de CO_3H^- mEq/l	*Intercambio de CO_3H^- μEq
6	-2,0	158,2	-2061	7,5	-78	90	+237	9,4	-145
7	-4,4	105,5	- 626	6,9	-76	92	- 48	7,2	- 92
8	-2,4	89,7	+ 104	6,3	-42	96	+ 12	6,4	- 51
9	-3,6	100,2	- 362	8,5	-124	96	-107	5,6	- 32
10	-1,7	171,4	-2427	5,8	-22	100	- 50	7	- 66
\bar{x}	-2,8	125,0	-1074	7,0	-68	94,8	+ 9	7,1	- 77
σ/\sqrt{N}	0,5	16,6	495	0,5	17	1,7	60	0,6	20

(*) El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.



TABLA VIII.- (Grupo A-2). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN CIEGO

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 30 ml.

Solución A-2.3. Concentraciones iniciales: Na^+ 113,4mEq/l, K^+ 5,2mEq/l, Cl^- 100mEq/l, CO_3H^- 24,8mEq/l, Manitol 14,56 g/l, PEG 2g/l.

Animal nº	*Intercambio de agua ml	Concentración final de Na^+ mEq/l	*Intercambio de Na^+ μEq	Concentración final de K^+ mEq/l	*Intercambio de K^+ μEq	Concentración final de Cl^- mEq/l	*Intercambio de Cl^- μEq	Concentración final de CO_3H^- mEq/l	*Intercambio de CO_3H^- μEq
6	-5,5	105,5	-342	5,7	-46	84	+19	19,6	+48
7	-0,7	113,4	- 84	5,9	-25	96	+49	18,2	+185
8	+0,1	110,7	+ 94	7,6	-71	100	+14	19,6	+159
9	-1,6	105,5	+ 71	6,4	-46	96	-31	21,0	+81
10	-0,2	102,8	+301	5,5	-10	100	-15	21,5	+96
\bar{x}	-1,6	107,6	+ 8	6,2	-40	95,2	+ 7	20,0	+114
σ/\sqrt{N}	1,0	1,9	107	0,4	10	2,9	14	0,6	25

(* El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA IX.- (Grupo A-2). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN CIEGO

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 30 ml

Solución A-2.4. Concentraciones iniciales: Na^+ 131,3mEq/l, K^+ 5mEq/l, Cl^- 104mEq/l, CO_3H^- 44mEq/l, Manitol 7,28g/l, PEG 2g/l.

Animal nº	*Intercambio de agua ml	Concentración final de Na^+ mEq/l	*Intercambio de Na^+ μEq	Concentración final de K^+ mEq/l	*Intercambio de K^+ μEq	Concentración final de Cl^- mEq/l	*Intercambio de Cl^- μEq	Concentración final de CO_3H^- mEq/l	*Intercambio de CO_3H^- μEq
6	-0,5	253,1	-3753	5,9	-30	96	+193	36,2	+213
7	+0,7	110,7	+ 713	5,8	-20	100	+192	35,0	+295
8	+1,5	113,4	+ 728	6,3	-29	104	+160	36,8	+273
9	-0,8	197,4	-2116	5,9	-31	100	+ 44	40	+ 90
10	+1,0	113,4	+ 667	5,6	-12	104	+104	41	+131
\bar{x}	+0,4	157,6	- 752	5,9	-24	100,8	+139	37,8	+201
σ/\sqrt{N}	0,4	29	928	0,1	4	1,5	29	1,2	40

(*) El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA X.- (Grupo A-2). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN CIEGO

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 30 ml

Solución A-2.5. Concentraciones iniciales: Na^+ 142,4mEq/l, K^+ 4,9mEq/l, Cl^- 102mEq/l, CO_3H^- 64mEq/l.
PEG 2g/l.

Animal nº	*Intercambio de agua ml	Concentración final de Na^+ mEq/l	*Intercambio de Na^+ μEq	Concentración final de K^+ mEq/l	*Intercambio de K^+ μEq	Concentración final de Cl^- mEq/l	*Intercambio de Cl^- μEq	Concentración final de CO_3H^- mEq/l	*Intercambio de CO_3H^- μEq
6	-0,8	131,8	+217	7,9	-96	104	-138	57,0	+167
7	+0,1	247,9	-3127	6,2	-38	98	+135	52,0	+368
8	+2,7	131,8	+668	6,2	-22	106	+163	55,4	+406
10	+0,1	147,7	+137	7,7	-83	104	- 44	59,0	+159
\bar{x}	+0,5	164,8	-526	7,0	-60	103	+ 29	55,9	+275
σ/\sqrt{N}	0,8	28,0	875	0,5	18	1,7	72	1,5	65

(*) El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA XI.- (Grupo A-3). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN CIEGO

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 30 ml.

Solución A-3.1. Concentraciones iniciales: Na^+ 171,9 mEq/l, K^+ 4,6 mEq/l, Cl^- 162 mEq/l, CO_3H^- 0 mEq/l, PEG 2g/l

Animal nº	*Intercam- bio de agua ml	Concentra- ción final de Na^+ mEq/l	*Intercam- bio de Na^+ μEq	Concentra- ción final de K^+ mEq/l	*Intercam- bio de K^+ μEq	Concentra- ción final de Cl^- mEq/l	*Intercam- bio de Cl^- μEq	Concentra- ción final de CO_3H^- mEq/l	*Intercam- bio de CO_3H^- μEq
11	+0,7	161,8	+416	6,6	-55	153	+377	6,2	-182
12	+1,2	159,7	+558	5,7	-26	153	+454	4	-115
13	+1,5	165,8	+432	5,4	-16	160	+300	5	-142
14	+0,3	159,7	+414	5,7	-31	150	+405	5,4	-160
15	+0,9	163,8	+390	4,8	- 2	154	+379	5	-145
\bar{x}	+0,9	162,2	+442	5,6	-26	154	+383	5,1	-149
σ/\sqrt{N}	0,2	1,2	30	0,3	9	1,6	25	0,4	11

(*) El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA XII.- (Grupo A-3). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN CIEGO

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 30 ml.

Solución A-3.2. Concentraciones iniciales: Na^+ 167,8 mEq/l, K^+ 4,5 mEq/l, Cl^- 138 mEq/l, CO_3H^- 24,6 mEq/l
PEG 2g/l.

Animal	*Intercambio de agua ml	Concentración final de Na^+ mEq/l	*Intercambio de Na^+ μEq	Concentración final de K^+ mEq/l	*Intercambio de K^+ μEq	Concentración final de Cl^- mEq/l	*Intercambio de Cl^- μEq	Concentración final de CO_3H^- mEq/l	*Intercambio de CO_3H^- μEq
11	+3,1	159,7	+ 738	5,7	-18	132	+589	21,0	+173
12	+2,7	161,8	+ 617	4,8	+ 4	136	+427	21,0	+165
13	+1,5	163,8	+ 366	5,1	-10	134	+321	24,6	+ 37
14	+0,4	157,7	+ 366	5,6	-31	126	+410	24,2	+ 22
15	+0,9	163,8	+ 267	4,5	+ 4	134	+241	23,0	+ 69
\bar{X}	+1,7	161,4	+ 471	5,1	-10	132,4	+398	22,8	+ 93
σ/\sqrt{N}	0,5	1,2	88	0,2	7	1,7	58	0,8	32

(*) El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA XIII.- (Grupo A-3). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN CIEGO

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 30 ml.

Solución A-3.3. Concentraciones iniciales: Na^+ 171,9 mEq/l, K^+ 4,8 mEq/l, Cl^- 104 mEq/l, CO_3H^- 61,2 mEq/l, PEG 2g/l.

Animal nº	*Intercam bio de agua ml	Concentra- ción final de Na^+ mEq/l	*Intercam bio de Na^+ μEq	Concentra- ción final de K^+ mEq/l	*Intercam bio de K^+ μEq	Concentra- ción final de Cl^- mEq/l	*Intercam bio de Cl^- μEq	Concentra- ción final de CO_3H^- mEq/l	*Intercam bio de CO_3H^- μEq
11	+2,5	155,7	+875	5,4	- 4	100	+370	53	+379
12	+2,7	159,7	+797	4,5	+21	102	+335	59	+225
13	+2,7	165,8	+631	5,4	- 3	102	+335	59	+225
14	+0,5	157,7	+505	5,6	-21	100	+170	61	+ 37
15	+2,0	153,7	+853	4,2	+26	100	+320	58	+212
\bar{X}	+2,1	158,5	+732	5,0	+ 4	100,8	+306	58,0	+216
σ/\sqrt{N}	0,4	2,1	71	0,3	9	0,5	35	1,3	54

(*) El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA XIV.- (Grupo A-3). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN CIEGO

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 30 ml.

Solución A-3.4. Concentraciones iniciales: Na^+ 171,9 mEq/l, K^+ 4,6 mEq/l, Cl^- 74 mEq/l, CO_3H^- 90,2 mEq/l, PEG 2g/l.

Animal nº	*Intercambio de agua ml	Concentración final de Na^+ mEq/l	*Intercambio de Na^+ μEq	Concentración final de K^+ mEq/l	*Intercambio de K^+ μEq	Concentración final de Cl^- mEq/l	*Intercambio de Cl^- μEq	Concentración final de CO_3H^- mEq/l	*Intercambio de CO_3H^- μEq
11	+4,1	161,8	+965	5,4	- 2	75	+278	77	+712
12	+1,7	153,7	+807	4,5	+11	66	+352	78	+499
13	+1,9	159,7	+669	4,5	+12	75	+113	96	+ 8
14	+1,4	155,7	+704	4,8	+ 1	70	+218	90	+132
15	+2,4	165,8	+581	4,2	+22	74	+178	85	+360
\bar{x}	+2,3	159,3	+745	4,7	+ 9	72,0	+228	85,2	+342
σ/\sqrt{N}	0,5	2,2	66	0,2	4	1,8	41	3,6	126

(*) El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA XV.- (Grupo A-3). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN CIEGO

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 30 ml

Solución A-3.5. Concentraciones iniciales: Na^+ 165,8mEq/l, K^+ 4,5mEq/l, Cl^- 0mEq/l, CO_3H^- 157,5mEq/l, PEG 2g/l.

Animal nº	*Intercam bio de agua ml	Concentra- ción final de Na^+ mEq/l	*Intercam bio de Na^+ μEq	Concentra- ción final de K^+ mEq/l	*Intercam bio de K^+ μEq	Concentra- ción final de Cl^- mEq/l	*Intercam bio de Cl^- μEq	Concentra- ción final de CO_3H^- mEq/l	*Intercam bio de CO_3H^- μEq
12	+3,1	161,8	+622	5,1	- 2	8	-215	148	+744
13	+2,8	159,7	+630	5,4	-12	6	-163	146	+754
14	+2,2	155,7	+646	4,5	+10	6	-167	151	+527
15	+3,1	159,7	+678	4,2	+22	7	-188	148	+744
\bar{x}	+2,8	159,2	+644	4,8	+ 5	6,8	-183	148,3	+692
σ/\sqrt{N}	0,2	1,3	12	0,3	7	0,5	12	1,0	55

(*) El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA XVI.- (Grupo B-1) INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN COLON

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 10 ml.

Solución B-1.1. Concentraciones iniciales: Na^+ 21,8mEq/l, K^+ 4,8mEq/l, Cl^- 0mEq/l, CO_3H^- 23,4mEq/l, Manitol 49,14g/l, PEG 2g/l.

Animal nº	*Intercambio de agua ml	Concentración final de Na^+ mEq/l	*Intercambio de Na^+ μEq	Concentración final de K^+ mEq/l	*Intercambio de K^+ μEq	Concentración final de Cl^- mEq/l	*Intercambio de Cl^- μEq	Concentración final de CO_3H^- mEq/l	*Intercambio de CO_3H^- μEq
1	-2,2	21,8	-48	6,6	-33	12	-146	20	-10
2	-1,0	20,1	- 3	6,9	-28	7	- 77	18	+36
3	-3,5	21,0	-66	6,6	-41	6	- 81	21	-50
4	-0,2	16,1	+54	5,1	- 4	8	- 82	22	+10
5	-1,5	18,5	+ 5	5,1	-11	7	- 81	24	-42
\bar{x}	-1,7	19,5	-12	6,1	-23	8,0	- 93	21,0	-11
σ/\sqrt{N}	0,6	1,0	21	0,4	7	1,0	13	1,0	16

(*) El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA XVII.- (Grupo B-1). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN COLON

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 10 ml.

Solución B-1.2. Concentraciones iniciales: Na^+ 52 mEq/l, K^+ 4,8mEq/l, Cl^- 30mEq/l, CO_3H^- 24,4mEq/l, Manitol 38,22g/l, PEG 2g/l.

Animal nº	*Intercambio de agua ml	Concentración final de Na^+ mEq/l	*Intercambio de Na^+ μEq	Concentración final de K^+ mEq/l	*Intercambio de K^+ μEq	Concentración final de Cl^- mEq/l	*Intercambio de Cl^- μEq	Concentración final de CO_3H^- mEq/l	*Intercambio de CO_3H^- μEq
1	-1,5	39,1	+70	5,7	-18	-32	-68	19,0	+25
2	-2,6	33,6	+97	5,7	-24	18	+73	23,0	-46
3	-3,3	47,0	-105	6,6	-40	25	-33	25,0	-89
4	-1,2	34,4	+135	6,0	-19	20	+76	26,0	-47
5	0	43,6	+84	6,0	-12	22	+80	24,5	- 1
\bar{x}	-1,7	39,5	+56	6,0	-23	23,4	+26	23,5	-32
σ/\sqrt{N}	0,6	2,6	42	0,2	5	2,4	32	1,2	20

(*) El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA XVIII.- (Grupo B-1). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN COLON

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 10 ml.

Solución B-1.3. Concentraciones iniciales: Na^+ 83,9mEq/l, K^+ 5,0mEq/l, Cl^- 60mEq/l, CO_3H^- 24,6mEq/l, Manitol 27,3g/l, PEG 2g/l.

Animal no	*Intercam bio de agua ml	Concentra- ción final de Na^+ mEq/l	*Intercam bio de Na^+ μEq	Concentra- ción final de K^+ mEq/l	*Intercam bio de K^+ μEq	Concentra- ción final de Cl^- mEq/l	*Intercam bio de Cl^- μEq	Concentra- ción final de CO_3H^- mEq/l	*Intercam bio de CO_3H^- μEq
1	-1,8	61,1	+118	4,0	+ 3	50	+10	18	+34
2	-2,7	56,2	+125	5,9	-25	38	+117	24	-59
3	-1,5	63,3	+111	8,8	-51	44	+94	27	-65
4	-0,9	61,1	+173	5,7	-12	32	+251	29	-70
5	-0,6	67,9	+119	4,5	+ 2	44	+134	23	+ 2
\bar{x}	-1,5	61,9	+129	5,8	-17	41,6	+121	24,2	-32
σ/\sqrt{N}	0,4	1,9	11	0,8	10	3,1	39	1,9	21

(*) El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA XIX.- (Grupo B-1). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN COLON

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 10ml.

Solución B-1-4. Concentraciones iniciales: Na^+ 114,2mEq/l, K^+ 5mEq/l, Cl^- 91mEq/l, CO_3H^- 24,6mEq/l, Manitol 16,38g/l, PEG 2g/l.

Animal nº	*Intercambio de agua ml	Concentración final de Na^+ mEq/l	*Intercambio de Na^+ μEq	Concentración final de K^+ mEq/l	*Intercambio de K^+ μEq	Concentración final de Cl^- mEq/l	*Intercambio de Cl^- μEq	Concentración final de CO_3H^- mEq/l	*Intercambio de CO_3H^- μEq
1	-1,2	90,6	+127	7	-28	76	+59	19	+33
2	-4,4	68,0	+163	5,4	-28	56	+104	23	-85
3	-2,1	87,5	+83	3,5	+8	70	+63	21	-8
4	-1,5	82,3	+196	6,6	-26	63	+185	28	-76
5	+0,4	86,6	+311	5,1	+1	56	+372	22	+35
\bar{x}	-1,8	83,0	+176	5,5	-15	64,2	157	22,6	-20
σ/\sqrt{N}	0,8	4,0	39	0,6	8	3,9	58	1,5	26

(*) El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA XX.- (Grupo B-1). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN COLON

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 10ml

Solución B-1.5. Concentraciones iniciales: Na^+ 152,8mEq/l, K^+ 4,7mEq/l, Cl^- 132mEq/l, CO_3H^- 25,6mEq/l,
Manitol 1,82g/l, PEG 2g/l.

Animal nº	*Intercam bio de agua ml	Concentra- ción final de Na^+ mEq/l	*Intercam bio de Na^+ μEq	Concentra- ción final de K^+ mEq/l	*Intercam bio de K^+ μEq	Concentra- ción final de Cl^- mEq/l	*Intercam bio de Cl^- μEq	Concentra- ción final de CO_3H^- mEq/l	*Intercam bio de CO_3H^- μEq
1	-2,1	124,2	+25	6,8	-35	110	-11	20	+14
2	-1,1	116,7	+233	8,2	-44	104	+166	27	-44
3	-2,9	113,8	+60	5,4	-23	97	+69	21	-15
4	-1	118,0	+230	4,3	0	98	+242	28	-52
5	0	125,9	+269	5,9	-12	105	+270	23	+26
\bar{x}	-1,4	119,7	+163	6,1	-23	102,8	+147	23,8	-14
σ/\sqrt{N}	0,5	2,3	50	0,7	9	2,4	53	1,6	-15

(*) El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA XXI.- (Grupo B-2). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN COLON

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 10 ml.

Solución B-2.1. Concentraciones iniciales: Na^+ 95,1mEq/l, K^+ 4,8mEq/l, Cl^- 98mEq/l, CO_3H^- 0mEq/l, Manitol 23,66g/l, PEG 2g/l.

Animal nº	Intercambio de agua ml	Concentración final de Na^+ mEq/l	Intercambio de Na^+ μEq	Concentración final de K^+ mEq/l	Intercambio de K^+ μEq	Concentración final de Cl^- mEq/l	Intercambio de Cl^- μEq	Concentración final de CO_3H^- mEq/l	Intercambio de CO_3H^- μEq
16	+0,3	84,9	+127	4,2	+7	82	+185	10	-97
17	+2,3	77,3	+356	4,5	+13	78	+379	8	-62
18	+1,7	71,3	+359	4,8	+8	72	+382	16	-133
19	+0,7	79	+216	5,2	0	80	+236	10	-93
20	+0,5	76	+229	4,7	+3	78	+239	10	-95
\bar{X}	+1,1	77,7	+257	4,7	+6	78,0	+284	10,8	-96
σ/\sqrt{N}	0,4	2,2	44	0,2	2	1,7	40	1,4	11

(*) El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA XXII.- (Grupo B-2). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN COLON

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 10 ml.

Solución B-2.2. Concentraciones iniciales: Na^+ 98,5mEq/l, K^+ 4,8mEq/l, Cl^- 99mEq/l, CO_3H^- 5mEq/l, Manitol 21,84g/l, PEG 2g/l.

Animal nº	* Intercambio de agua ml	Concentración final de Na^+ mEq/l	* Intercambio de Na^+ μEq	Concentración final de K^+ mEq/l	* Intercambio de K^+ μEq	Concentración final de Cl^- mEq/l	* Intercambio de Cl^- μEq	Concentración final de CO_3H^- mEq/l	* Intercambio de CO_3H^- μEq
16	-1,2	79,8	+91	4,0	+3	82	+72	12	-84
17	+2,1	89,2	+280	6,4	-3	83	+334	10	-29
18	-0,7	81,5	+113	5,2	-8	72	+220	17	-132
19	+1,8	85,8	+281	4,8	+9	82	+318	8	-16
20	0	82,4	+161	4,7	+1	80	+190	11	-60
\bar{x}	+0,4	83,7	+185	5,0	0	79,8	+227	11,6	-64
σ/\sqrt{N}	0,7	1,7	41	0,4	3	2,0	48	1,5	21

(* El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA XXIII.- (Grupo B-2). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN COLON

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 10ml.

Solución B-2.3. Concentraciones iniciales: Na^+ 114,6mEq/l, K^+ 4,5mEq/l, Cl^- 98mEq/l, CO_3H^- 24mEq/l, Manitol 14,56g/l, PEG 2g/l.

Animal nº	*Intercam bio de agua ml	Concentra- ción final de Na^+ mEq/l	*Intercam bio de Na^+ μEq	Concentra- ción final de K^+ mEq/l	*Intercam bio de K^+ μEq	Concentra- ción final de Cl^- mEq/l	*Intercam bio de Cl^- μEq	Concentra- ción final de CO_3H^- mEq/l	*Intercam bio de CO_3H^- μEq
16	-0,8	96,0	+109	4,6	-5	76	+159	26	-41
17	+0,5	103,6	+162	6,0	-12	88	+144	24	+12
18	-0,7	92,6	+155	5,4	-13	73	+199	29	-70
19	-0,6	99,4	+92	5,7	-15	81	+121	22	+7
20	-0,4	96,0	+148	5,3	-10	77	+179	25	-20
\bar{X}	-0,4	97,5	+133	5,4	-11	79,0	+160	25,2	-22
σ/\sqrt{N}	0,2	1,9	14	0,2	2	2,6	14	1,2	15

(* El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA XXIV.- (Grupo B-2). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN COLON

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 10ml.

Solución B-2.4. Concentraciones iniciales: Na^+ 132,5mEq/l, K^+ 4,2mEq/l, Cl^- 98mEq/l, CO_3H^- 44mEq/l, Manitol 7,28g/l, PEG 2g/l.

Animal nº	*Intercambio de agua ml	Concentración final de Na^+ mEq/l	*Intercambio de Na^+ μEq	Concentración final de K^+ mEq/l	*Intercambio de K^+ μEq	Concentración final de Cl^- mEq/l	*Intercambio de Cl^- μEq	Concentración final de CO_3H^- mEq/l	*Intercambio de CO_3H^- μEq
16	-0,5	113,8	+130	4,6	-6	82	+119	41,5	+4
17	-0,7	118,9	+53	5,1	-14	84	+81	44,0	-31
18	-0,5	112,9	+140	6,9	-30	81	+129	41,0	+9
19	-0,4	121,4	+62	5,1	-11	86	+86	41,0	+14
20	-0,5	116,6	+101	4,9	-9	83	+108	42,0	-1
\bar{x}	-0,5	116,7	+97	5,3	-14	83,2	+105	41,9	-1
σ/\sqrt{N}	0	1,6	17	0,4	4	0,9	9	0,6	8

(*) El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA XXV.- (Grupo B-2). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN COLON

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 10ml.

Solución B-2.5. Concentraciones iniciales: Na^+ 146,9mEq/l, K^+ 4,2mEq/l, Cl^- 99mEq/l, CO_3H^- 64mEq/l
PEG 2g/l.

Animal nº	*Intercambio de agua ml	Concentración final de Na^+ mEq/l	*Intercambio de Na^+ μEq	Concentración final de K^+ mEq/l	*Intercambio de K^+ μEq	Concentración final de Cl^- mEq/l	*Intercambio de Cl^- μEq	Concentración final de CO_3H^- mEq/l	*Intercambio de CO_3H^- μEq
16	-1,7	125,7	-2	3,9	-4	83	+19	58	-39
17	-0,6	133,3	+56	4,9	-10	82	+121	58	+25
18	-1,7	121,4	+49	6	-28	82	+31	57	-27
19	+0,3	127,4	+233	4,3	0	85	+165	60	+58
20	-0,9	126,0	+96	4,8	-10	83	+85	58	+8
\bar{x}	-0,9	126,8	+86	4,8	-10	83,0	+84	58,2	+5
σ/\sqrt{N}	0,4	1,9	40	0,4	5	0,5	27	0,5	18

(*) El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA XXVI.- (Grupo B-3). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN COLON

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 10 ml.

Solución B-3.1. Concentraciones iniciales: Na^+ 171,9mEq/l, K^+ 4,6mEq/l, Cl^- 162mEq/l, CO_3H^- 0mEq/l, PEG 2g/l.

Animal nº	*Intercambio de agua ml	Concentración final de Na^+ mEq/l	*Intercambio de Na^+ μEq	Concentración final de K^+ mEq/l	*Intercambio de K^+ μEq	Concentración final de Cl^- mEq/l	*Intercambio de Cl^- μEq	Concentración final de CO_3H^- mEq/l	*Intercambio de CO_3H^- μEq
11	-2,8	145,6	-145	5,4	-23	112	+186	16,2	-207
12	-1,2	139,5	+157	4,8	-8	120	+276	9,4	-105
13	-1,0	141,5	+163	5,4	-13	125	+245	8,8	-97
14	-1,2	143,6	+111	5,4	-14	114	+343	21,0	-235
15	-0,8	137,5	+234	6,3	-22	110	+432	11,6	-125
\bar{x}	-1,4	141,5	+104	5,5	-16	116,2	+296	13,4	-154
σ/\sqrt{N}	0,4	1,4	65	0,2	3	2,8	42	2,3	28

(*) El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA XXVII.- (Grupo B-3). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN COLON

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 10 ml.

Solución B-3.2. Concentraciones iniciales: Na^+ 167,8mEq/l, K^+ 4,5mEq/l, Cl^- 138mEq/l, CO_3H^- 24,6mEq/l, PEG 2g/l.

Animal nº	* Intercam bio de agua ml	Concentra- ción final de Na^+ mEq/l	* Intercam bio de Na^+ μEq	Concentra- ción final de K^+ mEq/l	* Intercam bio de K^+ μEq	Concentra- ción final de Cl^- mEq/l	* Intercam bio de Cl^- μEq	Concentra- ción final de CO_3H^- mEq/l	* Intercam bio de CO_3H^- μEq
11	-1,8	137,5	+56	4,8	-12	96	+247	29,2	-99
12	-1,2	141,5	+93	4,8	-9	104	+215	26,4	-50
13	-0,8	141,5	+150	6,3	-23	110	+192	24,0	-13
14	-0,8	139,5	+171	4,8	-7	98	+322	31,0	-89
15	-0,5	123,6	+383	5,4	-12	90	+435	26,4	-31
\bar{x}	-1,0	136,7	+171	5,2	-13	99,6	+282	27,4	-56
σ/\sqrt{N}	0,2	3,4	57	0,3	3	3,4	44	1,2	17

(*) El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA XXVIII.- (Grupo B-3). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN COLON

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 10ml.

Solución B-3.3. Concentraciones iniciales: Na^+ 171,9mEq/l, K^+ 4,8mEq/l, Cl^- 104mEq/l, CO_3H^- 61,2mEq/l, PEG 2g/l.

Animal nº	*Intercambio de agua ml	Concentración final de Na^+ mEq/l	*Intercambio de Na^+ μEq	Concentración final de K^+ mEq/l	*Intercambio de K^+ μEq	Concentración final de Cl^- mEq/l	*Intercambio de Cl^- μEq	Concentración final de CO_3H^- mEq/l	*Intercambio de CO_3H^- μEq
11	-2,2	133,5	+90	4,8	-11	76	+113	49	+14
12	-0,2	139,5	+296	5,1	-4	76	+265	55	+51
13	-0,8	135,5	+256	4,8	-4	82	+154	50	+72
14	-0,5	137,5	+275	4,8	-2	76	+242	59	-7
15	-0,3	123,3	+449	5,1	-5	66	+360	52	+76
\bar{x}	-0,8	133,9	+273	4,9	-5	75,2	+227	53,0	+41
σ/\sqrt{N}	0,4	2,8	57	0,1	2	2,6	43	1,8	16

(*) El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA XXIX.- (Grupo B-3). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN COLON

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 10ml.

Solución B-3.4. Concentraciones iniciales: Na^+ 171,9mEq/l, K^+ 4,6mEq/l, Cl^- 74mEq/l, CO_3H^- 90,2mEq/l, PEG 2g/l.

Animal nº	*Intercambio de agua ml	Concentración final de Na^+ mEq/l	*Intercambio de Na^+ μEq	Concentración final de K^+ mEq/l	*Intercambio de K^+ μEq	Concentración final de Cl^- mEq/l	*Intercambio de Cl^- μEq	Concentración final de CO_3H^- mEq/l	*Intercambio de CO_3H^- μEq
11	-1,2	139,5	+157	5,7	-18	60	+68	74	+73
12	+0,5	159,7	+202	6,6	-17	56	+208	77	+171
13	-0,4	137,5	+289	4,5	-1	60	+116	75	+122
14	-0,5	137,5	+275	4,2	+2	55	+163	78	+83
15	-0,3	111,2	+574	4,2	+3	46	+266	65	+233
\bar{X}	-0,4	137,1	+299	5,0	-6	55,4	+164	73,8	+136
σ/\sqrt{N}	0,3	7,7	73	0,5	5	2,6	35	2,3	30

(*) El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA XXX.- (Grupo B-3). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN COLON

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 10 ml.

Solución B-3.5. Concentraciones iniciales: Na^+ 165,8mEq/l, K^+ 4,5mEq/l, Cl^- 0mEq/l, CO_3H^- 157,5mEq/l, PEG 2g/l.

Animal nº	*Intercambio de agua ml	Concentración final de Na^+ mEq/l	*Intercambio de Na^+ μEq	Concentración final de K^+ mEq/l	*Intercambio de K^+ μEq	Concentración final de Cl^- mEq/l	*Intercambio de Cl^- μEq	Concentración final de CO_3H^- mEq/l	*Intercambio de CO_3H^- μEq
12	+0,3	145,6	+246	5,1	-4	10	-97	129	+324
13	-0,5	135,5	+235	4,8	-5	8	-84	118	+336
14	-0,6	137,5	+201	4,2	-6	12	-127	127	+229
15	-1,5	119,3	+286	3,3	+7	8	-92	108	+333
\bar{x}	-0,6	134,5	+242	4,4	-2	9,5	-100	120,5	+306
σ/\sqrt{N}	0,4	5,5	18	0,4	3	1,0	9	4,8	26

(*) El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA XXXI.- (Grupo B-3bis.) INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN COLON

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 10ml.

Solución B-3_D.1. Concentraciones iniciales: Na⁺ 151,2mEq/l, K⁺ 4,0mEq/l, Cl⁻ 111mEq/l, CO₃H⁻ 48mEq/l, PEG 2g/l.

Animal nº	*Intercambio de agua ml	Concentración final de Na ⁺ mEq/l	*Intercambio de Na ⁺ µEq	Concentración final de K ⁺ mEq/l	*Intercambio de K ⁺ µEq	Concentración final de Cl ⁻ mEq/l	*Intercambio de Cl ⁻ µEq	Concentración final de CO ₃ H ⁻ mEq/l	*Intercambio de CO ₃ H ⁻ µEq
21	-0,7	134,2	+76	4,3	-6	90	+147	42	+31
22	-1,7	127,4	+21	3,7	-3	88	+80	42	-11
23	-2,0	136,7	-128	4,2	-10	90	+30	46	-72
24	-1,3	120,6	+149	4,8	-14	95	+36	48	-62
25	-1,2	112,1	+256	7,8	-47	83	+180	42	+10
\bar{x}	-1,4	126,2	+75	5,0	-16	89,2	+95	44,0	-21
σ/\sqrt{N}	0,2	4,5	64	0,7	8	1,9	30	1,3	20

(*) El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA XXXII.- (Grupo B-3bis.). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN COLON

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 10ml.

Solución B-3_b.2. Concentraciones iniciales: Na⁺ 152,9mEq/l, K⁺ 4,3mEq/l, Cl⁻ 84mEq/l, CO₃H⁻ 79mEq/l, PEG 2g/l.

Animal nº	*Intercambio de agua ml	Concentración final de Na ⁺ mEq/l	*Intercambio de Na ⁺ µEq	Concentración final de K ⁺ mEq/l	*Intercambio de K ⁺ µEq	Concentración final de Cl ⁻ mEq/l	*Intercambio de Cl ⁻ µEq	Concentración final de CO ₃ H ⁻ mEq/l	*Intercambio de CO ₃ H ⁻ µEq
21	+0,8	129,1	+341	5,5	-8	74	+159	72	+128
22	-1,5	112,1	+240	4,6	-10	67	+69	71	-27
23	0,0	117,2	+357	5,4	-11	67	+170	71	+80
24	-0,6	103,6	+431	6,0	-21	60	+204	61	+143
25	-2,3	110,4	+171	4,8	-16	63	+65	59	+64
\bar{x}	-0,7	114,5	+308	5,3	-13	66,2	+133	66,8	+78
σ/\sqrt{N}	0,5	4,3	46	0,3	2	2,4	28	2,8	30

(*) El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA XXXIII.- (Grupo B-3bis.) INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN COLON

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 10 ml.

Solución B-3_b.3. Concentraciones iniciales: Na⁺ 149,5mEq/l, K⁺ 4,5mEq/l, Cl⁻ 64mEq/l, CO₃H⁻ 96mEq/l, PEG 2g/l.

Animal nº	*Intercambio de agua ml	Concentración final de Na ⁺ mEq/l	*Intercambio de Na ⁺ µEq	Concentración final de K ⁺ mEq/l	*Intercambio de K ⁺ µEq	Concentración final de Cl ⁻ mEq/l	*Intercambio de Cl ⁻ µEq	Concentración final de CO ₃ H ⁻ mEq/l	*Intercambio de CO ₃ H ⁻ µEq
21	-0,3	127,4	+183	4,8	-4	59	+32	85	+84
22	-0,1	119,7	+286	4,5	0	55	+84	85	+101
23	-1,2	113,8	+220	4,0	0	54	+35	86	-3
24	-1,3	110,4	+247	5,5	-17	48	+98	69	+180
25	-1,7	117,2	+124	5,7	-22	52	+32	74	+94
\bar{x}	-0,9	117,7	+212	4,9	-9	53,6	+56	79,8	+91
σ/\sqrt{N}	0,3	2,9	28	0,3	5	1,8	14	3,5	29

(*) El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA XXXIV.- (Grupo C-1). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN COLON.

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 10ml.

Solución C-1.1. (PATRON). Concentraciones iniciales: Na^+ 141,1mEq/l, K^+ 4,4mEq/l, Cl^- 124mEq/l, CO_3H^- 24mEq/l, Manitol 5,46 g/l, PEG 2g/l.

Animal nº	*Intercambio de agua ml	Concentración final de Na^+ mEq/l	*Intercambio de Na^+ μEq	Concentración final de K^+ mEq/l	*Intercambio de K^+ μEq	Concentración final de Cl^- mEq/l	*Intercambio de Cl^- μEq	Concentración final de CO_3H^- mEq/l	*Intercambio de CO_3H^- μEq
26	+0,4	124,8	+213	3,5	+10	101	+270	32,0	-67
27	+0,2	111,3	+320	2,3	+21	82	+426	33,5	-88
28	+1,3	104,6	+501	1,9	+27	95	+413	37,0	-82
29	+3,3	113,0	+654	3,1	+23	84	+677	33,5	+15
30	0,0	108,0	+331	3,9	+5	90	+340	23,0	+10
31	+3,0	112,1	+626	3,9	+17	78	+694	37,0	-19
32	+1,6	123,0	+378	5,4	-1	78	+585	35,5	-58
33	+1,6	107,9	+505	4,5	+6	75	+610	34,0	-46
34	+0,2	106,2	+370	3,9	+6	60	+652	31,0	-64
35	+0,4	113,7	+319	6,9	-22	83	+443	34,0	-86
36	+1,8	113,7	+479	7,4	-17	70	+666	28,5	+6
37	+2,7	113,7	+581	5,9	+1	81	+649	33,0	-1
38	+1,1	110,4	+428	6,4	-13	89	+448	27,0	0
39	+0,7	120,4	+291	7,9	-29	57	+710	32,0	-58
40	+1,4	113,0	+439	4,8	+3	82	+535	32,0	-35
\bar{x}	+1,3	113,1	+429	4,8	+2	80,3	+541	32,2	-38
σ/\sqrt{N}	0,3	1,5	33	0,5	4	3,0	36	1,0	10

(*) El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA XXXV.- (Grupo C-2). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN COLON: INFLUENCIA DE LA SUSTITUCION DE Cl^- POR ISETIONATO.

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 10ml.

Solución C-2.1. Concentraciones iniciales: Na^+ 141,3mEq/l, K^+ 5,8mEq/l, Cl^- 0mEq/l, CO_3H^- 26mEq/l, Manitol 5,46g/l, PEG 2g/l.

Animal nº	*Intercambio de agua ml	Concentración final de Na^+ mEq/l	*Intercambio de Na^+ μEq	Concentración final de K^+ mEq/l	*Intercambio de K^+ μEq	Concentración final de Cl^- mEq/l	*Intercambio de Cl^- μEq	Concentración final de CO_3H^- mEq/l	*Intercambio de CO_3H^- μEq
41	+1,7	110,2	+498	7,5	-4	4	-33	20	+94
42	-1,3	81,9	+488	4,4	+8	4	-45	18	+57
43	-0,6	111,6	+230	6,5	-11	3	-32	16	+90
44	+1,8	101,7	+579	4,8	+19	4	-33	22	+80
45	+1,8	93,5	+646	3,6	+28	4	-33	23	+71
\bar{x}	+0,7	99,8	+488	5,4	+8	3,8	-35	19,8	+78
σ/\sqrt{N}	0,7	5,5	71	0,7	7	0,2	2	1,3	7

(*) El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA XXXVI.- (Grupo C-3). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN COLON: INFLUENCIA DE LA SUSTITUCION PARCIAL DE Na⁺ POR COLINA.

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 10ml.

Solución C-3.1. Concentraciones iniciales: Na⁺ 22,7mEq/l, K⁺ 3,8mEq/l, Cl⁻ 125mEq/l, CO₃H⁻ 24mEq/l, Manitol 5,46g/l, PEG 2g/l.

Animal nº	*Intercambio de agua ml	Concentración final de Na ⁺ mEq/l	*Intercambio de Na ⁺ µEq	Concentración final de K ⁺ mEq/l	*Intercambio de K ⁺ µEq	Concentración final de Cl ⁻ mEq/l	*Intercambio de Cl ⁻ µEq	Concentración final de CO ₃ H ⁻ mEq/l	*Intercambio de CO ₃ H ⁻ µEq
46	-1,5	32,1	-142	2,5	+9	100	+100	32	-128
47	0	27,0	-43	1,8	+20	82	+430	32	-80
48	+2,3	33,7	-32	1,9	+23	96	+511	32	-6
49	-1,3	23,6	-40	1,9	+17	80	+346	32	-122
50	-3,5	22,8	-81	2,3	+7	100	-100	23	-71
\bar{x}	-0,8	27,8	-68	2,1	+15	91,6	+257	30,2	-81
σ/\sqrt{N}	1,0	2,2	20	0,1	3	4,4	113	1,8	22

(* El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA XXXVII.- (Grupo C-4). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN COLON: INFLUENCIA DE LA AUSENCIA DE Cl^- Y K^+ Y LA BAJA CONCENTRACION DE Na^+ .

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 10ml.
Solución C-4.1. Concentraciones iniciales: Na^+ 22,6mEq/l, K^+ 0mEq/l, Cl^- 0mEq/l, CO_3H^- 23mEq/l, Manitol 49,14g/l, PEG 2g/l.

Animal nº	*Intercambio de agua ml	Concentración final de Na^+ mEq/l	*Intercambio de Na^+ μEq	Concentración final de K^+ mEq/l	*Intercambio de K^+ μEq	Concentración final de Cl^- mEq/l	*Intercambio de Cl^- μEq	Concentración final de CO_3H^- mEq/l	*Intercambio de CO_3H^- μEq
51	+2,5	28,3	+14	2,7	-20	10	-75	21	+72
52	-0,9	28,6	-86	2,9	-32	6	-65	21	+1
53	-3,8	19,1	-38	2,9	-40	5	-69	19	-32
54	0	19,1	+35	1,2	-12	5	-50	23	0
55	+0,5	27,5	-35	5,3	-50	4	-38	20	+40
\bar{x}	-0,3	24,5	-22	3,0	-31	6,0	-59	20,8	+16
σ/\sqrt{N}	1,0	2,2	21	0,7	7	1,0	8	0,7	18

(*) El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción).

TABLA XXXVIII.- (Grupo D-1). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN COLON

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 10 ml.

Solución D-1.1. (PATRON). Concentraciones iniciales: Na^+ 137,7mEq/l, K^+ 22,9mEq/l, Cl^- 136mEq/l, CO_3H^- 24,5mEq/l, PEG 2g/l.

Animal nº	*Intercam bio de agua ml	Concentra- ción final de Na^+ mEq/l	*Intercam bio de Na^+ μEq	Concentra- ción final de K^+ mEq/l	*Intercam bio de K^+ μEq	Concentra- ción final de Cl^- mEq/l	*Intercam bio de Cl^- μEq	Concentra- ción final de CO_3H^- mEq/l	*Intercam bio de CO_3H^- μEq
26	+2,9	107,1	+617	15,4	+120	111	+572	28,0	+46
27	+1,9	97,8	+585	13,2	+122	102	+534	29,0	+10
28	+3,4	118,1	+598	15,6	+126	111	+627	29,0	+54
29	+1,6	100,4	+534	13,0	+120	94	+570	30,0	-7
30	+2,6	115,6	+522	16,0	+111	112	+531	19,0	+104
31	+1,9	107,9	+503	17,2	+90	80	+712	33,0	-22
32	0	118,0	+197	19,9	+30	80	+560	34,0	-95
33	+2,4	106,2	+570	16,9	+101	103	+577	30,0	+17
34	-0,7	118,0	+114	17,8	+39	86	+440	33,0	-108
35	+2,0	107,0	+521	17,3	+91	103	+536	28,0	+21
36	+1,5	112,0	+425	20,8	+52	102	+493	28,0	+7
37	+1,9	107,0	+510	19,3	+73	95	+590	28,0	+18
38	+1,5	107,0	+467	18,3	+73	105	+467	26,5	+20
39	-0,3	112,0	+223	20,8	+15	85	+484	29,0	-54
40	+1,8	109,0	+483	17,1	+89	98	+556	29,0	+7
\bar{x}	+1,6	109,5	+458	17,2	+83	97,8	+550	28,9	+1
σ/\sqrt{N}	0,3	1,6	40	0,6	9	2,8	17	0,9	14

(*) El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA XXXIX.- (Grupo D-2). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN COLON: INFLUENCIA DE LA SUSTITUCION DE Cl^- POR ISETIONATO.

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 10ml.

Solución D-2.1. Concentraciones iniciales: Na^+ 130mEq/l, K^+ 27,9mEq/l, Cl^- 0mEq/l, CO_3H^- 26mEq/l, PEG 2g/l.

Animal nº	*Intercambio de agua ml	Concentración final de Na^+ mEq/l	*Intercambio de Na^+ μEq	Concentración final de K^+ mEq/l	*Intercambio de K^+ μEq	Concentración final de Cl^- mEq/l	*Intercambio de Cl^- μEq	Concentración final de CO_3H^- mEq/l	*Intercambio de CO_3H^- μEq
56	+0,4	110,2	+242	21,8	+70	6	-58	17	+97
57	-1,1	89,0	+312	20,6	+50	5	-56	18	+60
58	-0,1	113,0	+159	27,9	-3	3	-30	16	+98
59	-1,0	104,5	+150	20,6	+52	6	-66	23	+7
60	+1,5	115,8	+316	24,2	+73	4	-34	20	+90
\bar{x}	-0,1	106,5	+236	23,0	+48	4,8	-49	18,8	+70
σ/\sqrt{N}	0,5	4,8	36	1,4	14	0,6	7	1,2	17

(*) El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA XL.- (Grupo D-3). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN COLON: INFLUENCIA DE LA SUSTITUCION TOTAL DE Na⁺ POR COLINA.

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 10 ml.

Solución D-3.1. Concentraciones iniciales: Na⁺ 0mEq/l, K⁺ 21mEq/l, Cl⁻ 138mEq/l, CO₃H⁻ 25mEq/l, PEG. 2g/l.

Animal nº	*Intercambio de agua ml	Concentración final de Na ⁺ mEq/l	*Intercambio de Na ⁺ µEq	Concentración final de K ⁺ mEq/l	*Intercambio de K ⁺ µEq	Concentración final de Cl ⁻ mEq/l	*Intercambio de Cl ⁻ µEq	Concentración final de CO ₃ H ⁻ mEq/l	*Intercambio de CO ₃ H ⁻ µEq
61	+1,2	22,8	-201	14,8	+80	106	+447	32,0	-32
62	+1,4	19,4	-167	13,2	+94	105	+477	34,0	-42
63	-0,3	20,9	-215	14,8	+58	108	+268	35,0	-111
64	+2,3	17,7	-136	12,5	+114	100	+610	37,5	-39
65	+3,0	18,6	-130	13,2	+118	114	+582	27,0	+61
\bar{x}	+1,5	19,9	-170	13,7	+93	106,6	+477	33,1	-33
σ/\sqrt{N}	0,6	0,9	17	0,5	11	2,3	61	1,8	27

(*) El signo (+) indica absorción y el signo (-), excreción.

TABLA XLI.- (Grupo D-4). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN COLON: INFLUENCIA DE LA AUSENCIA DE Na⁺ Y Cl⁻.

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 10ml.
 Solución D-4.1. Concentraciones iniciales: Na⁺ 0mEq/l, K⁺ 26,1mEq/l, Cl⁻ 0mEq/l, CO₃H⁻ 24, mEq/l,
 Manitol 49,14g/l, PEG 2g/l.

Animal nº	*Intercambio de agua ml	Concentración final de Na ⁺ mEq/l	*Intercambio de Na ⁺ µEq	Concentración final de K ⁺ mEq/l	*Intercambio de K ⁺ µEq	Concentración final de Cl ⁻ mEq/l	*Intercambio de Cl ⁻ µEq	Concentración final de CO ₃ H ⁻ mEq/l	*Intercambio de CO ₃ H ⁻ µEq.
66	+0,8	17,7	-163	19,1	+85	11	-101	24	+19
67	-1,1	11,3	-125	15,7	+87	7	-78	24	-26
68	+1,6	5,3	-45	15,0	+135	5	-40	21	+64
69	+1,9	9,2	-75	18,6	+110	4	-32	23	+54
70	+2,3	9,2	-71	20,8	+101	5	-39	23	+63
\bar{x}	+1,1	10,5	-96	17,8	+104	6,4	-58	23,0	+35
σ/\sqrt{n}	0,6	2,0	21	1,1	9	1,2	13	0,5	17

(* El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA XLII.- (Grupo E-1). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN COLON: INFLUENCIA DEL 2,4 DINITROFENOL (DNP).

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 10 ml. Medio hora antes de comenzar el experimento se inyecta intravenosamente 1,1mg/Kg de peso de 2,4 DNP.

Solución E-1.1. Concentraciones iniciales: Na^+ 147,2mEq/l, K^+ 4,4mEq/l, Cl^- 123mEq/l, CO_3H^- 25mEq/l, Manitol 2,73g/l, PEG 2g/l, 2,4 DNP 5×10^{-4} M.

Animal nº	*Intercambio de agua ml	Concentración final de Na^+ mEq/l	*Intercambio de Na^+ μEq	Concentración final de K^+ mEq/l	*Intercambio de K^+ μEq	Concentración final de Cl^- mEq/l	*Intercambio de Cl^- μEq	Concentración final de CO_3H^- mEq/l	*Intercambio de CO_3H^- μEq
71	+2,1	117,1	+547	10,4	-38	89	+527	25,5	+49
72	-0,1	107,0	+391	4,9	-5	73	+493	24,0	+8
73	+2,4	107,0	+659	6,4	-5	93	+523	25,0	+60
74	+0,2	115,4	+341	7,4	-29	85	+397	26,0	-5
75	+1,0	103,7	+539	6,9	-18	89	+429	26,0	+16
\bar{x}	+1,1	110,0	+495	7,2	-19	85,8	+474	25,3	+26
σ/\sqrt{N}	0,5	2,6	57	0,9	7	3,4	26	0,4	12

(* El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA XLIII.- (Grupo E-2). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN COLON: INFLUENCIA DE LA ACETAZOLAMIDA.

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 10ml. Media hora antes de comenzar el experimento se inyecta intravenosamente 20mg/Kg de peso de acetazolamida.

Solución E-2.1. Concentraciones iniciales: Na^+ 154,5mEq/l, K^+ 5,7mEq/l, Cl^- 121mEq/l, CO_3H^- 27mEq/l, PEG 2g/l, Acetazolamida 450mg/l.

Animal nº	*Intercambio de agua ml	Concentración final de Na^+ mEq/l	*Intercambio de Na^+ μEq	Concentración final de K^+ mEq/l	*Intercambio de K^+ μEq	Concentración final de Cl^- mEq/l	*Intercambio de Cl^- μEq	Concentración final de CO_3H^- mEq/l	*Intercambio de CO_3H^- μEq
76	-0,4	126,6	+228	5,4	+1	85	+326	25,0	+10
77	0	126,4	+281	5,2	+5	92	+290	27,0	0
78	+0,2	135,5	+217	6,0	-2	95	+279	29,0	-14
79	-3,0	119,0	-2	5,9	-20	82	+144	31,0	-133
80	+0,8	129,2	+356	6,3	-1	97	+318	35,0	-52
81	+0,8	120,3	+438	5,5	+6	97	+318	35,0	-52
82	+0,6	127,9	+343	5,1	+9	95	+317	28,5	+2
83	-0,1	124,1	+292	5,2	+4	99	+210	30,0	-33
84	+1,1	126,6	+418	6,1	+3	91	+400	33,5	-28
85	+0,3	127,1	+312	5,7	+2	93	+308	29,0	-11
\bar{x}	0	126,3	+288	5,6	+1	92,6	+291	30,3	-31
σ/\sqrt{N}	0,4	1,5	40	0,1	3	1,7	22	1,1	13

(*) El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

TABLA XLIV.- (Grupo E-3). INTERCAMBIO DE ELECTROLITOS EN COLON: INFLUENCIA DE LA ACETAZOLAMIDA.

Condiciones: Tiempo de mantenimiento de la solución en el asa: 30 min. Volumen introducido: 10 ml. Una hora antes de comenzar el experimento se inyecta intravenosamente 20mg/Kg de peso de acetazolamida.

Solución E-3.1.- Concentraciones iniciales: Na^+ 154,5mEq/l, K^+ 5,7mEq/l, Cl^- 121 mEq/l, CO_3H^- 27mEq/l, PEG 2g/l, Acetazolamida 450mg/l.

Animal n°	*Intercambio de agua ml	Concentración final de Na^+ mEq/l	*Intercambio de Na^+ μEq	Concentración final de K^+ mEq/l	*Intercambio de K^+ μEq	Concentración final de Cl^- mEq/l	*Intercambio de Cl^- μEq	Concentración final de CO_3H^- mEq/l	*Intercambio de CO_3H^- μEq
78	-0,9	136,8	+54	6,5	-14	99	+131	32,0	-79
79	-2,3	126,6	-12	5,8	-14	88	+128	33,0	-136
80	+0,6	131,7	+307	6,2	-1	98	+289	38,5	-92
81	+1,4	129,2	+434	5,9	+6	97	+376	44,0	-108
82	+1,0	129,2	+382	5,4	+8	101	+301	28,0	+18
83	+1,1	143,1	+271	5,3	+10	103	+293	31,0	-0
84	+1,6	129,2	+460	6,8	0	96	+404	35,0	-24
85	+0,7	131,2	+325	5,9	+2	98	+299	33,0	-37
\bar{x}	+0,4	132,1	+278	6,0	0	97,5	+278	34,3	-58
σ/\sqrt{N}	0,5	1,9	61	0,2	3	1,6	36	1,7	19

(*) El signo (+) indica absorción y el signo (-) excreción.

FIG. 1.- NIVEL CRITICO PARA EL MOVIMIENTO DE CLORURO EN COLON PROXIMAL DE CONEJO (Exp. B-1)

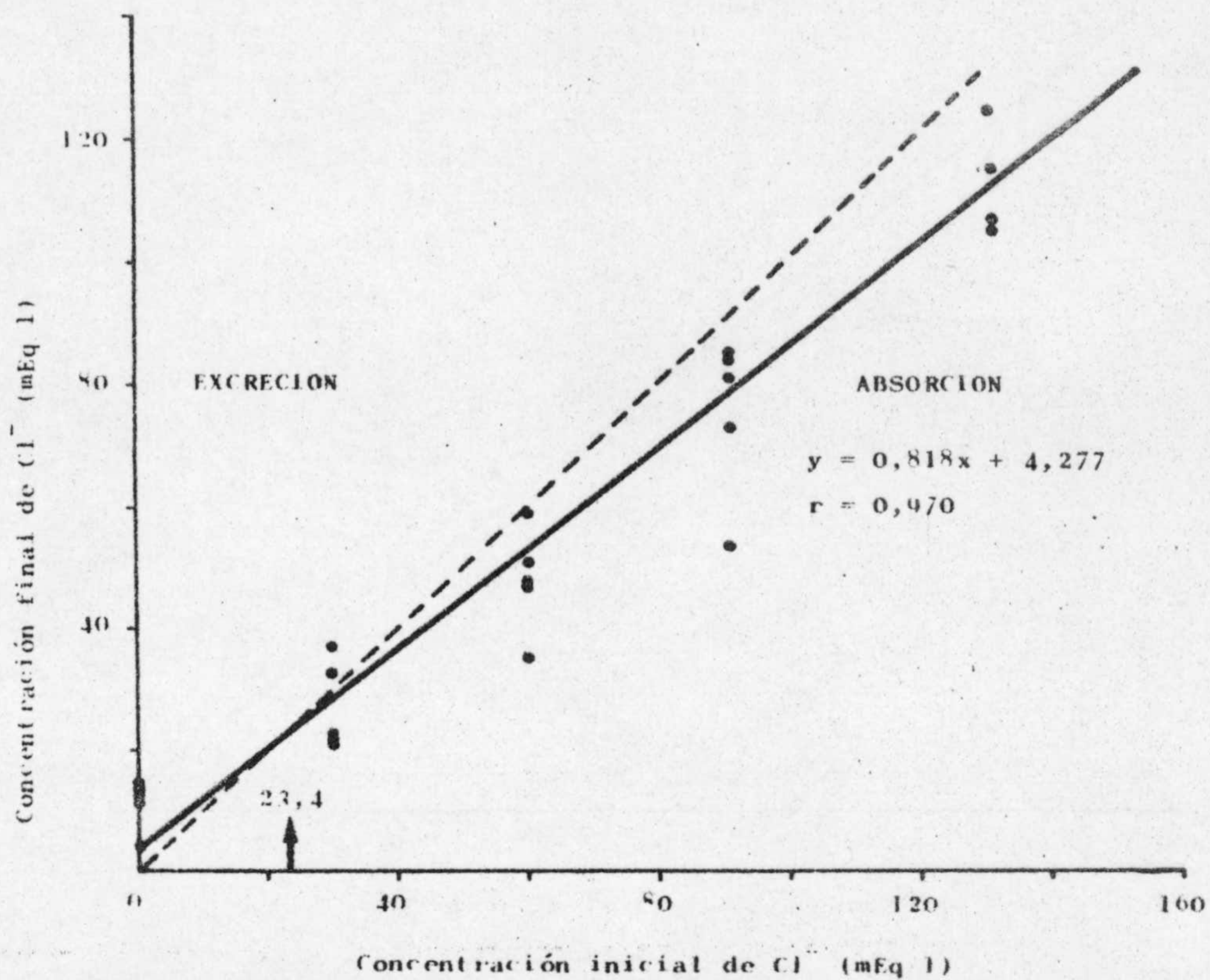


FIG. 2.- NIVEL CRITICO PARA EL MOVIMIENTO DE CLORURO EN COLON PROXIMAL DE CONEJO (Exp. B-3)

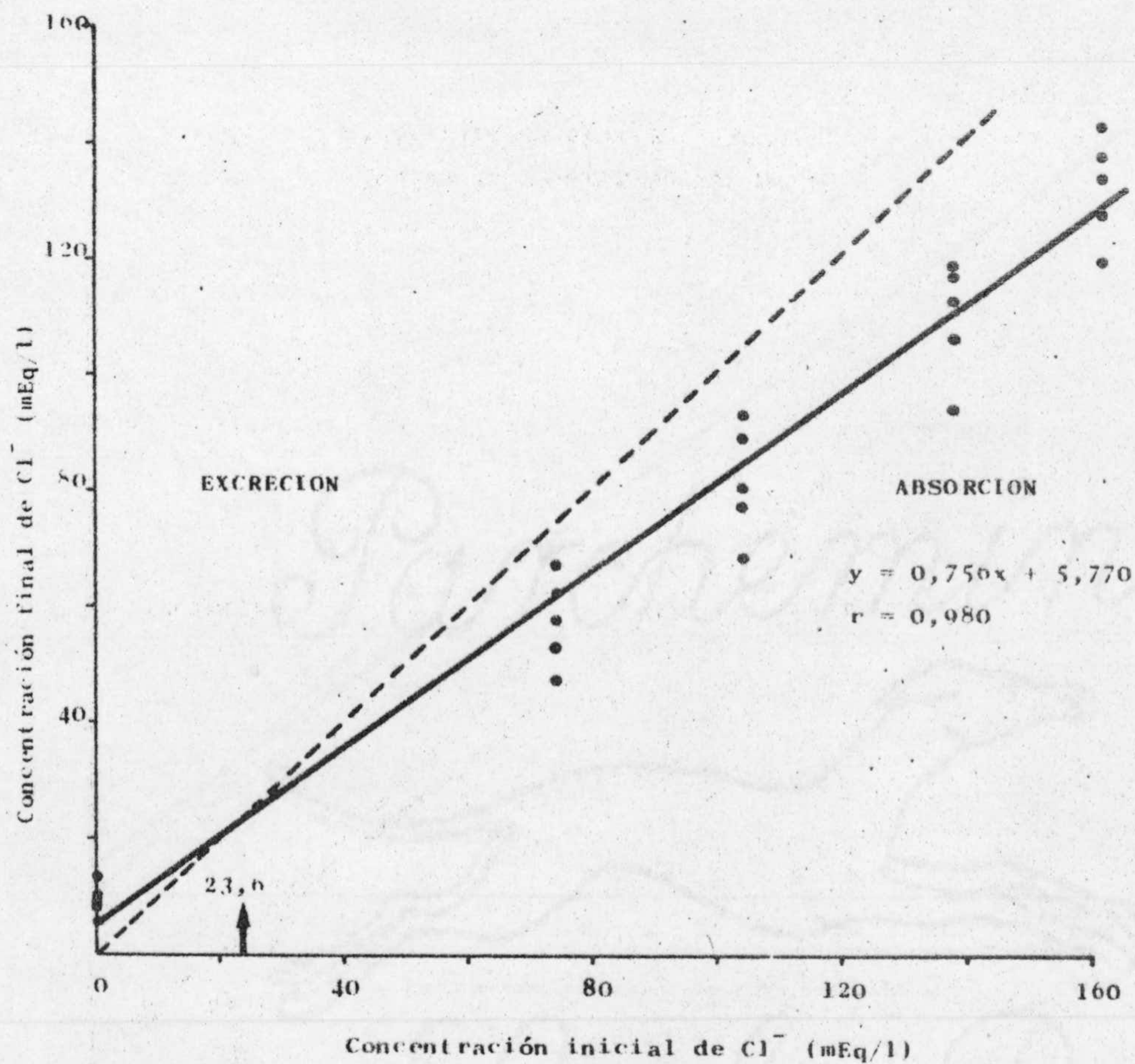


FIG. 3.- NIVEL CRITICO PARA EL MOVIMIENTO DE CLORURO EN CIEGO DE CONEJO (Exp.A-3)

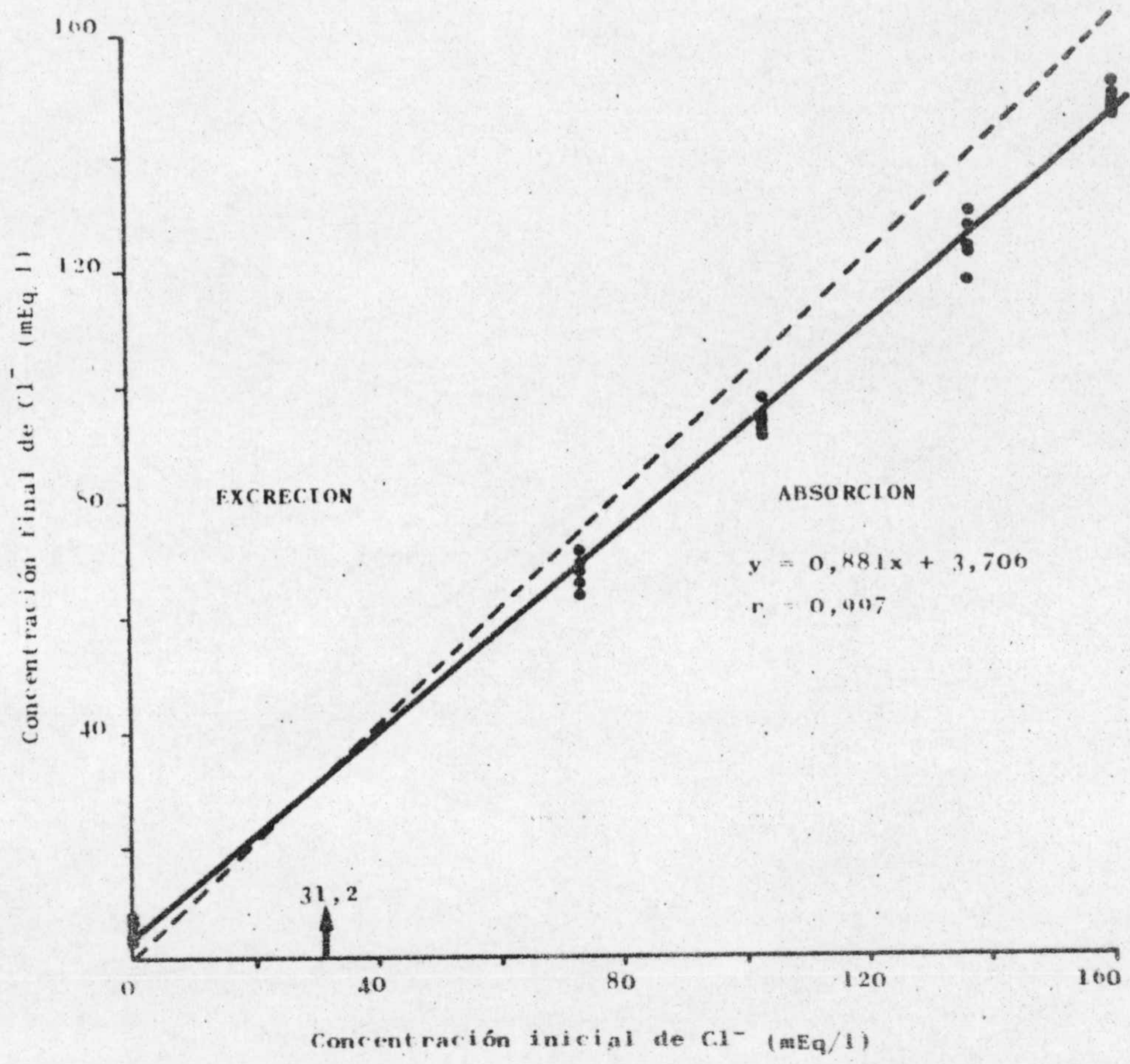


FIG. 4.- NIVEL CRITICO PARA EL MOVIMIENTO DE CLORURO EN CIEGO DE CONEJO (Exp.A-1)

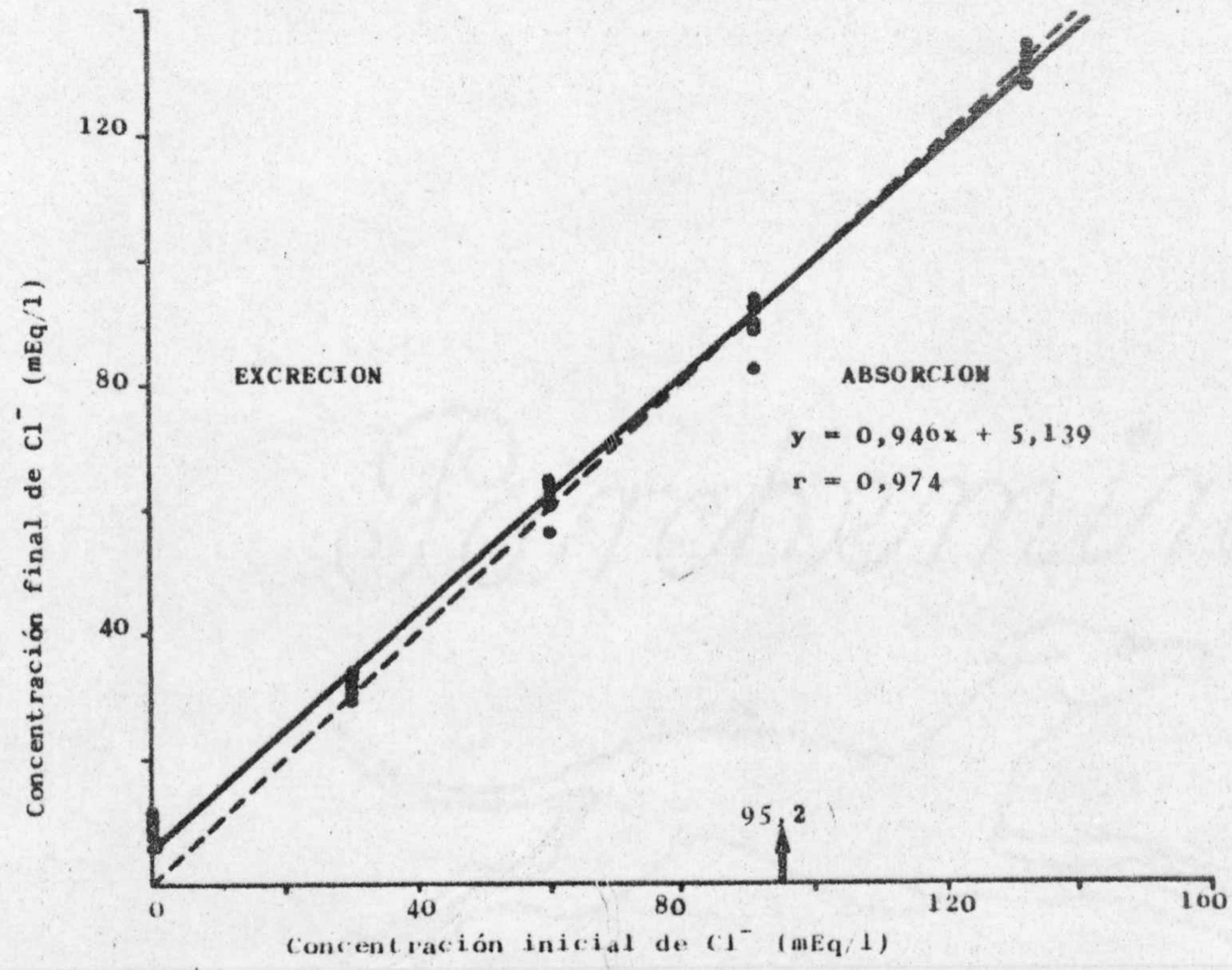


FIG. 5.- NIVEL CRITICO PARA EL MOVIMIENTO DE BICARBONATO EN COLON PROXIMAL DE CONEJO (Exp. B-3)

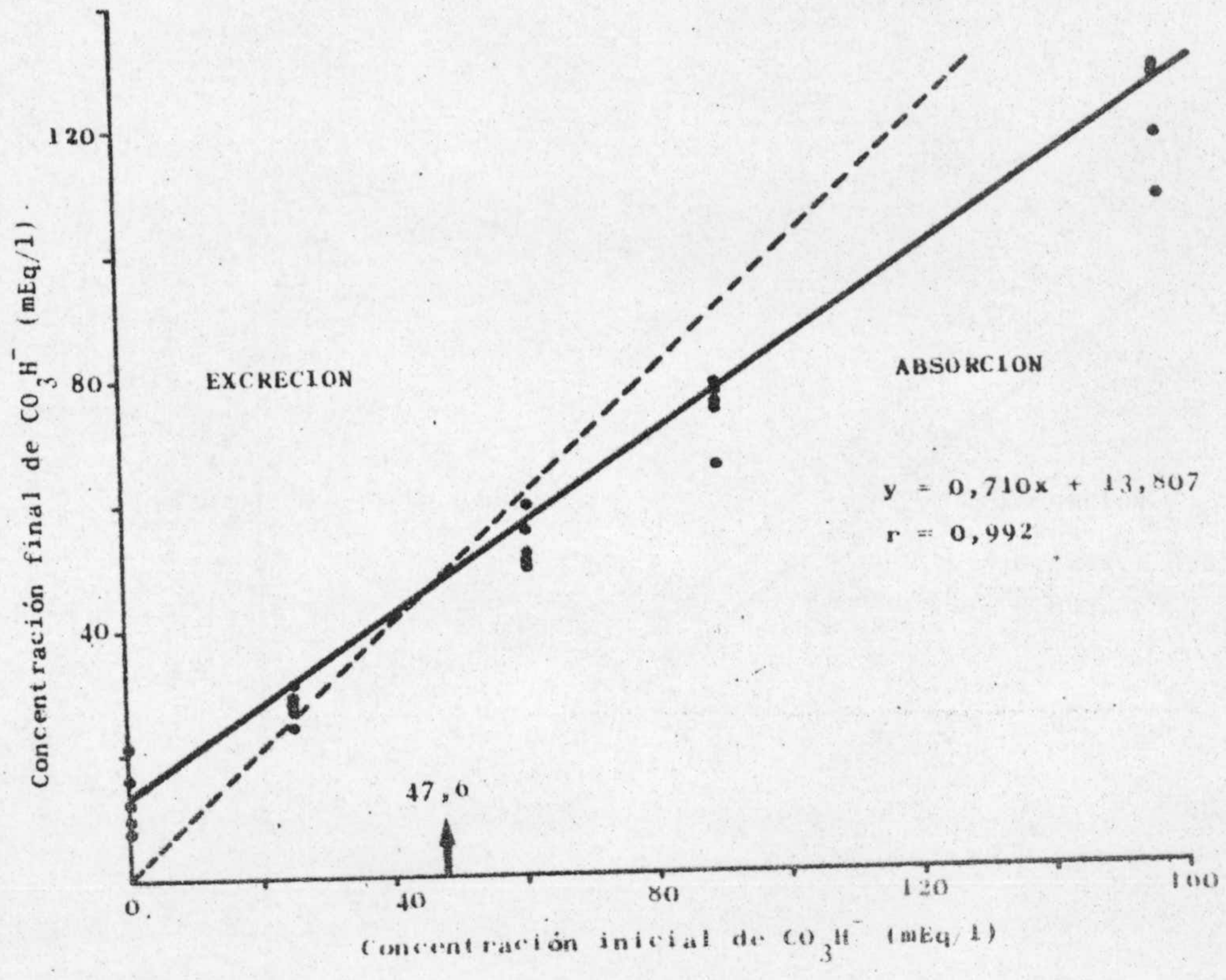


FIG. 6.- NIVEL CRITICO PARA EL MOVIMIENTO DE BICARBONATO EN COLON PROXIMAL DE CONEJO (Exp. B-2)

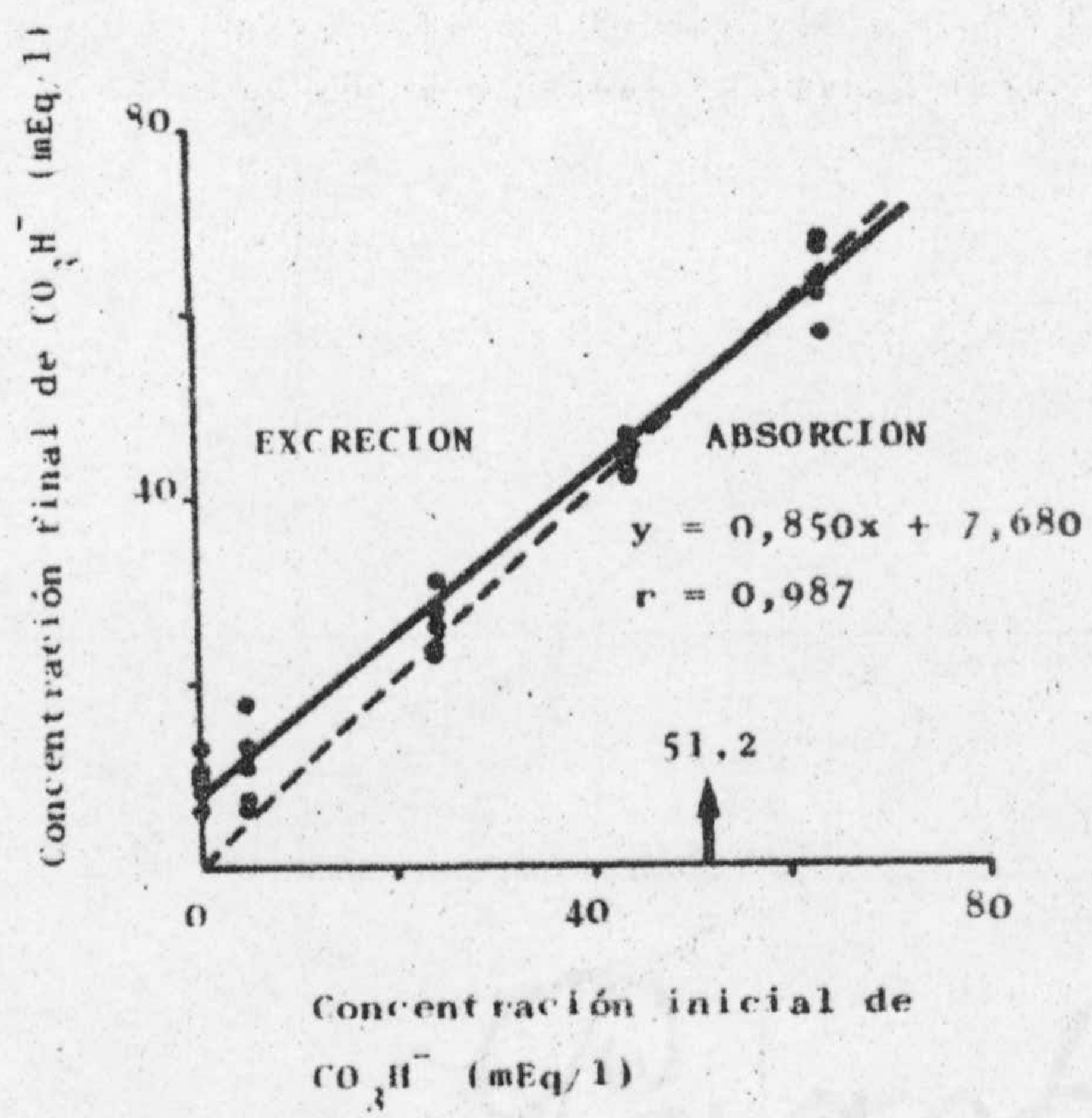


FIG. 7.- NIVEL CRITICO PARA EL MOVIMIENTO DE BICARBONATO EN CIEGO DE CONEJO (Exp. A-3)

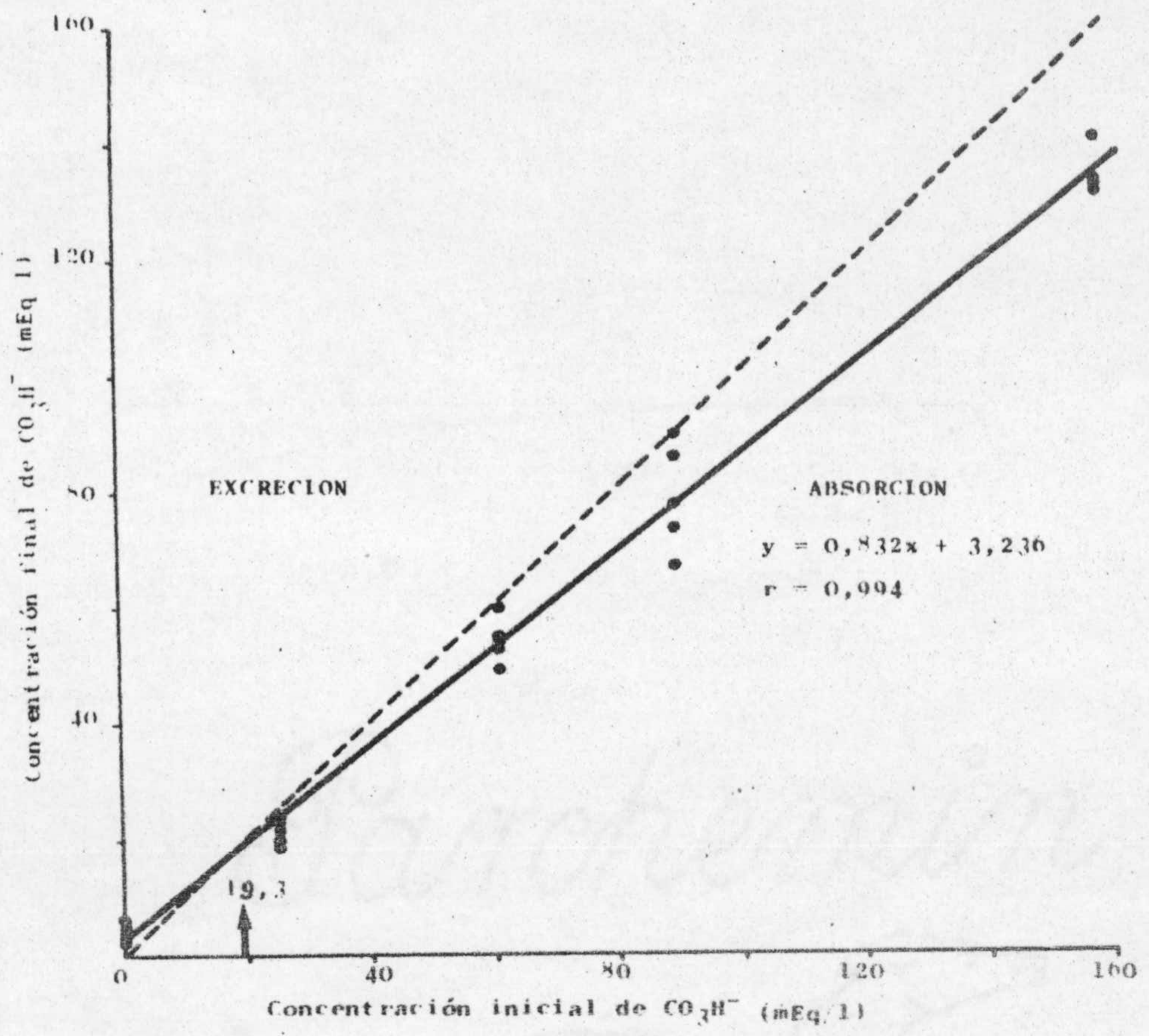


FIG. 8.- NIVEL CRITICO PARA EL MOVIMIENTO DE BICARBONATO EN CIEGO DE CONEJO (Exp. A-2)

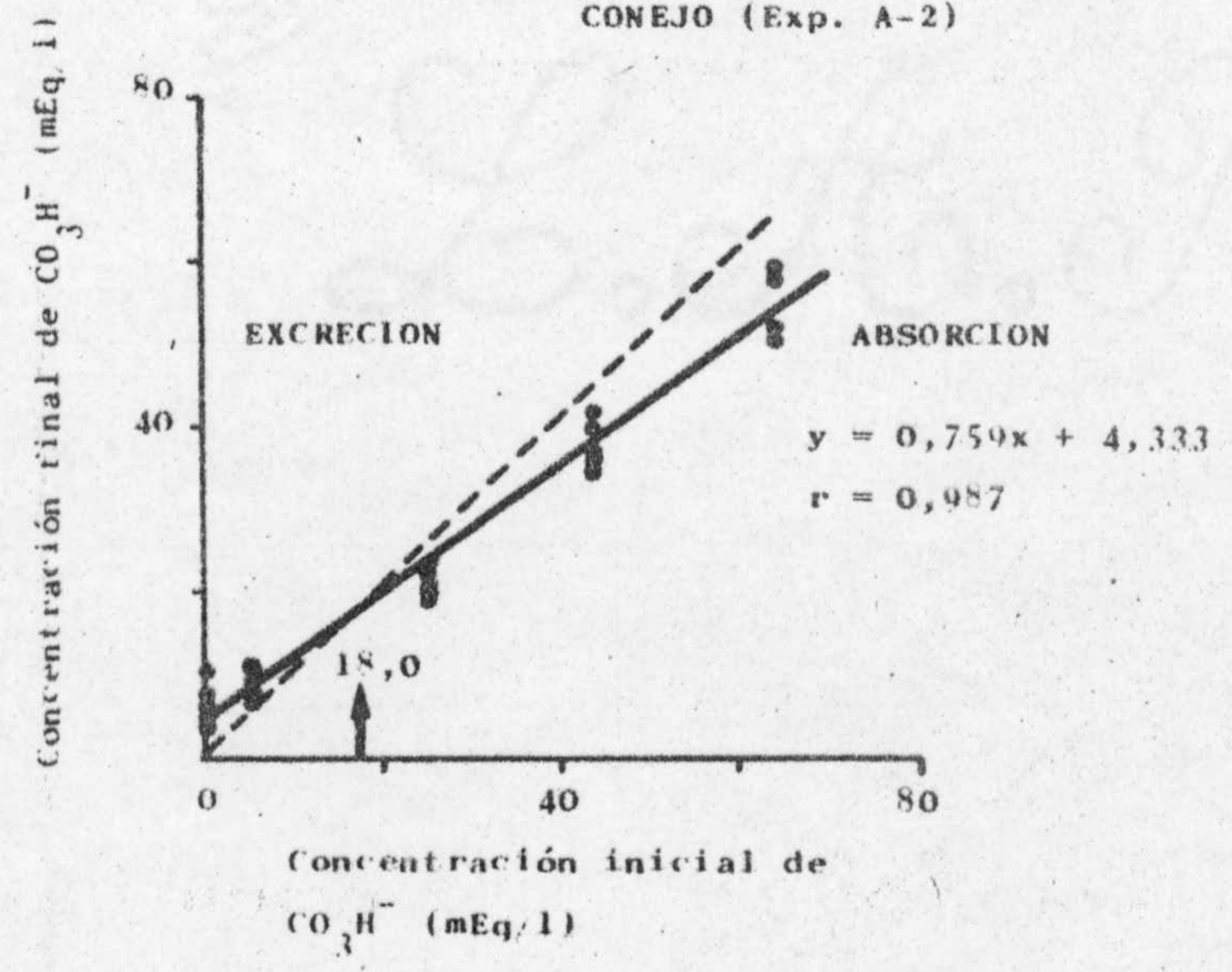


FIG. 9.- MOVIMIENTO DE CLORURO Y BICARBONATO EN COLON PROXIMAL DE CONEJO (Exp. B-1).

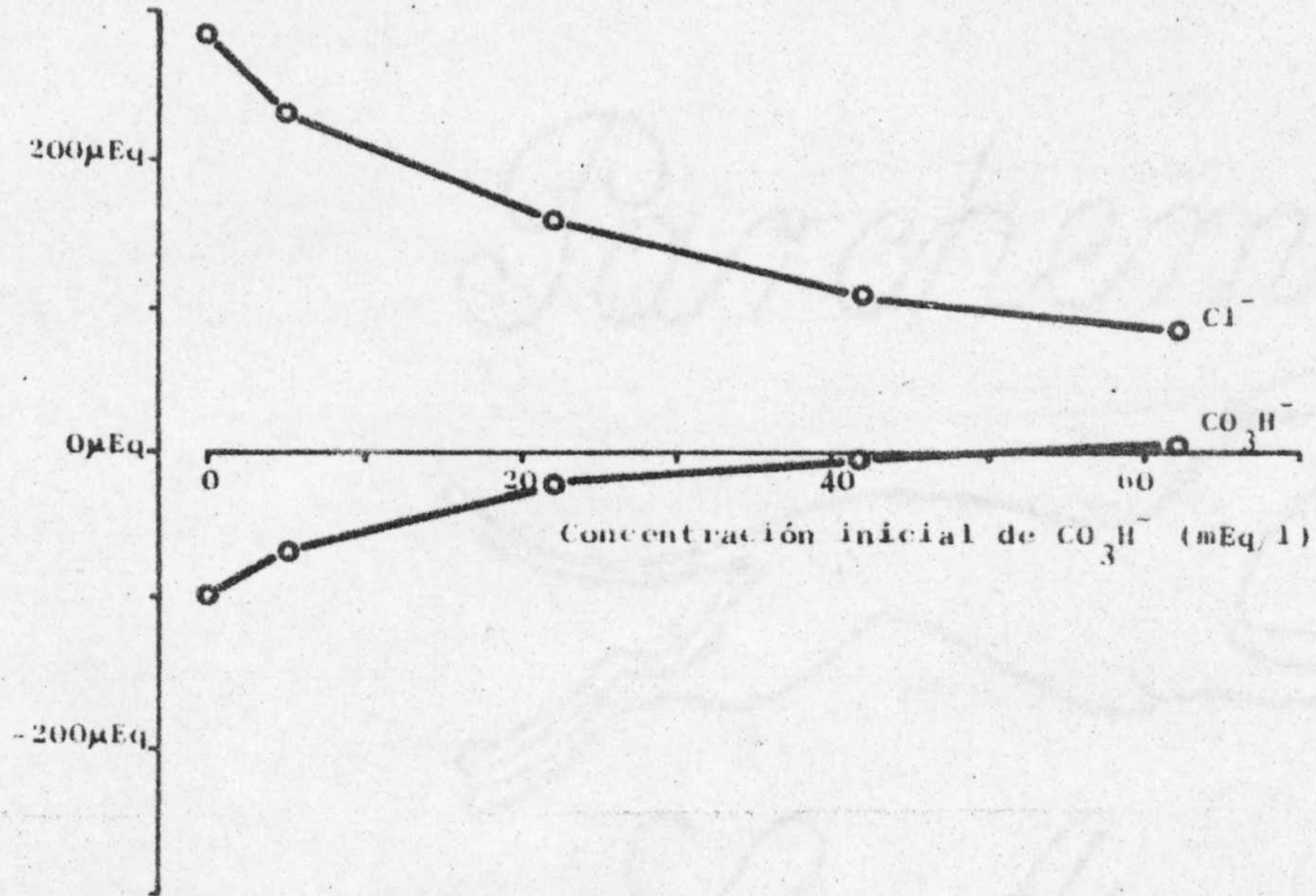


FIG. 10.- MOVIMIENTO DE CLORURO Y BICARBONATO EN COLON PROXIMAL DE CONEJO. (Exp. B-3)

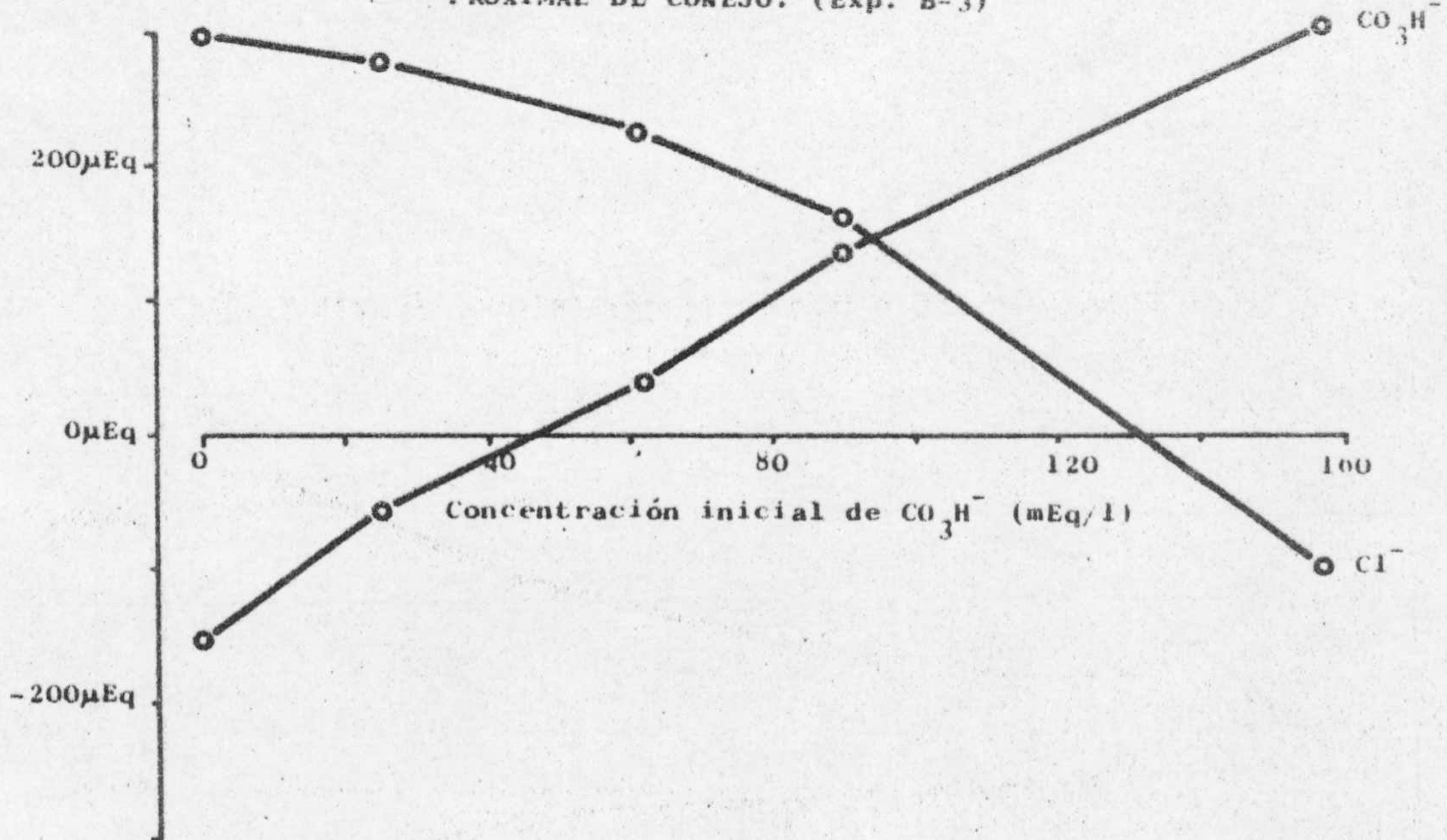


FIG. 11.- MOVIMIENTO DE CLORURO Y BICARBONATO EN COLON PROXIMAL DE CONEJO. (Exp. B-1)

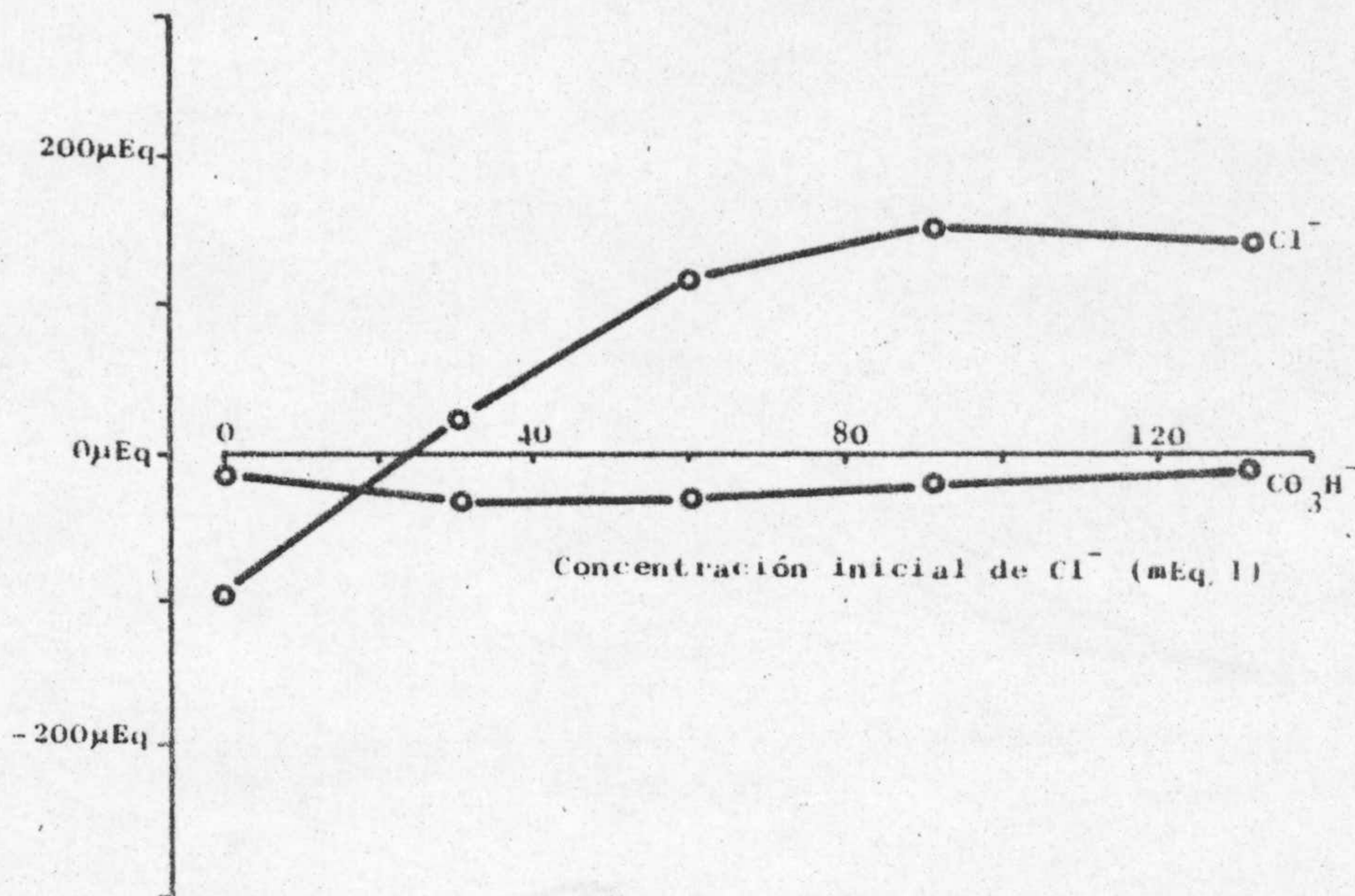


FIG. 12.- MOVIMIENTO DE CLORURO Y BICARBONATO EN COLON PROXIMAL DE CONEJO. (Exp. B-3)

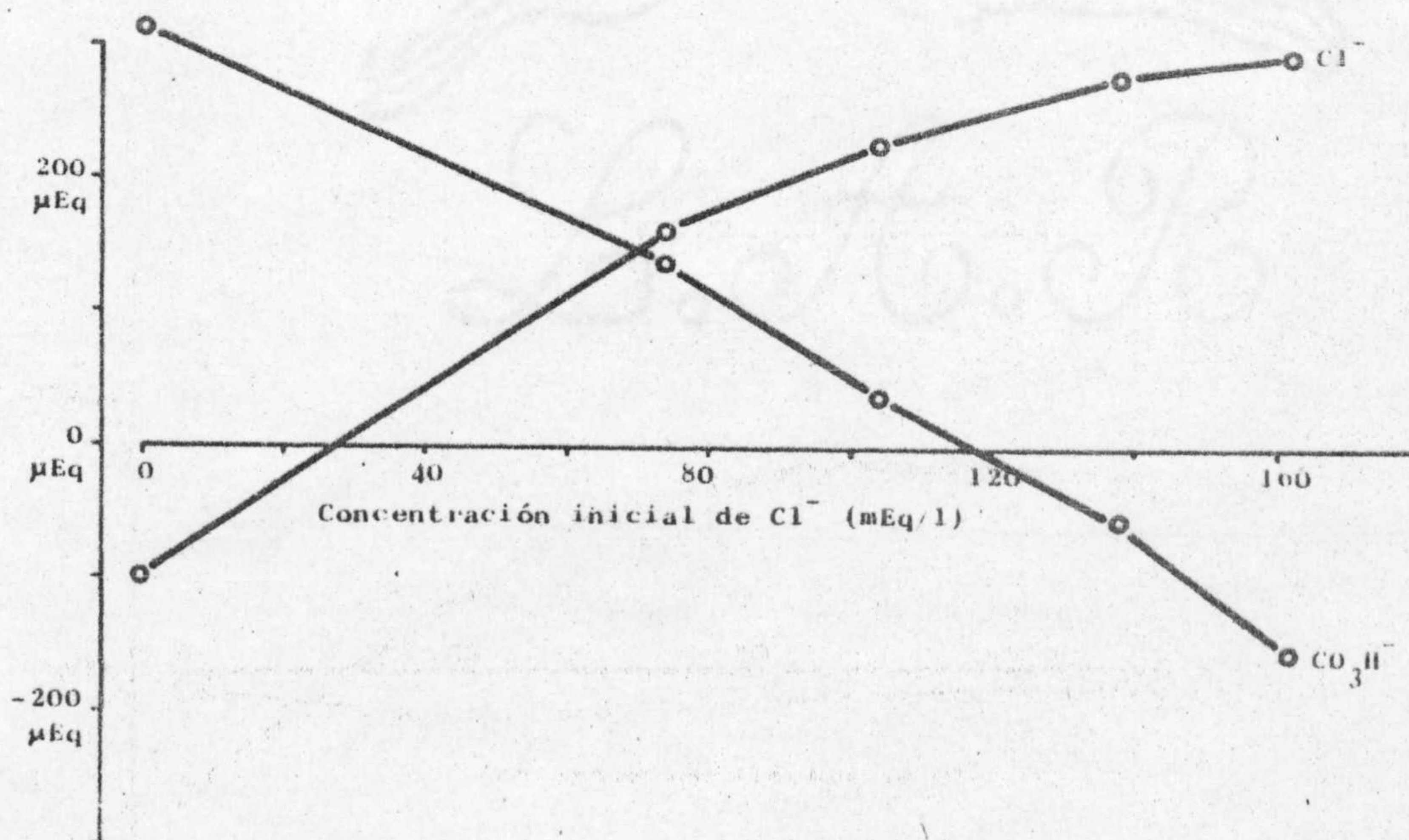


FIG. 13.- MOVIMIENTO DE CLORURO Y SODIO EN COLON PROXIMAL DE CONEJO. (Exp. B-2)

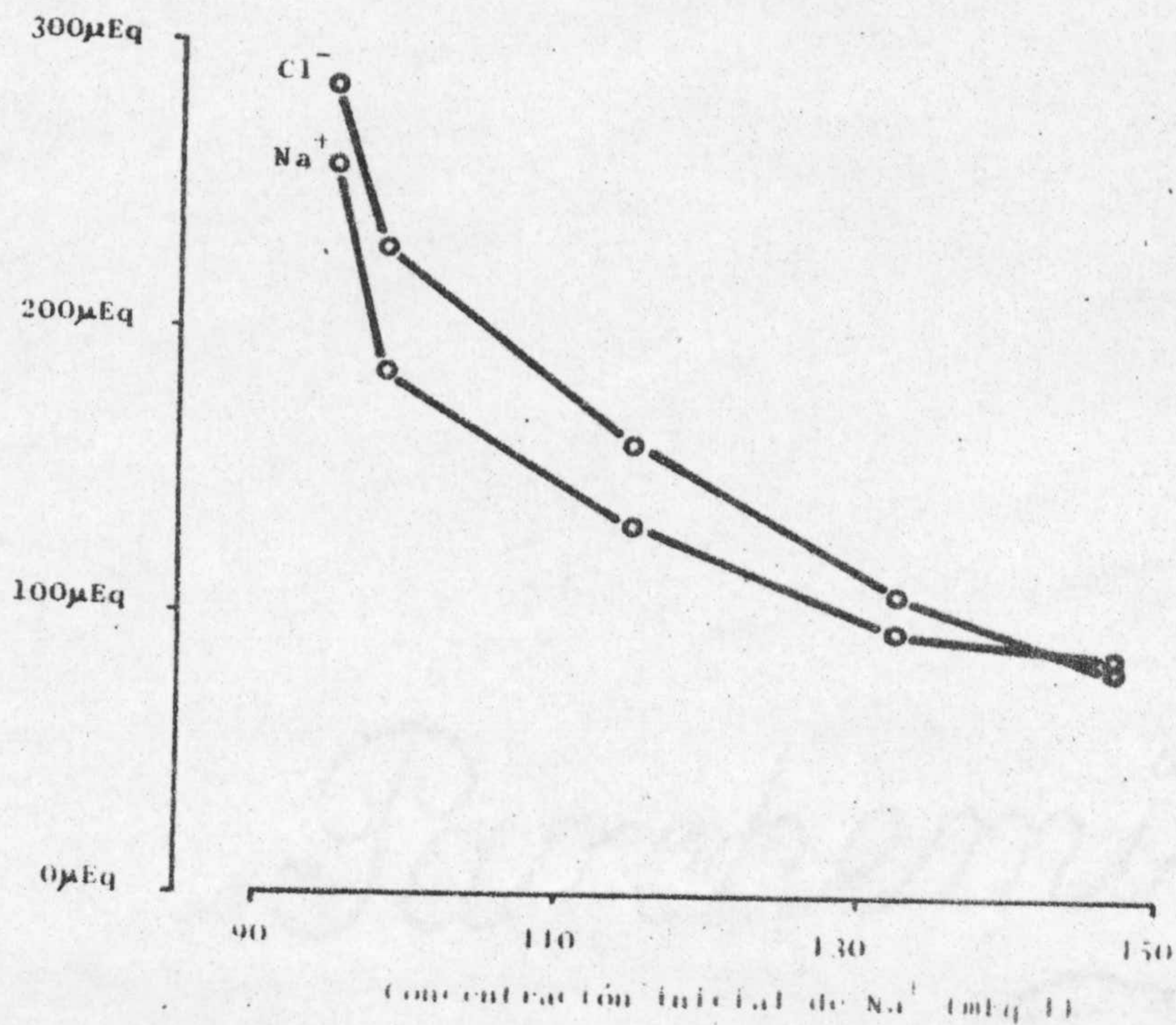


FIG. 14.- MOVIMIENTO DE CLORURO Y SODIO EN COLON PROXIMAL DE CONEJO. (Exp. B-1).

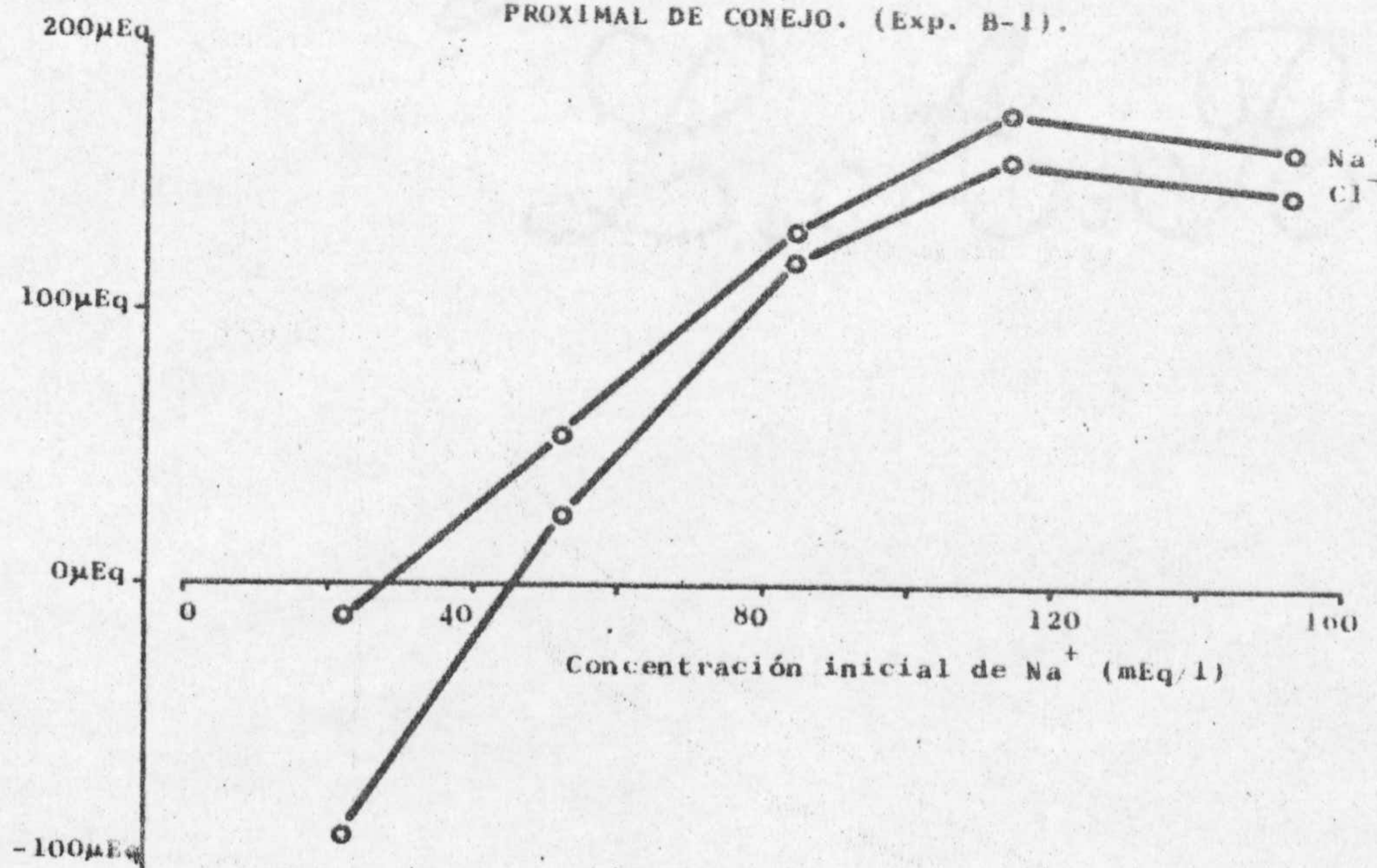
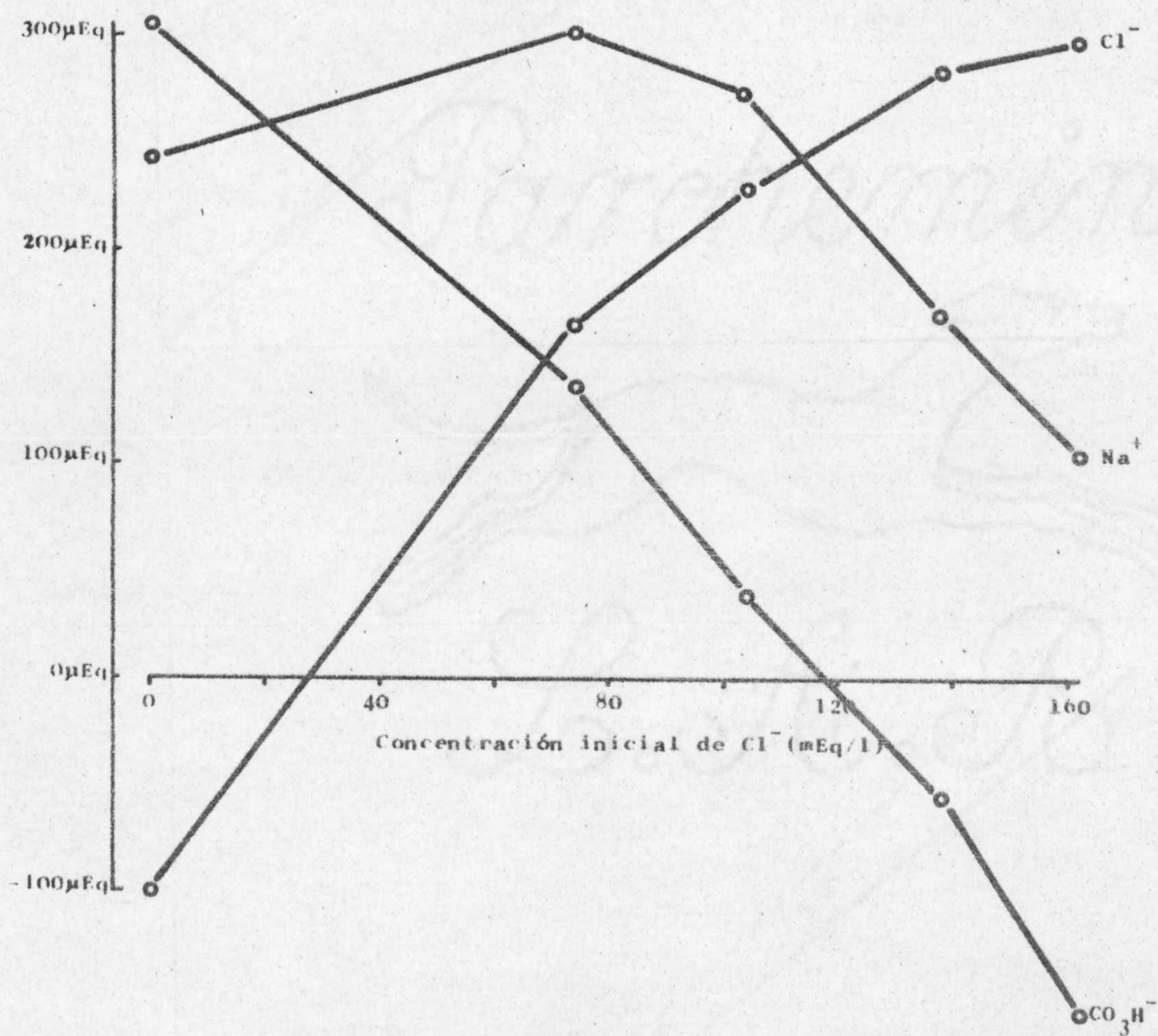


FIG. 15.- MOVIMIENTO DE CLORURO, BICARBONATO Y SODIO EN COLON PROXIMAL DE CONEJO. (Exp. B-3).



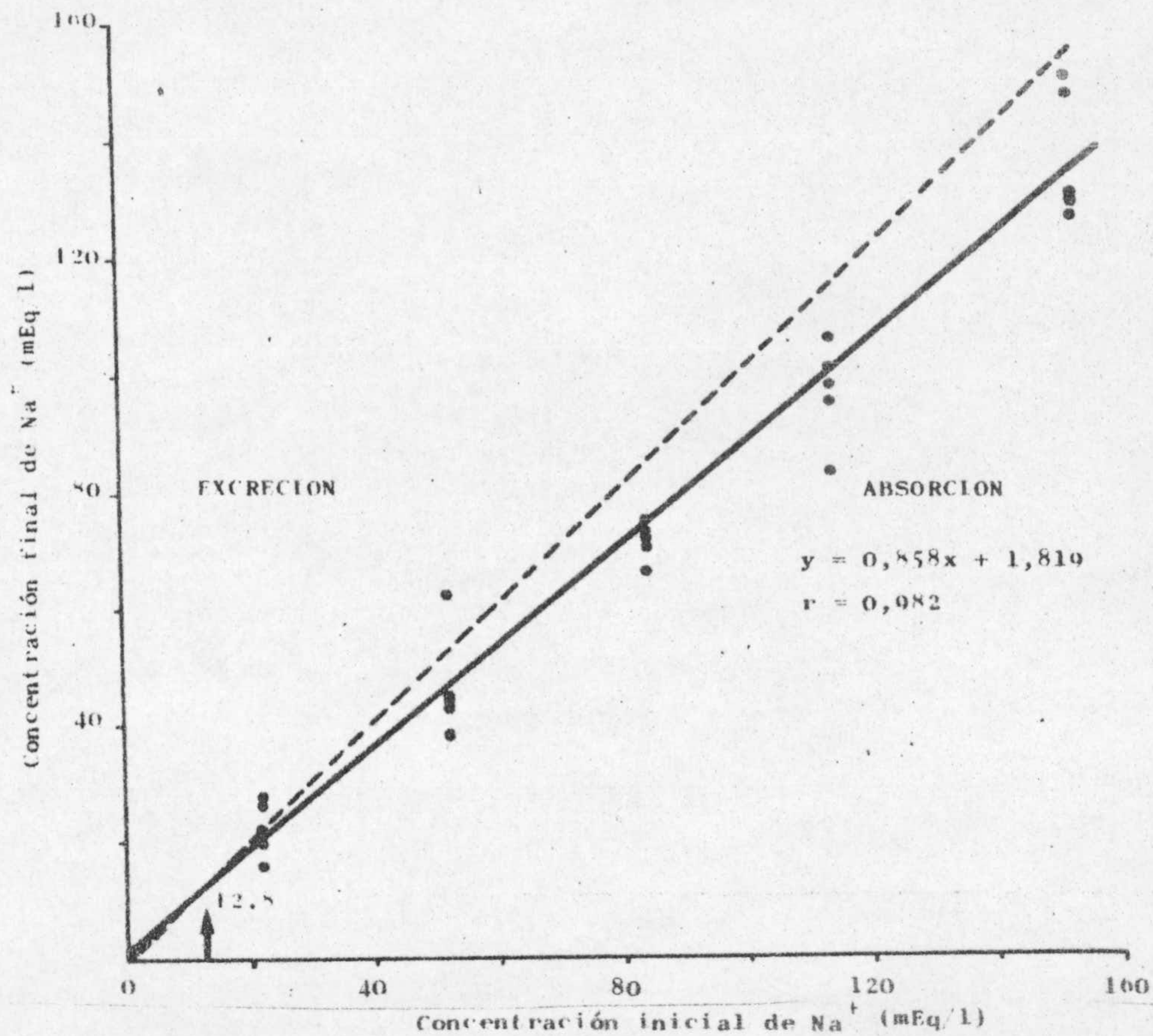
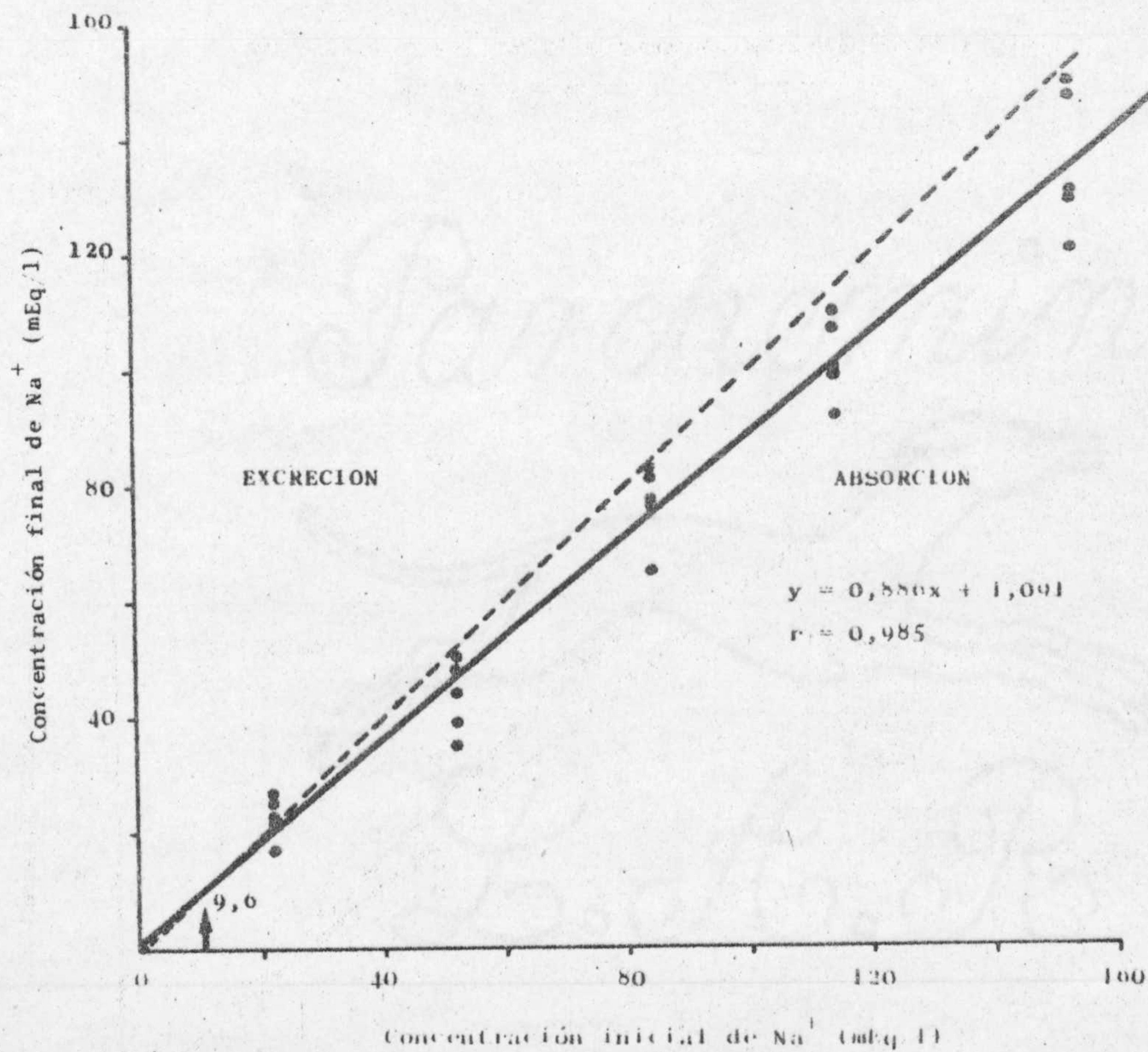


FIG. 17.- NIVEL CRITICO PARA EL MOVIMIENTO DE SODIO EN CIEGO DE CONEJO (Exp. A-1)





5.- DISCUSION DE LOS RESULTADOS

5. 1. Sobre la transferencia de electrolitos en colon proximal y ciego.

Es un hecho evidente que el transporte de Cl^- a través de la pared del colon proximal de conejo, está íntimamente relacionado con la concentración intraluminal del mismo; así, cuando el Cl^- se encuentra ausente, ocurre como es lógico, una enterosorción del anión (Tablas XVI, XXX), en tanto que para nuestras condiciones experimentales cuando el Cl^- está presente ocurre una absorción del mismo; esta absorción varía paralelamente a la concentración intraluminal, hecho que se cumple tanto cuando se mantiene constante la concentración de CO_3H^- variando la de Cl^- ($p < 0,001$) (Exp. B-1), como cuando varían las concentraciones de ambos aniones ($p < 0,001$) (Exp. B-3). Esta relación ha sido observada por diversos autores en el colon de distintas especies (19, 23, 24).

La absorción de Cl^- a través del colon proximal de conejo tiene lugar a partir de niveles intraluminales inferiores a los plasmáticos, niveles tan bajos como 23,5 mEq/l (Fig. 1), en el grupo de experimentos con niveles constantes de CO_3H^- y variables de Cl^- (Exp. B-1) y del mismo orden 23,6 mEq/l (Fig. 2) en el grupo de experimentos en que varían inversamente las concentraciones de ambos aniones (Exp. B-3). Luego es evidente que la absorción de Cl^- se realiza siempre desde concentraciones muy inferiores a las plasmá

ticas. Estos resultados confirman la opinión de - diversos autores (16, 19, 23, 24, 45, 82) que indican que en el colon el movimiento de Cl^- se realiza en contra de gradiente de concentración, aunque a favor de gradiente eléctrico, ya que la serosa está cargada positivamente respecto a la mucosa (16, 21, 24, 61, 71, 69). Otros investigadores llegan incluso a afirmar que el transporte de Cl^- se realiza activamente (49, 77) en colon de - rata y hombre.

La absorción de Cl^- en colon de conejos es más eficaz que en el intestino delgado al igual que ocurre en la rata (69) y hombre (59, 70, 72); en efecto, al comparar nuestros resultados con los obtenidos por GOMEZ (43) en íleon y yeyuno de conejo y en condiciones similares a las utilizadas por nosotros, resulta ser preponderante - este proceso de absorción de Cl^- a nivel del intestino grueso.

Por otra parte se ha de indicar, que el movimiento de Cl^- puede guardar relación con el movimiento de otros iones presentes en el líquido intraluminal; así, cuando la concentración de Cl^- aumenta manteniéndose constante la de CO_3H^- (Exp. B-1) y también cuando varía la de CO_3H^- y permanece constante la de Cl^- (Exp. B-2), se encuentra una correlación entre el movimiento de Cl^- y el del catión Na^+ , correlación que ambos casos es altamente significativa ($p < 0,001$).

En el caso del ciego de conejo la situación es un tanto conflictiva, pues si bien, cuando el Cl^- y CO_3H^- varían sus concentraciones inversamente (Exp. A-3), se observa que el Cl^- se absorbe en contra de gradiente de concentración, desde niveles de 31,2 mEq/l (Fig. 3); no ocurre así cuando la concentración de CO_3H^- permanece constante y aumenta paulatinamente la de Cl^- (Exp. A-1), en cuyo caso el Cl^- se absorbe desde niveles similares a los plasmáticos de 95,2 mEq/l (Fig. 4); no estamos en condiciones de explicar esta discrepancia que parece depender de las condiciones experimentales.

En colon proximal de conejo, al igual que han indicado algunos autores (12, 43) en íleon terminal de esta misma especie, el CO_3H^- se excreta hasta concentraciones intraluminales superiores a los niveles sanguíneos (Tabla XXIV). Esta excreción disminuye a medida que aumenta la concentración intraluminal del anión, invirtiendo su movimiento hacia la absorción para niveles muy superiores a los del plasma. Esta correlación inversa se observa en los distintos experimentos (Exp. B-2 y B-3).

La secreción de CO_3H^- que tiene lugar a este nivel del intestino grueso se manifiesta aún cuando la concentración intraluminal es superior a la plasmática. En efecto, cuando se mantienen "in situ" soluciones que contienen Cl^- y CO_3H^- en

concentraciones decrecientes del primero y crecientes del segundo (Exp. B-3), el CO_3H^- se excreta hasta niveles de 47,6 mEq/l (Fig. 5), existiendo una correlación altamente significativa ($p < 0,001$) entre la concentración final de CO_3H^- y su concentración inicial. Cuando las soluciones introducidas contienen Cl^- en concentraciones constantes y CO_3H^- en cantidades crecientes (Exp. B-2) el anión CO_3H^- se sigue excretando hasta concentraciones del mismo de 51,2 mEq/l (Fig. 6) ($p < 0,001$), semejantes a las anteriormente comentadas. Todo ello induce a pensar que el movimiento de secreción de CO_3H^- que tiene lugar en el colon proximal de conejo, lo hace hasta concentraciones superiores, o mejor dicho dobles a las plasmáticas y además en contra de gradiente eléctrico, ya que de acuerdo con diversos autores (16, 21, 71) la mucosa se encuentra cargada negativamente respecto a la serosa como ya hemos mencionado. Todo ello parece indicar la naturaleza activa del proceso de secreción de CO_3H^- en colon proximal de conejo, lo que coincide con las afirmaciones de otros autores en colon de rata (73, 90) y perro (16).

Por el contrario, en el ciego de conejo el CO_3H^- se absorbe desde niveles inferiores a los sanguíneos, aproximadamente 19 mEq/l (Fig. 7 y Fig. 8), hecho que ocurre tanto cuando las concentraciones de Cl^- y CO_3H^- varían inversamente (Exp. A-3), como cuando el Cl^- se mantiene cons-

tante, aumentando gradualmente la concentración de CO_3H^- (Exp. A-2); pero además en el grupo de experimentos en que se mantiene constante la concentración de CO_3H^- a concentraciones similares a las del plasma (Exp. A-1), el CO_3H^- sistemáticamente se absorbe. Esta absorción ha sido también observada por LENG (58) en esta misma especie, y contrasta marcadamente con la situación descrita en colon.

En cuanto a la relación entre el movimiento de Cl^- y CO_3H^- , se ha de indicar que existe en colon proximal de conejo una correlación recíproca entre la transferencia de ambos aniones, hecho que ocurre con un alto grado de significación ($p < 0,001$) cuando varían inversamente las concentraciones de Cl^- y CO_3H^- (Exp. B-3) y que es evidente aunque menos significativo ($p < 0,02$) cuando el Cl^- se mantiene constante y el CO_3H^- aumenta gradualmente (Exp. B-2). Es decir, cuando un anión se absorbe el otro generalmente se excreta, aún en el caso en que se mantiene constante la concentración de Cl^- (Exp. B-2), observándose una disminución en la absorción de Cl^- a medida que descende el movimiento neto de CO_3H^- (Tablas XXI, XXII, XXIII, XXIV y XXV).

Es preciso señalar que existen algunos casos excepcionales (Tablas XXV, XXVIII, XXIX, XXXII, XXXIII y XVI) en los que ambos aniones se absorben o se excretan simultáneamente, si bien -

tante, aumentando gradualmente la concentración de CO_3H^- (Exp. A-2); pero además en el grupo de experimentos en que se mantiene constante la concentración de CO_3H^- a concentraciones similares a las del plasma (Exp. A-1), el CO_3H^- sistemáticamente se absorbe. Esta absorción ha sido también observada por LENG (58) en esta misma especie, y contrasta marcadamente con la situación descrita en colon.

En cuanto a la relación entre el movimiento de Cl^- y CO_3H^- , se ha de indicar que existe en colon proximal de conejo una correlación recíproca entre la transferencia de ambos aniones, hecho que ocurre con un alto grado de significación ($p < 0,001$) cuando varían inversamente las concentraciones de Cl^- y CO_3H^- (Exp. B-3) y que es evidente aunque menos significativo ($p < 0,02$) cuando el Cl^- se mantiene constante y el CO_3H^- aumenta gradualmente (Exp. B-2). Es decir, cuando un anión se absorbe el otro generalmente se excreta, aún en el caso en que se mantiene constante la concentración de Cl^- (Exp. B-2), observándose una disminución en la absorción de Cl^- a medida que descende el movimiento neto de CO_3H^- (Tablas XXI, XXII, XXIII, XXIV y XXV).

Es preciso señalar que existen algunos casos excepcionales (Tablas XXV, XXVIII, XXIX, XXXII, XXXIII y XVI) en los que ambos aniones se absorben o se excretan simultáneamente, si bien

observa la tendencia de que estos movimientos son opuestos.

Todo ello demuestra la existencia de un mecanismo de intercambio $\text{Cl}^- / \text{CO}_3\text{H}^-$ a nivel de colon proximal de conejo (Fig. 9 y Fig. 10) como indican distintos autores en otras especies (19, 22, 69, 75, 82), intercambio que conlleva secreción neta de CO_3H^- , y que puede estar al servicio de la neutralización de los ácidos grasos producidos en el intestino grueso.

El hecho de que tanto la absorción de Cl^- como la secreción de CO_3H^- ocurra en contra de un gradiente de concentración nos puede indicar la naturaleza activa del proceso global de intercambio $\text{Cl}^- / \text{CO}_3\text{H}^-$ como se ha señalado en ileon de conejo (12, 43).

En el experimento B-1, en que se mantiene constante la concentración de CO_3H^- y va aumentando la de Cl^- , si bien el movimiento de Cl^- guarda relación con su concentración intraluminal, como ya hemos expuesto, la transferencia de CO_3H^- siempre en el sentido de la secreción, no es en absoluto recíproca respecto a la de Cl^- (Fig. 11). Conviene resaltar el hecho de que en el bloque de experimentos B encontramos en conjunto que la transferencia de CO_3H^- se ve afectada por la concentración intraluminal del mismo, y a su vez condiciona la transferencia de Cl^- , y así, cuando la concentración de CO_3H^- es constante, el movimien-

to de este ión es siempre del mismo signo (secreción) y cuantitativamente similar, no existiendo diferencias significativas entre los valores encontrados. En nuestra opinión ello viene a demostrar que en el proceso global de intercambio $\text{Cl}^-/\text{CO}_3\text{H}^-$ el fenómeno primario es la secreción de CO_3H^- , siendo la absorción de Cl^- una consecuencia del gradiente eléctrico creado por dicha secreción, que se suma al ya existente en la mucosa en reposo.

Por último creemos ilustrativo comentar algunos datos que se deducen de nuestros resultados mediante sencillos cálculos de geometría analítica; cuando se representa la transferencia en valores absolutos de Cl^- ó de CO_3H^- , en función de la concentración inicial del ó de los aniones cuyos niveles intraluminales varían, se obtiene lo siguiente:

1º El movimiento de Cl^- se anula para concentraciones iniciales del mismo de 23,4 mEq/l (Exp. B-1, Fig. 11) ó de 28,0 mEq/l (Exp. B-3, Fig. 12).

2º El movimiento de CO_3H^- se hace nulo para concentraciones de 47,3 mEq/l (Exp. B-2, Fig. 9) ó de 45,7 mEq/l (Exp. B-3, Fig. 10).

Estos datos confirman todo lo anteriormente expuesto y pensamos que dan validez a nuestros resultados, ya que, tanto en ensayos diferentes, como empleando métodos matemáticos distintos, llegamos siempre a las mismas conclusiones.

Incluso, concretándonos al experimento B-3, (Fig. 10 y Fig. 12), encontramos que el movimiento de CO_3H^- desaparece cuando las concentraciones iniciales son de 45,7 mEq/l de CO_3H^- y 118,4 mEq/l de Cl^- , mientras que el de Cl^- lo hace para concentraciones de 132,0 mEq/l de CO_3H^- y 28,0 mEq/l de Cl^- . No deja de resultar llamativo el hecho de que la suma de los niveles "críticos" de ambos aniones está en los dos casos muy cerca de 160 mEq/l, y por tanto de la concentración global de aniones plasmáticos. Creemos que todo ello ratifica nuestra concepción sobre el genuino sentido fisiológico del intercambio de aniones a este nivel del intestino grueso.

Sin embargo, a nivel del ciego no parece existir netamente este proceso de intercambio $\text{Cl}^- / \text{CO}_3\text{H}^-$, ya que no existe correlación inversa entre los movimientos de estos aniones cuando se mantiene constante uno de ellos (Exp. A-1 y Exp. A-2), aunque si la haya, como es lógico, cuando ambos aniones varían inversamente (Exp. A-3) ($p < 0,001$). Pero aún en el supuesto de que exista algún intercambio con movimientos opuestos de Cl^- y CO_3H^- , la naturaleza del proceso ha de ser evidentemente pasiva, ya que el CO_3H^- bajo las distintas condiciones experimentales, se absorbe siempre desde niveles similares a los plasmáticos y a favor de gradiente eléctrico, y otro tanto ocurre con el Cl^- (Fig. 7, Fig. 8 y Fig. 4). En esta misma línea están las afirmaciones de LENG (58), que considera a los procesos de intercambio aniónico en el ciego de conejo de importancia secundaria.

Es un hecho paradójico que, si la secreción de CO_3H^- en intercambio con el Cl^- , tiene como función neutralizar el exceso de ácidos grasos volátiles producidos en el ciego, como opinamos - nosotros y otros autores (12, 43, 83), esta secreción ocurra en íleon (43) y en colon, pero no precisamente en el ciego. Creemos que esta situación puede deberse a las características histofisiológicas de la mucosa cecal.

En cuanto al catión Na^+ se observa como la existencia de una estrecha relación entre la absorción del mismo y su concentración intraluminal depende de las condiciones iniciales; así, cuando aumentan gradualmente las concentraciones de Na^+ y Cl^- , permaneciendo constantes y similares a las plasmáticas las de K^+ y CO_3H^- (Exp. B-1, Fig. 14) existe una correlación altamente significativa ($p < 0,001$) entre la concentración intraluminal y el transporte de Na^+ , lo que coincide con las afirmaciones de distintos autores (8, 16, 23, 24). Sin embargo, la correlación es inversa ($p < 0,001$) cuando las concentraciones de Cl^- y K^+ son constantes y similares a las plasmáticas, en tanto aumentan las de Na^+ y CO_3H^- (Exp. B-2, Fig. 13); ello podría explicarse en base a que el movimiento de Na^+ está íntima y directamente relacionado con el de Cl^- ($p < 0,001$) (Fig. 13), y como la absorción de este anión desciende (Tablas XXI, XXII, XXIII, XXIV y XXV), concomitantemente desciende la de Na^+ , a pesar de aumentar su concentración. Por otra parte, este hecho podría expli-

carse basándonos en los resultados obtenidos en el hombre por distintos autores (23, 24, 45), que indican que la absorción de Na^+ es igual a la suma algebraica de las transferencias de Cl^- y CO_3H^- y como en nuestros ensayos desciende gradualmente el transporte de Cl^- y la secreción de CO_3H^- desciende también pero en menor cuantía, es lógico, siguiendo este criterio, que se reduzca la absorción de Na^+ . Dicho criterio además es válido en todos los experimentos realizados por nosotros en colon de conejo (Exp. B-1, Exp. B-2 y Exp. B-3), en los que existe una correlación altamente significativa ($p < 0,001$) entre el movimiento de Na^+ y la suma algebraica de las transferencias de Cl^- y CO_3H^- .

Cuando las concentraciones de Na^+ y Cl^- se elevan progresivamente (Exp. B-1) se encuentra de nuevo una estrecha correlación ($p < 0,001$) (Fig. 14) entre el movimiento de ambos iones lo que coincide con los resultados obtenidos por DEVROEDE y PHILLIPS (23) en colon humano. Sin embargo, cuando el Na^+ se mantiene constante a niveles similares a los plasmáticos, en tanto las concentraciones de Cl^- y CO_3H^- varían inversa y gradualmente (Exp. B-3), el movimiento de Na^+ no se relaciona con el de Cl^- , sino con el de CO_3H^- ($p < 0,001$) (Fig. 15); esto mismo ocurre en el ciego ($p < 0,01$); es decir, la absorción de Na^+ va aumentando (Tablas XXVI, XXVII y XI) a la vez que la secreción de CO_3H^- desciende hasta invertir su movimiento hacia la absorción (Tablas XXVIII, XXIX, XII,

XIII y XIV).

La absorción de Na^+ a través del colon proximal de conejo tiene lugar a partir de concentraciones intraluminales inferiores a las del plasma, niveles tan bajos como 12,8 mEq/l (Fig. 16) (Exp. B-1) y que son aún algo menores, 9,6 mEq/l (Fig. 17) en el ciego. Estos resultados coinciden con los encontrados por diferentes autores (23, 61, 79) en colon de distintas especies, pero inferiores a los hallados por BILLICH y LEVITAN (8) en el hombre. La absorción de Na^+ en el intestino grueso de conejo tiene lugar desde niveles inferiores a los observados en íleon de esta misma especie (44); ello pone de manifiesto la mayor entidad de este proceso a nivel de colon y ciego, coincidiendo con la idea perfectamente establecida de la importancia del intestino grueso en la absorción de Na^+ y Cl^- .

En relación al movimiento de K^+ se observa, que para concentraciones del mismo similares a las plasmáticas, utilizadas en nuestras condiciones experimentales (Exp. B-1, Exp. B-2 y Exp. B-3), el catión se excreta como tónica general, excepto en un único caso que extrañamente se absorbe (Tabla XXI). Estos resultados están en la línea de los obtenidos por DEVROEDE y PHILLIPS (24) en colon humano en los cuales el K^+ se excreta hasta concentraciones de 15 mEq/l.

A nivel cecal el K^+ se excreta sistemá-

ticamente cuando se mantienen constantes las concentraciones de Cl^- ó CO_3H^- (Exp. A-1 y Exp. A-2). Sin embargo, cuando las concentraciones de estos aniones varían inversamente (Exp. A-3) a pesar de mantenerse el K^+ a concentraciones constantes (5 mEq/l, al igual que en los casos anteriores, el catión se excreta pero la excreción disminuye para luego invertirse hacia la absorción a medida que aumenta la concentración de CO_3H^- , de hecho existe correlación positiva ($p < 0,02$) entre el movimiento de ambos iones.

En conjunto, parece claro que la excreción de K^+ es preferencial en colon, lo que concuerda con que precisamente sea a este nivel, donde existe una regulación hormonal de la absorción de Na^+ y excreción de K^+ a cargo de los mineralocorticoides (26). Por el contrario, en el ciego de acuerdo con nuestros datos, parece haber una tendencia a moverse el K^+ siguiendo al CO_3H^- . No conocemos la explicación de este hecho, que consideramos uno más entre los muchos que resaltan el diferente comportamiento del ciego y colon en lo que se refiere a la transferencia de electrolitos.

5. 2. Sobre la influencia de los distintos iones en la transferencia de electrolitos en colon.

Es lógico suponer que cuando la concentración de CO_3H^- es similar a la plasmática, di-

cho ión se secrete, pués como se comentaba en el apartado anterior, el colon proximal de conejo es capaz de secretar este anión en contra de un gradiente electroquímico. Así, cuando se introduce a este nivel del intestino grueso una solución que contiene Cl^- , CO_3H^- , Na^+ y K^+ en concentraciones similares a las plasmáticas (Exp. C-1, Tabla XXXIV), tiene lugar una secreción neta de CO_3H^- , junto con absorción de Cl^- . El sentido fisiológico de esta secreción de CO_3H^- puede ser, como ya hemos indicado, la neutralización de parte de los ácidos grasos producidos a este nivel del intestino grueso (15, 66, 68, 88). Una explicación muy similar ha sido sugerida recientemente por UMESAKI y col. (83) para sus resultados en colon de rata.

Sin embargo, es curioso que no existe este movimiento neto de CO_3H^- cuando la concentración de K^+ es muy alta (Exp. D-1, Tabla XXXVIII) a pesar de que los restantes iones se mantienen a concentraciones similares a las del plasma. Los resultados son aún más curiosos si se tiene en cuenta que los movimientos de Na^+ y Cl^- son prácticamente iguales en ambos experimentos (Exp. C-1 y Exp. D-1). No encontramos para este hecho una explicación definitiva, pero evidentemente indica una relación entre las transferencias de K^+ y CO_3H^- ; una relación de este tipo no ha sido claramente descrita hasta ahora en la bibliografía consultada.

Los resultados obtenidos en los grupos de experimentos C y D confirman la existencia del intercambio $\text{Cl}^- / \text{CO}_3\text{H}^-$ en colon proximal de conejo, y además indican la necesidad de la presencia de Cl^- en el medio intraluminal para que tenga lugar absorción de Cl^- y secreción neta de CO_3H^- ; - en efecto, la ausencia de Cl^- conducirá como es lógico, a la excreción de dicho anión, siguiendo su gradiente de concentración, y en consecuencia el CO_3H^- se absorberá, para mantener el intercambio $\text{Cl}^- / \text{CO}_3\text{H}^-$, como han indicado DEVROEDE y PHILLIPS (24) en colon humano. En este sentido nuestros resultados demuestran que cuando se sustituye el Cl^- de la solución por isetionato (Exp. C-2, Tabla XXXV y Exp. D-2, Tabla XXXIX) el proceso de intercambio $\text{Cl}^- / \text{CO}_3\text{H}^-$ se invierte, es decir, - tiene lugar un cambio en el movimiento de CO_3H^- - desde la secreción a la absorción siendo la diferencia, como es lógico, altamente significativa - ($p < 0,001$ para Exp. C-2 y $p < 0,01$ para Exp. D-2).

Asimismo, cuando en el líquido intraluminal están ausentes el Cl^- y el K^+ , ya que se introduce en el colon una solución 25 mM de CO_3HNa isosmotizada con manitol (Exp. C-4, Tabla XXXVII), la situación de nuevo se manifiesta por una inversión del movimiento de CO_3H^- a la absorción (Exp. C-4, $p < 0,02$).

Todos estos resultados ratifican la existencia de un intercambio $\text{Cl}^- / \text{CO}_3\text{H}^-$ en colon-

proximal de conejo, al igual que ha sido encontrado en colon de perro (22), rata (69) y hombre (19, 82).

No obstante se ha de indicar que la magnitud de estos movimientos de absorción de CO_3H^- parece estar condicionada al movimiento de Na^+ , al menos, en estas condiciones experimentales; así cuando el Na^+ se encuentra en concentraciones de 141 mEq/l (Exp. C-2, Tabla XXXV), el catión lógicamente se absorbe y, dado que parece existir un paralelismo, en ausencia de Cl^- , entre el movimiento de Na^+ y CO_3H^- , el CO_3H^- se absorbe en mayor proporción ($p < 0,02$), que cuando se introduce una solución 25 mM de CO_3HNa (Exp. C-4, Tabla XXXVII); ello se justifica en base a que el Na^+ en este caso se excreta, por encontrarse a muy baja concentración, lo que provocará una menor absorción de CO_3H^- .

Si el movimiento de Na^+ influye sobre la transferencia de CO_3H^- en ausencia de Cl^- , es lógico suponer que también lo haga cuando el Cl^- se encuentra en el líquido intraluminal; claro está, que en presencia de Cl^- , este anión se absorberá condicionando una secreción de CO_3H^- para mantener el intercambio entre ambos aniones. Ello se comprueba en los experimentos realizados con privación de Na^+ , por sustitución del catión por colina (Exp. C-3, Tabla XXXVI), encontrando como la ausencia parcial de Na^+ conduce a una mayor secreción de CO_3H^- .

En nuestra opinión, la justificación de -

este hecho consiste en que la presencia de pequeñas concentraciones de Na^+ en el líquido intraluminal favorece la excreción del catión, que seguirá su gradiente electroquímico, condicionando la mayor secreción de CO_3H^- que acompañará al Na^+ en su movimiento hacia el lumen intestinal. Esta hipótesis coincide con lo postulado por DEVROEDE y PHILLIPS (23) en colon humano. Por otra parte nuestros resultados confirman los obtenidos por PHILLIPS y SCHMALZ (73) en el sentido de que, en ausencia de Na^+ intraluminal, la secreción de CO_3H^- aumenta, si bien estos autores únicamente concluyen que el Na^+ no es esencial en el movimiento de CO_3H^- .

Asimismo el movimiento de Cl^- está relacionado con el transporte de Na^+ según se ha descrito en colon humano (24) y de perro (16); en los experimentos en que la concentración de Na^+ es muy baja (Exp. C-3 y Exp. C-4) cuando se comparan con los realizados con los mismos niveles de Cl^- (Exp. C-1 y Exp. C-2) respectivamente se observa una reducción significativa ($p < 0,05$) de la absorción de Cl^- o un incremento igualmente significativo de su excreción ($p < 0,02$), coincidiendo con el hecho lógico de la excreción de Na^+ . En los experimentos análogos (Exp. D-3, Tabla XL y Exp. D-4, Tabla XLI) en los que la concentración de Na^+ es nula y la de K^+ alta, se mantienen las diferencias antedichas en la transferencia de Cl^- , pero los cambios no son significativos; es e

vidente que ello debe atribuirse al K^+ que en estas condiciones se absorbe en cantidades muy considerables, dato que de nuevo habla a favor de una influencia, hasta ahora insospechada, del K^+ sobre el intercambio Cl^- / CO_3H^- .

Sorprendentemente los resultados de los grupos de experimentos C y D no aportan pruebas concluyentes a favor de la existencia de un intercambio Na^+ / K^+ en colon de conejo, en forma similar a lo que se ha indicado para la rata (29); según nuestros resultados, en algunos casos se cumple que al invertirse el movimiento de Na^+ hacia la excreción aumenta la absorción de K^+ , pero sólo en uno de ellos (Exp. C-3, Tabla XXXVI) las diferencias con el control son significativas ($p < 0,02$).

Quizás pueda explicarse la falta de coherencia de los resultados en conjunto por las condiciones extremas empleadas en estos ensayos, en que las concentraciones de algunos iones están muy alejadas de los valores plasmáticos normales, y muy especialmente por la elevada concentración intraluminal de K^+ utilizada en los experimentos del grupo D, que hace difícil extraer conclusiones válidas sobre la transferencia de este catión y también sobre los restantes iones. El único estudio que conocemos similar al realizado por nosotros en este grupo de experimentos es el publicado en 1.970 por PHILLIPS y SCHMALZ (73) en colon-

rata; dichos autores encuentran, con soluciones - casi idénticas a las nuestras, y concretamente para niveles intraluminales de K^+ de 25 mEq/l, una constante secreción de K^+ , mientras que en nuestros ensayos este ión se absorbe invariablemente, y en cantidades importantes. Los investigadores mencionados (73) apoyan la existencia de un mecanismo activo de secreción de K^+ en el colon de rata, de forma similar a lo postulado para el pe-ro (71); de nuestros datos parece desprenderse - que dicho mecanismo tiene una trascendencia mucho menor en el conejo, ya que encontramos excreción para niveles iguales a los plasmáticos, y no siempre, pero nunca para niveles muy altos, en marcado contraste con lo indicado en la rata (73).

5. 3. Sobre la influencia de algunos inhibidores en el transporte de electrolitos.

5. 3. 1. Sobre la influencia del 2,4 di nitrofenol (DNP).

Nuestros resultados acerca de la repercusión del 2,4 DNP, administrado intravenosamente y en la solución que se sitúa en el intestino - (ver Método 3. 1. 5.) confirman plenamente nuestra hipótesis de que la secreción de CO_3H^- por el colon de conejo es un proceso activo; en efecto, dicha secreción no sólo se inhibe significativamente ($p < 0,001$) sino que incluso el movimiento de este anión se invierte hacia la absorción; ello - es igualmente cierto si nos fijamos en los cam-

bios de concentración o en la transferencia neta, lo cual no es de extrañar teniendo en cuenta que no hay modificaciones en el movimiento del agua - (Tablas XXXIV y XLII). Por otra parte no hay cambios significativos en la absorción de Cl^- (Tablas XXXIV y XLII) y esto es a nuestro entender, una prueba adicional de que, en el intercambio $\text{Cl}^- / \text{CO}_3\text{H}^-$, lo más probable es que el transporte activo corresponda al CO_3H^- , siguiendo el Cl^- el gradiente electroquímico correspondiente, tanto más en cuanto que el Cl^- , en estos ensayos, se encuentra en el lumen a concentraciones ligeramente superiores a las plasmáticas. El movimiento de K^+ a través de la pared del colon también resulta, en nuestras condiciones experimentales, sensible a este inhibidor, y así dicho movimiento pasa de una absorción casi nula (Tabla XXXIV) a una excreción considerable (Tabla XLII) ($p < 0,02$). Por el contrario nos encontramos con un hecho muy llamativo; el transporte de Na^+ , de cuyo carácter activo no duda nadie, no se afecta significativamente por el 2,4 DNP (Tablas XXXIV y XLII). No conocemos una explicación clara y convincente para estos resultados; cabe la posibilidad de que los acontecimientos sean como sigue: el cambio de sentido del movimiento de CO_3H^- puede llevar a una inversión de la polaridad de la membrana, inversión que puede verse reforzada por la transferencia de K^+ de serosa a mucosa; si esto fuera cierto se crearía un gradiente eléctrico favorable a la difusión de Na^+ hacia la sangre, y en tales -

circunstancias quedaría enmascarado el efecto negativo del inhibidor metabólico sobre la absorción activa de dicho catión. Es evidente que toda la argumentación expuesta carece de base experimental directa y que se precisan estudios ulteriores que incluyan medida de la diferencia de potencial transmural en las diversas condiciones.

De todas formas nuestros resultados coinciden con los obtenidos por ROBINSON y WARD (74) en colon de rata, quienes al estudiar el efecto de diversos inhibidores metabólicos sobre el transporte de Na^+ y no encontrar inhibición en dicho transporte por el 2,4 DNP, concluyen que la energía necesaria para el transporte activo de Na^+ procede de la glucólisis anaerobia.

5. 3. 2. Sobre la influencia de la acetazolamida.

Los efectos de la acetazolamida observados por nosotros sobre la transferencia de Na^+ , Cl^- y H_2O coinciden plenamente con lo descrito en la bibliografía para íleon y colon de rata, en el sentido de un claro y significativo descenso de la absorción de H_2O ($p < 0,05$), Cl^- ($p < 0,001$) y Na^+ ($p < 0,02$) (Tablas XXXIV y XLIII); estas repercusiones se han encontrado realizando los experimentos 30 minutos después de la administración endovenosa del inhibidor, además de introducir el mismo en la solución de prueba (ver Método 3. 1. 5.); -

en los ensayos llevados a cabo una hora después - de la inyección la situación se mantiene, si bien, las variaciones en el movimiento de H_2O dejan de ser significativas (Tablas XXXIV y XLIV).

Por lo que se refiere a la secreción de CO_3H^- , los resultados acerca de la influencia de la acetazolamida son verdaderamente polémicos, y no existe acuerdo en la bibliografía consultada; así, mientras PARSONS (69) encuentra una reducción significativa, PHILLIPS y SCHMALZ (73) solo observan una disminución no significativa, lo cual es notable si tenemos en cuenta que ambos trabajos se han efectuado en colon de rata, y siguiendo métodos experimentales similares. En nuestros propios ensayos no hemos logrado aclarar netamente el problema, ya que se aprecia simplemente una tendencia hacia la inhibición por la acetazolamida, que se manifiesta por la menor concentración final de CO_3H^- en el lumen (siendo la diferencia significativa únicamente a la media hora, $p < 0,01$), y en ningún caso hemos encontrado un efecto sobre la transferencia neta del anión; por otra parte conviene señalar que nuestros resultados corroboran los de FRIZZEL y col. (38) en íleon de la misma especie.

Es evidente que estos hechos experimentales son de difícil interpretación, ya que cabría esperar que la acetazolamida ejerciese una clara acción inhibidora sobre la secreción de -

CO_3H^- , y afectase secundariamente al transporte - de los restantes iones. Sin embargo, ya otros autores (56, 69, 73) han sugerido que esta sustancia puede tener efectos inespecíficos, independientes de la inhibición de la anhidrasa carbónica, e incluso FUHRMAN (40) ha demostrado que inhibidores de dicha enzima deprimen la respiración y el transporte activo de Na^+ en la piel de Bana - temporaria, tejido que no parece poseer tal actividad enzimática.

Por otra parte la anhidrasa carbónica - está presente en cantidades muy bajas en fleon de rata, hamster y cobaya (13) y sin embargo, está - bien establecida a este nivel la existencia de una secreción cuantitativamente importante de - CO_3H^- en rata (69, 86) y hamster (85, 86). Por el contrario en ciego de conejo no se aprecia dicha secreción, según nuestros propios datos, y es previsible que la actividad de anhidrasa carbónica - sea muy considerable, ya que lo es en ciego de cobaya y hamster (13). Si a todo ello le añadimos - el escaso efecto de la acetazolamida sobre la secreción de CO_3H^- en colon, parece que se podría - llegar a la conclusión de que el movimiento de - CO_3H^- en el intestino delgado terminal e intestino grueso, en el sentido serosa-mucosa, sería - hasta cierto punto independiente de la anhidrasa-carbónica.

L. J. 1910

6.- CONCLUSIONES

Parochemia



CONCLUSION 1ª.- En colon proximal de conejo anestesiado existe una secreción de bicarbonato cuantitativamente importante, que se acompaña de absorción de cloruro; dicha secreción a pesar de que muy probablemente está al servicio de la neutralización de los ácidos grasos volátiles producidos en el intestino grueso, no tiene lugar en proporciones apreciables en el ciego de la misma especie, bajo idénticas condiciones experimentales.

CONCLUSION 2ª.- La secreción de bicarbonato a través de la pared del colon es en realidad un proceso de intercambio entre cloruro y bicarbonato, no sólo porque los movimientos de ambos aniones son opuestos, sino también porque en ausencia de cloruro intraluminal y para niveles de bicarbonato similares a los plasmáticos, la secreción de éste se anula.

CONCLUSION 3ª.- Existe una influencia del potasio sobre la secreción de bicarbonato, ya que para concentraciones lumbales elevadas de potasio, manteniéndose los restantes iones a niveles análogos a los plasmáticos, la secreción de bicarbonato desaparece, sin que se afecten los movimientos de sodio y cloruro.

CONCLUSION 4ª.- La transferencia de sodio se relaciona directamente con la de bicarbonato, y esta relación es especialmente patente en ausencia

cia de cloruro, pero afecta así mismo al movimiento de éste último; así, cuando los tres iones están presentes, existe correlación significativa entre el transporte de sodio y la suma algebraica de los transportes de cloruro y bicarbonato.

CONCLUSION 5ª.- La secreción de bicarbonato en colon proximal de conejo es un proceso activo, no sólo porque se lleva a cabo en contra de elevados gradientes electroquímicos, cosa que en modo alguno ocurre en el ciego, sino además por cuanto se afecta de forma negativa y extraordinariamente marcada, por la acción del inhibidor metabólico 2-4 dinitrofenol.

CONCLUSION 6ª.- El movimiento de bicarbonato en el sentido serosa-mucosa en colon proximal, puesto que no se modifica por la influencia de la acetazolamida, es, al menos, en parte, independiente de la anhidrasa carbónica.

Parthenon



L. S. S.

7.- BIBLIOGRAFIA

1. ALEXANDER, F. "The concentration of electrolytes - in the alimentary tract of the rabbit, guinea-pig, dog and cat". Res. vet. Sci: 6, 238-244, 1965.
2. ARGENZIO, R. A., MILLER, N. y Von ENGELHARDT, W. - "Effect of volatile fatty acids on water and ion - absorption from the goat colon". Am. J. Physiol: - 229, 997-1002, 1975.
3. ARGENZIO, R. A., SOUTHWORTH, M., LOWE, J. E. y STEVENS, C. E. "Interrelationship of Na^+ , CO_3H^- and - volatile fatty acid transport by equine large intestine". Am. J. Physiol: 233, E469-E478, 1977.
4. ARGENZIO, R. A., SOUTHWORTH, M. y STEVENS, C. E. - "Sites of organic acid production and absorption - in the equine gastrointestinal tract". Am. J. Physiol: 226, 1043-1050, 1974.
5. ASH, R. W. y DOBSON, A. "The effect of absorption - on the acidity of rumen contents". J. Physiol., - Lond.: 169, 39-61, 1963.
6. BASTL, C., KLIGER, A. S., BINDER, H. J. y HAYSLETT, J. P. "Characteristics of K^+ secretion in - the mammalian colon". Am. J. Physiol: 234, F48- - F53, 1978.
7. BENTLEY, P. J. "Amiloride: a potent inhibitor of - sodium transport across the toad bladder". J. Physiol., Lond.: 195, 317-330, 1968.

8. BILLICH, C.O. y LEVITAN, R. "Effects of Na⁺ concentration and osmolality on water and electrolyte absorption from the intact human colon". J. Clin. - Inv.: 48, 1336-1347, 1969.
9. BINDER, H. J. y RAWLINS, C. L. "Electrolyte transport across isolated large intestinal mucosa". Am. J. Physiol: 225, 1232-1239, 1973.
10. BOWN, R. L., SLADEN, G. E., ROUSSEAU, B., GIBSON, - J. A., CLARK, M. L. y DAWSON, A. M. "A study of water and electrolyte transport by the excised human colon". Clinical Science: 43, 891-902, 1972.
11. BRADLEY, S. R., DEEVERS, D. R. y MUSACCHIA, X. J. - "Does the cecum contribute to energy requirements of voles?". Fed. Proc: 36, 1261, 1977.
12. BURGUETE, J. "Intercambio de cloruro por bicarbonato en ileon terminal de conejo: carácter activo - del proceso y sentido fisiológico del mismo". Tesis de Licenciatura. Universidad de Granada 1978.
13. CARTER, M. J. y PARSONS, D. S. "Carbonic anhydrase activity of mucosa of small intestine and colon". - Nature: 219, 176-177, 1968.
14. COFRE, G., y CRABBE, J. "Active sodium transport - by the colon of Bufo marinus: stimulation by aldosterone and antidiuretic hormone". J. Physiol., - Lond.: 188, 177-190, 1967.

15. COOLS, A. y JEUNIAUX, C. "Fermentation of cellulose and absorption of volatile fatty acids in the caecum of the rabbit". Arch. internat. Physiol.: 69, 1-8, 1961.
16. COOPERSTEIN, I. L. y BROCKMAN, S. K. "The electrical potential difference generated by the large intestine: its relation to electrolyte and water transfer". J. Clin. Invest: 38, 435-442, 1959.
17. COOPERSTEIN, I. L., CHALFIN, D. y HOGBEN, C. A. M. "Ionic transfer across the isolated large bullfrog large intestine". Fed. Proc.: 16, 24, 1957.
18. COOPERSTEIN, I. L. y HOGBEN, C. A. M. "Ionic transfer across the isolated frog large intestine". J. Gen Physl.: 42, 461-473, 1959.
19. CUMMINGS, J. H. "Absorption and secretion by the colon". Gut: 16, 323-329, 1975.
20. CURRAN, P. F. "Water absorption from intestine". Am. J. Clin. Nutr.: 21, 781-784, 1968.
21. CURRAN, P. F. y SCHWARTZ, B. F. "Nacl and water transport by rat colon". J. Gen. Physl.: 43, 555--571, 1960.
22. D'AGOSTINO, A., LEADBETTER, W. F. y SCHWARTZ, W. B. "Alterations in the ionic composition of isotonic saline solutions instilled into the colon". J. Clin. Invest: 32, 444-448, 1953.

23. DEVROEDE, G. J. y PHILLIPS, S.F. "Conservation of electrolytes and water by the human colon". J.Lab. Clin. Med.: 70, 990-991, 1967.
24. DEVROEDE, G. J. y PHILLIPS, S. F. "Conservation of sodium, chloride and water by the human colon". - Gastroenterology: 56, 101-109, 1969.
25. DEVROEDE, G. J., PHILLIPS, S. F., CODE, C. F. y LIND, J. F. "Regional differences in sodium and water transport by the human large intestine". J. Clin. Invest.: 49, 25A, 1970.
26. DOLMAN, D. y EDMONDS, C. J. "The effect of aldosterone and the renin-angiotensin system on sodium, potassium and chloride transport by proximal and distal rat colon in vivo". J. Physiol., Lond.: 250 597-611, 1975.
27. EDMONDS, C. J. "The gradient of electrical potential difference and of sodium and potassium of the gut contents along the caecum and colon of normal and sodium-depleted rats". J. Physiol., Lond.: 193 571-588, 1967.
28. EDMONDS, C. J. "Transport of sodium and secretion of potassium and bicarbonate by the colon of normal and sodium-depleted rats". J. Physiol., Lond.: 193, 589-602, 1967.
29. EDMONDS, C. J. "Transport of potassium by the colon of normal and sodium-depleted rats". J. Physiol., Lond.: 193, 603-617, 1967.

30. EDMONDS, C. J. y GODFREY, R. C. "Measurement of electrical potential of the human rectum and pelvic colon in normal and aldosterone-treated patients". *Gut*: 11, 330-337, 1970.
31. EDMONDS, C. J. y MARRIOTT, J. "Factors influencing the electrical potential across the mucosa of rat colon". *J. Physiol., Lond.*: 194, 457-478, 1968.
32. EDMONDS, C. J. y MARRIOTT, J. "Electrical potential and short circuit current of an in vitro preparation of rat colon mucosa". *J. Physiol., Lond.*: 194, 479-494, 1968.
33. EDMONDS, C. J. y MARRIOTT, J. "Sodium transport and short-circuit current in rat colon in vivo and the effect of aldosterone". *J. Physiol., Lond.*: 210, 1021-1039, 1970.
34. EDMONDS, C. J. y PILCHER, D. "Sodium transport mechanisms of the large intestine". In *transport across the intestine: A Glaxo Symposium*, edited by W. L. Burland and P.D. Samuel, pp. 43-57. Churchill Livingstone, Edinburgh and London. 1972.
35. FISHER, K. A., BINDER, H. J. y HAYSLETT, J. P. "Potassium secretion by colonic mucosal cells after potassium adaptation". *Am J. Physiol.*: 231, 987-994, 1976.
36. FORDTRAN, J. S. y DIETSCHY, J. M. "Water and electrolyte movement in the intestine". *Gastroenterology*: 50, 263-285, 1966.

37. FRIZZELL, R. A., KOCH, M. J. y SCHULTZ, S. G.-J. - Membr. Bio.: 27, 297, 1976. (Tomado de Br. J. Nutrition: 40, 509-519, 1978).
38. FRIZZELL, R. A., MARKSCHEID-KASPI, L. y SCHULTZ, S. G. "Oxidative metabolism of rabbit ileal mucosa". Am. J. Physiol.: 226, 1142-1148, 1974.
39. FRIZZELL, R. A., NELLANS, H. N., ROSE, R. C., MARKSCHEID-KASPI, L. y SCHULTZ, S. G. "Intracellular Cl^- concentration and influxes across the brush border of rabbit ileum". Am. J. Physiol.: 224, 328-337, 1973.
40. FUHRMAN, F. A. "Inhibition of active sodium transport in the isolated frog skin". Am. J. Physiol.: 171, 266-278, 1952.
41. GEALL, M. G., SPENCER, R. J. y PHILLIPS, S. F. - "Transmural electrical potential difference of the human colon". Gut: 10, 921-923, 1969
42. GILLER, J. y PHILLIPS, S. F. "Electrolyte absorption and secretion in the human colon". Am. J. dig. Dis.: 17, 1003-1011, 1972.
43. GOMEZ, R. "Transferencia de electrolitos y agua en intestino delgado de diversas especies de mamíferos". Tesis doctoral. Universidad de Granada. 1976
44. GOMEZ, R., CAMPOS, M. S. y MURILLO, A. "Movimiento de Na^+ y K^+ en intestino delgado de conejo". Ars Pharmaceutica: XX, 329-338, 1979.

45. GRADY, G. F., DUHAMEL, R. C. y MOORE, E. W. "Active transport of sodium by human colon in vitro". - Gastroenterology: 59, 583-588, 1970.
46. HABERICH, F. J. y HERZER, R. "In vivo measurements of intestinal absorption and secretion in unanesthetized rats and their morphological correlate". - Physiologist: 10, 191, 1967.
47. HAJJAR, J. J. "Ion transport in proximal and distal halves of turtle colon". Comp. Biochem. Physiol.: 40A, 39-44, 1971.
48. HARDY-SMITH, A. y SHIELDS, R. "The effect of raising the concentration of potassium in the blood - or intestinal lumen on the transport of potassium in the dog intestine". Br. J. Surg.: 62, 455-461, - 1975.
49. HAWKER, P. C., MASHITER, K. E. y TURNBERG, L. A. - "Mechanisms of transport of Na^+ , Cl^- and K^+ in the human colon". Gastroenterology: 74, 1241-1247, 1978
50. HENNING, S. J. y HIRD, F. J. R. Biochem. J. : 130-785, 1972. (Tomado de Br. J. Nutr.: 40, 509-519, - 1978).
51. HUBEL, K. A. "Bicarbonate secretion in rat ileum - and its dependence on intraluminal chloride". Am.- J. Physiol: 213, 1409-1413, 1967.
52. HUBEL, K. A. "The ins and outs of bicarbonate in the alimentary tract". Gastroenterology: 54, 647--651, 1968.

53. HUBEL, K. A. "Effect of luminal chloride concentration on bicarbonate secretion in rat ileum". Am. J. Physiol.: 217, 40-45, 1969.
54. HYDEN, S. "A turbidometric method for the determination of higher polyethyleneglycols in biological materials". Lantbr.- Högsk. Ann.: 22, 139-145, 1955
55. KINNEY, V. R. y CODE, C. F. "Canine ileal chloride absorption: effect of carbonic anhydrase inhibitor on transport". Am. J. Physiol: 207, 998-1004, 1964
56. KITAHARA, S., FOX, K. R. y HOGBEN, C. A. "Depression of chloride transport by carbonic anhydrase inhibitors in the absence of carbonic anhydrase". Nature: 214, 836-837, 1967.
57. KURIAKI, K. y MAGEE, D. "On the carbonic anhydrase activity of the alimentary canal and pancreas". Life Sciences: 3 , 1377-1382, 1964.
58. LENG, E. "Absorption of inorganic ions and volatile fatty acids in the rabbit caecum". Br. J. Nutr. 40, 509-519, 1978.
59. LEVITAN, R. "Salt and water absorption from the normal human colon: Effect of 9-alpha-fluorohydrocortisone administration". J. Lab. Clin. Med.: 69, 558-564, 1967.
60. LEVITAN, R. "Colonic absorption of electrolytes and water". Am. J. Clin. Nutr.: 22, 315-317, 1969.

61. LEVITAN, R., FORDTRAN, J. S., BURROWS, B. A. y INGELFINGER, F. J. "Water and salt absorption in the human colon". J. Clin. Invest.: 41, 1754-1759, 1962
62. LEW, V. L. "Short-circuit current and ionic fluxes in the isolated colonic mucosa of *Bufo arenarum*".- J. Physiol., Lond.: 206, 509-528, 1970.
63. LEW, V. L., CARLISKY, N. J. "Evidence for a special type of bicarbonate transport in the isolated colonic mucosa of *Bufo arenatum*". Bioc. Biop. A.:- 135, 793-796, 1967.
64. LOESCHKE, K. y GORDON, H. A. "Water movement across the caecal wall of the gremfree rat." Proc. Soc. - Exp. Biol. Med.: 133, 1217-1222, 1970.
65. MAREN, T. H. "Carbonic anhydrase: chemistry, physiology and inhibition". Physiol. Rev.: 47, 595- - 781, 1967.
66. Mc Bee, R. H. "Metabolic contributions of the caecal flora". Am. J. Clin. Nutr.: 23, 1514-1518, 1970
67. NELLANS, H. N., FRIZZELL, R. A. y SCHULTZ, S. G. - "Effect of acetazolamide on sodium and chloride - transport by in vitro rabbit ileum". Am. J. Physiol.: 228, 1808-1814, 1975.
68. PARKER, D. S. "The measurement of production rates of volatile fatty acids in the caecum of the conse rous rabbit". Br. J. Nutr.: 36, 61-70, 1976.

69. PARSONS, D. S. "The absorption of bicarbonate-saline solutions by the small intestine and colon of the white rat". A. J. exp. Physiol.: 41, 410-420, 1956.
70. PHILLIPS, S. F. "Absorption and secretion by the colon". Gastroenterology: 56, 966-971, 1969.
71. PHILLIPS, S. F. y CODE, C. F. "Sorption of potassium in the small and the large intestine". Am. J. Physiol.: 211, 607-613, 1966.
72. PHILLIPS, S. F. y GILLER, J. "The contribution of the colon to electrolyte and water conservation in man". J. Lab. Clin. Med.: 81, 733-746, 1973.
73. PHILLIPS, S. F. y SCHMALZ, P. F. "Bicarbonate secretion by the rat colon: effect of intraluminal chloride and acetazolamide". Proc. Soc. exp. Biol. Med.: 135, 116-122, 1970.
74. ROBINSON, C. J. y WARD, E. E. "Metabolism and monovalent electrolyte transport in rat colon". J. Physiol., Lond.: 128, 31P, 1966.
75. ROUSSEAU, B. y SLADEN, G. E. "Effect of luminal pH on the absorption of water, Na⁺ and Cl⁻ by rat intestine in vivo". Bioc. Biop. A.: 233, 591-593, 1971.
76. SALAS-COLL, C. A., KERMODE, J. C. y EDMONDS, C. J. "Potassium transport across the distal colon in man". Clin. Sc. Mol.: 51, 287-296, 1976.

77. SCHULTZ, S. G. y CURRAN, P. F. "Intestinal absorption of sodium chloride and water". Handbook of Physiology. American Physiological Society. Washington D. C., 1968. Section 6, vol. III, pág. 1245-1277.
78. SHIELDS, R. "Surgical aspects of the absorption of water and electrolytes by the intestine". Monographs Surgical Sciences: 1, 119-172, 1964.
79. SHIELDS, R. y MILES, J. B.- "Absorption and secretion in the large intestine". Postg. Med. J.: 41, 433-439, 1965.
80. SUMMERS, R. W. y SCHELD, H. P.- "Effects of tonicity and glucose on intestinal sodium and water absorption in the rat". Sc. J. Gastr.: 3, 376-382, 1968.
81. TAYLOR, A. E., WRIGHT, E. M., SCHULTZ, S. G. y CURRAN, P. F.- "Effect of sugars on ion transport in intestine". Physiologist: 10, 321, 1967.
82. TURNBERG, L. A.- "Electrolyte absorption from the colon". Gut: 11, 1049-1054, 1970.
83. UMESADI, Y., YAJIMA, T., YOKOKURA, T. y MUTAI, M. "Effect of organic acid absorption on bicarbonate transport in rat colon". Pflugers. Arch.: 379, 43-47, 1979.

84. USSING, H. H. y ANDERSEN, B.- "The relation between solvent drag and active sodium transport of ions". Proc. 3rd.int. Cong. Biochem., Bruxelles. - 434-441, 1955. (Tomado de J. Physiol., Lond.: 188-177, 1967).
85. WILSON, T. H.- Biochem. J. : 56, 521, 1954. (Tomado de Bioc. Biop. A.: 24, 124-132, 1957).
86. WILSON, T. H. y KAZYAK, L.- "Acid-base changes across the wall of hamster and rat intestine". Bioc. Biop. A.: 24, 124-132, 1957.
87. YANG, M. G., MANOHARAN, K. y MICKELSEN, O.- "Nutritional contribution of volatile fatty acids from the caecum of rats". J. Nutr.: 100, 545-550, 1970.
88. YANG, M. G., MANOHARAN; K. y YOUNG, A. K.- "Influence and degradation of dietary cellulose in caecum of rats. " J. Nutr.: 97, 260-264, 1969.
89. YANG, M. G. y THOMAS, J. W.- "Absorption and secretion of some organic and inorganic constituents and the distribution of these constituents throughout the alimentary tract of young calves". J. Nutr.: 87, 444-458, 1965.
90. YAU, W. M. y MAKHLOUF, G. M.- "Comparison of transport mechanisms in isolated ascending and descending rat colon". Am. J. Physiol: 228, 191-195, 1975





Biblioteca Universitaria de Granada



01066797