



Metabolismo de glúcidos y proteínas en Tilapia roja (*Oreochromis sp.*) tras la ingesta de alimento en salinidades de 0, 10 y 20 ppt.

Osorio Urtecho Katherine*, Lumbi Dalia * Karen Palacios*, Ariel Aguilar*
Marlon Albarenga*, Jaime López*,

*Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua, León, UNAN-León
Escuela de Ciencias Agrarias y veterinarias

**Universidad Nacional Autónoma de Honduras, UNAH

Recibido: 23-10-2017

Aceptado: 11-12-2017

Resumen

El objetivo de esta investigación consistió en determinar la variación de los niveles de glucosa y aminoácidos en sangre y los niveles de glucógeno en tejido (hígado y cerebro) de Tilapia roja (*Oreochromis sp.*) tras la ingesta de alimento en salinidad desde 0(T1),10(T2)y20ppt(T3).

Se establecieron seis tanques experimentales (TE) por cada concentración salina. Los peces fueron anestesiados usando MS -222. Para evaluar glucosa y aminoácidos en plasma se tomó 1mL de sangre de la vena caudal y se tomaron muestras de tejido para evaluar glucógeno desde las 0horas hasta las 20 horas, con un intervalo de 4horas entre muestreo (1TE=4horas).

Los resultados muestran incremento significativo de la glucemia postprandial, en los tres tratamientos, que permanecen constante hasta las 20 horas de finalización del experimento. De manera general, se observa un incremento del nivel de glucosa plasmática en los peces cultivados en T2yT3 con respecto aT1, en tiempos de cero y cuatro horas.

Por otro lado, los niveles de aminoácidos incrementan significativamente hasta las 8 horas en los tres tratamientos, siendo T3 el que presenta mayor incremento significativo con respecto a T1 y T2. Igualmente, en hígado y cerebro los niveles de glucógeno presentan tendencia creciente de las concentraciones a partir de las 4 horas, en los tres tratamientos. Asimismo, se observa la máxima concentración de glucógeno tisular tras las 20 horas postprandial. Por tanto, estos resultados sugieren que los peces cultivados en 20 ppt presentan mayor nivel de estrés que los cultivados en concentraciones menores a 10ppt de salinidad.

Palabras claves: glucosa, aminoácidos, glucógeno, ingesta, estrés.



Introducción

Las tilapias son el segundo grupo de peces más producidos en la actividad acuícola, con una contribución a la producción de aproximadamente el 20% del volumen total de peces (FAO, 2016). En este sentido, Molina y Ramos (2008) señalan que el cultivo de tilapia es una alternativa ventajosa para la producción de proteína sana y barata debido a que presentan una alta adaptabilidad a diferentes condiciones ambientales, fácil reproducción, alta resistencia a enfermedades, alta productividad y rápida aceptación a todo tipo de alimentos, tanto naturales como artificiales (FAO, 2012/2016). Asimismo, las tilapias han venido siendo modificada genéticamente para resistir ambientes adversos, tal es el caso de la tilapia roja que es el producto del cruce de cuatro especies de tilapia (Molina y Ramos, 2008).

Los peces teleósteos, en general, son considerados intolerantes a la glucosa debido a que estos son incapaces de disminuir rápidamente los niveles de glucosa circundantes después de una carga de glucosa o tras la ingesta de alimento con altos niveles de carbohidratos.

(Moon, 2001). En peces, el grado en que utilizan los carbohidratos dependen de la especie y de la capacidad para metabolizarlos (Moon, 2001; Polakof, 2008; Yong -Jun et al., 2017). Tanto en mamíferos como en peces, el hígado es el principal órgano de reserva de glucosa y el encargado de distribuirla al resto de los órganos (Mommssen y Plisetskaya, 1991; Conde - Sieira y Soengas, 2017). En el tejido animal, la glucosa es transportada por el torrente sanguíneo y se difunde a través de las membranas plasmáticas usando los transportadores específicos (glut) o a través de los sglut presentes en los tejidos de los diferentes sistemas de órganos; posteriormente es fosforilada a glucosa -6- fosfato (G6P) por las enzimas hexoquinasa que juegan un papel importante en el control de la homeostasis de glucosa (Panserat et al., 2000). Bajo este contexto, numerosos trabajos han puesto de manifiesto, en peces, la existencia de glucosensores que participan en el desempeño en la homeostasis glucídica del organismo, debido a que responden a los cambios en la concentración de glucosa para favorecer el proceso de glucólisis y síntesis de glucógeno, o su producción mediante la glucogenólisis y la gluconeogénesis (Polakof, 2008; Conde-Sieira, 2012; Conde- Sieira y ira, 2012).



El estrés en acuicultura resulta de las variables físicas, químicas y biológicas, en la calidad del agua y las prácticas gerenciales de rutina en el cultivo tales como densidad de siembra, manipulación, clasificación y transporte (Barton, 2002; Aziza, 2010). Asimismo, el estrés puede incrementar la susceptibilidad a enfermedades (Pickering y Pottinger, 1987) afectando el crecimiento y la reproducción de los peces (Pankhurst y Van der Kraak, 1997). Domínguez et al. (2004) ponen en evidencia el efecto estresante de diferentes parámetros físicos y químicos sobre los niveles de inmunoglobulina M (IgM) en sangre, debido a que variaciones en la temperatura y la salinidad incrementan la concentración de este anticuerpo. Este efecto podría relacionarse con el bajo porcentaje de sobrevivencia y el pobre crecimiento de *O. niloticus* cultivada en aguas con concentraciones salinas mayores de 10 ppt (Abu et al., 2005). Por otro lado, existen evidencias de alteraciones en el metabolismo del glucógeno en tejidos periféricos de *O. niloticus* cuando en el ambiente de cultivo hay presencia de contaminantes químicos como el Cadmio (Lin et al., 2011), denotando un efecto de estrés químico. Asimismo, se ha observado en trucha arcoíris que tras el estrés aumentan los niveles de cortisol en plasma disminuyendo los niveles de glucógeno en las agallas e hígado (Conde-Sieira et al., 2010), con el incremento de la actividad y expresión de Glucógeno Fosforilasa (GP). Otros estudios en *O. niloticus* han mostrado incremento de la actividad y de los niveles de ARNm de GP cuando los peces son transferidos de agua dulce a agua salada. Estos hallazgos reflejan que incrementos en la salinidad provocan estrés y una probable activación del sistema glucosensor (Tseng et al., 2007). Por otro lado, la eficiencia alimentaria es otro factor de importancia a evaluar, debido a que un manejo equivocado en el suministro y calidad del alimento incrementa los niveles de cortisol provocando estrés en *O. niloticus* (Martins et al., 2011). Asimismo, la falta de conocimiento del tiempo de retorno a la línea base de los niveles de metabolitos en plasma repercute en frecuencias erróneas de tiempos de alimentación en los peces. Por consiguiente, tras la ingesta de alimento incrementan los niveles glucémicos en *Onchorynchus mikiss* (Polakof et al., 2008; Yohn-Jun et al., 2017; Polakof et al., 2007a, b).



Seguido , se da la activación del sistema glucosensor cerebral que promueve la expresión de neuropéptidos implicados en la regulación de la ingesta de alimento (Conde-Sieira et al., 2010) y la liberación de hormonas como la leptina que promueve el gasto energético (Aguilar et al., 2010a y b)

Metodología

Animales de estudio

Las Tilapias rojas (*Oreochromis* sp.) de 150 ± 10 g de peso se obtuvieron en la Finca de producción de Tilapia TILAPAC (a 60 Km de la Ciudad de Choluteca , Honduras) y se transportaron en tanques con suministro de oxígeno hasta las instalaciones de la Finca de Don Marlon Alvarenga en la Ciudad de Choluteca , Honduras . Posteriormente , se distribuyeron al azar en tanques experimentales (TE) de plástico de 100 L con un sistema de difusión de aire . Los TE contenían 8 peces /tanque y se aclimataron a razón de 3 ppm/día hasta llegar a las salinidades de 10 y 20 ppt. Asimismo , los TE se mantuvieron libres de residuos orgánicos y se llevaron a cabo controles diarios del pH, que dieron valores entre 6.9 y 7.4, valores de oxígeno disuelto (OD) entre 7.4–8.0 mg/L, la temperatura del agua se mantuvo constante a 27-29 °C. De igual modo, los peces se alimentaron hasta la saciedad , todos los días , usando pienso comercial (Cargill); composición aproximada de: 32 % proteína cruda , 6% carbohidratos , 25% grasa cruda y 15% ceniza). El experimento descrito cumple con las normas de la Unión Europea (2010/63/EU) y del gobierno español (RD 1201/ 2005) para el uso de animales en investigación.

Diseño experimental y toma de muestras

Los peces se colocaron en seis TE por cada concentración salina, n=8. Después de la aclimatación los peces no se alimentaron durante las 48 horas previas al muestreo . Posteriormente , los peces fueron anestesiados usando MS-222. Una vez anestesiados , se procedió a tomar 1 mL de sangre de la vena caudal y se depositó sobre hielo a 4°C para evaluar glucosa y aminoácidos en plasma. A continuación, se extrajeron las muestras de cerebro e hígado y se congelaron a -30 °C para la evaluación de los niveles de glucógeno desde las 0 horas hasta las 20 horas con un intervalo de 4 horas entre muestreo.



Determinaciones analíticas

Cuantificación de los niveles de metabolitos.

Las muestras de sangre se centrifugaron , en una centrifuga FISHER SCIENTIFIC , modelo (accuSpin Micro 17) a 8,000 rpm (Glucosa y Aminoácidos) durante 10 min para precipitar los cuerpos celulares . Posteriormente , las muestras se desproteinizaron con PCA 0.6 N y se neutralizaron con bicarbonato potásico 1M. Se tomó el sobrenadante y se centrifugo a 13,000 rpm durante 4 min para la precipitación de las proteínas y posteriormente se tomó el sobrenadante para su análisis (Glucosa y Aminoácidos). La glucosa en plasma se determinó enzimáticamente utilizando un kit comercial (Spinreact) adaptado al formato de microplacas . Para desarrollar la curva estándar se usó D-Glucosa. Previo a las lecturas de absorbancia, la microplaca se agito por 5 min y se colocó en la estufa por 10 min a temperatura de 37°C y se introdujo en el lector de microplacas para obtener la lectura de absorbancia a 515 nm. Los niveles de aminoácidos libres en plasma se determinaron usando el método colorimétrico de la Ninhidrina propuesto por Moore (1968). Para desarrollar la curva estándar se usó L-Alanina. Previo a las lecturas de absorbancia , la microplaca se agito por 5 minutos y se procedió a colocarla en la estufa por 30 min a temperatura de 75°C. Seguido se introdujo en el lector de microplaca para obtener la lectura de absorbancia a 570 nm.

Las muestras de tejido congelados fueron usadas para evaluar los niveles de glucógeno tisular. Las alícuotas de tejido se homogenizaron con 7.5 mL de PCA al 6% por gramo de tejido. Tras la sonicación se añadió 7.5 mL/g tejido de bicarbonato potásico 1M. El homogenado se centrifugó durante 4 min a 13,000 rpm. Se usó el sobrenadante para cuantificar los niveles de glucógeno según el método de Keppler y Decker (1974). La glucosa obtenida tras la ruptura del glucógeno (niveles de glucosa libre) se determinó del mismo modo que la glucosa en plasma.





Análisis estadísticos

Para todos los experimentos la comparación entre los grupos se realizó usando Sigma Stat (SPSS Inc., Chicago, IL). Los datos se muestran como media \pm E.E.M. de cada grupo y las diferencias entre ellos se evaluaron mediante un ANOVA de una vía. El efecto de los tratamientos utilizados en el experimento, se evaluó mediante un ANOVA de dos vías con las variables tratamiento y tiempo como factores principales. Tras los análisis de varianza se realizó el test de comparaciones múltiples de Student Newman Keuls. En todos los casos el nivel de significación se estableció con un valor de $P < 0.05$. Previo a estas pruebas estadísticas, se analizaron los datos mediante una prueba de normalidad (Shapiro-Wilks) y de homogeneidad de varianzas (prueba C de Cochran).

Resultados y discusión

Tilapia es un pez de hábito alimenticio omnívoro y se diferencia de un pez carnívoro como *Lutjanus guttatus* por poseer un tracto digestivo largo que garantiza mayor captura de nutrientes (Pineda et al., 2012; Donovan et al., 2006). El intestino anterior está estrechamente vinculado con los ciegos pilóricos y a nivel histológico en esta parte, el epitelio de revestimiento es de tipo columnar y en la parte posterior se da el predominio de células productora de moco (Smith, 1989). La función principal de esta parte del intestino es transportar y continuar con la digestión del material alimenticio que ha iniciado a ser degradado a componentes más simples en el estómago, así como la de secretar enzimas digestivas a través de su pared y glándulas accesorias y absorber los productos finales hacia los vasos sanguíneos y linfáticos que se encuentran en su pared como parte del proceso de digestión (Ross y Pawlina, 2007). Tras el proceso de digestión del alimento, el intestino anterior inicia el proceso de absorción de nutrientes mediante la activación de diferentes tipos de células que participan en la osmoregulación y transporte de iones (Muñoz, 2011; Guzmán et al., 2013; Lucero, 2016; Yong-Jun et al., 2017).





Glucosa plasmática

A fin de corroborar evidencias obtenidas por otros investigadores sobre la tolerancia a concentraciones salinas de *Oreochromis sp* (Abu et al., 2005) se testó con peces cultivados en salinidades de 0, 10 y 20 ppm. De manera general, nuestros resultados muestran que a las 4 horas postprandial hay un incremento significativo de la concentración de glucosa plasmática en *Oreochromis sp*. (Figura 1), de manera similar a lo reportado por otros investigadores (Yong-Jun et al., 2017). Sin embargo, nuestros resultados muestran mayor concentración de glucosa postprandial, no coincidiendo con el tiempo reportado por Yong-Jun (2017). Otros autores reportan, que tras la ingesta de alimento, los niveles de glucosa plasmática pueden permanecer hasta más de seis horas por encima del valor observado en el grupo control (Moon, 2001; Castillo y Domínguez, 2018; López et al., 2018), lo cual coincide con nuestros resultados. Existen evidencias de que el intestino delgado de los peces presenta potencial glucolítico similar a lo reportado en mamíferos (Polakof et al., 2010) y que la captura de glucosa a través del intestino es mucho mayor que en otros tejidos, exceptuando el cerebro (Blasco et al., 2001). Por consiguiente, la hiperglucemia observada a nivel plasmático, tras las cuatro horas de haber ingerido alimento, puede estar siendo mediada por el rápido incremento de los niveles de expresión del cotransportador sodio /glucosa (sglt) presente en el borde membranal de los enterocitos, seguido de la difusión facilitada de glucosa por el transportador de glucosa 2 (glut2) a través de la membrana basolateral (Drai et al., 1990) mecanismo que provoca el incremento de la captura y paso de glucosa del intestino al torrente sanguíneo (Blasco et al., 2001).

Asimismo, se observó mayor concentración de glucosa plasmática en los peces cultivados en salinidad de 20 ppt, lo que permite sugerir que a esa concentración salina, los peces mantienen un nivel de estrés mayor que los cultivados a salinidades de 0 y 10 ppt, coincidiendo con lo reportado por Abu et al., 2005. Por consiguiente, en las tres concentraciones salinas hay un claro efecto del incremento de la glucosa plasmática en el tiempo y se describe claramente una linealidad hasta las 20 horas.

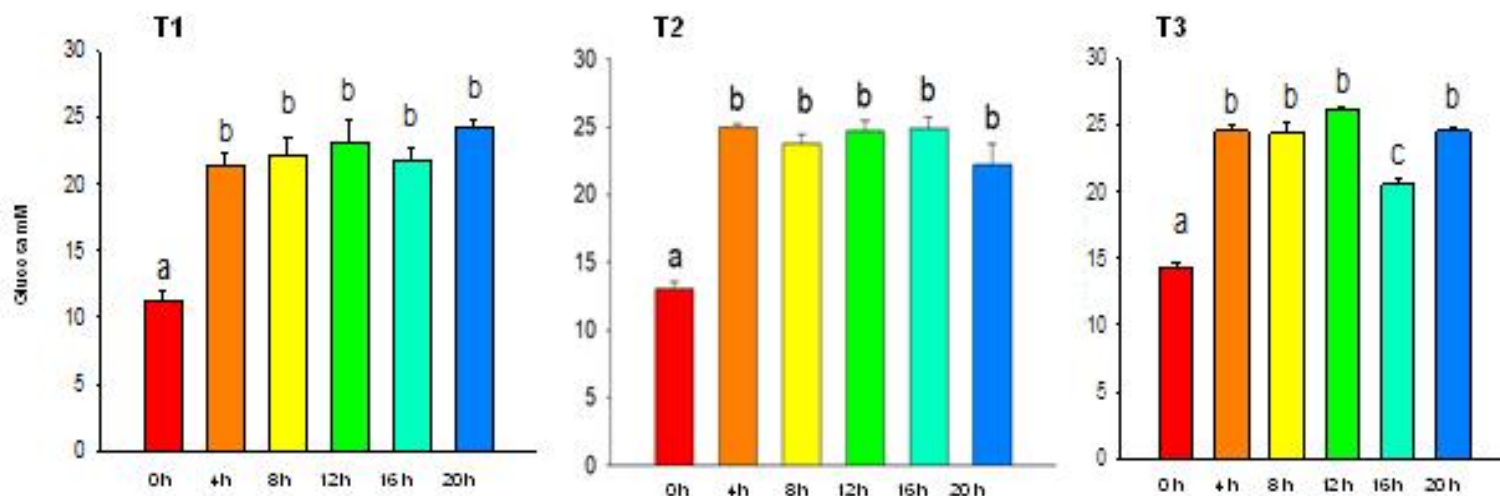


Figura 1. Niveles de glucosa (mM) en sangre, tras la ingesta de alimento en tilapias roja *Oreochromis sp.* T1: 0ppt, T2: 10ppt, T3: 20ppt. Cada valor se corresponde a la media \pm EEM, N= 8. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre grupos.

Aminoácidos plasmáticos

Estudios relacionados con la nutrición de peces han realizado pruebas de crecimiento o de digestibilidad (Halver y Hardy, 2002) para mejorar los rendimientos productivos en las piscifactorias. El crecimiento de los organismos acuáticos en cautiverio está influenciado por las raciones alimenticias que deben satisfacer el requerimiento nutricional de la especie de cultivo (García y Sanz, 2009; Castillo y Domínguez, 2018). La Tilapia es un organismo omnívoro, pero para su crecimiento requiere de alimento con alto contenido proteico (FAO, 2016) que al desdoblarse en el sistema digestivo produce aminoácidos libres que son absorbidos por el intestino a través de los diversos transportadores.

Estudios recientes en trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*) (Karlsson et al., 2006) y *Litopenaeus Vanamei* (Rizo et al., 2017) muestran incremento significativo de los niveles de aminoácidos en plasma tras 3 y 4 horas y se mantienen hasta las 20 y 9 horas postprandial, respectivamente; no coincidiendo con el tiempo observado en nuestro experimento donde la concentración de aminoácidos en plasma incrementa a las 8 horas y se mantiene en esos niveles entre las 12-16 horas postprandial, en las tres concentraciones salinas (0, 10 y 20 ppt) (Figura 2). Es más, se observó incremento significativo de la concentración de aminoácidos en los peces a 20 ppt con respecto a 10 ppt y 0 ppt de salinidad, a las 8 horas postprandial; en los peces cultivados a 20 ppt de





salinidad (Abu et al., 2005).

Bajo este contexto, el incremento temprano de los niveles de aminoácidos observados en trucha arcoíris puede atribuirse a la presencia de varios transportadores de aminoácidos en el intestino (Wu et al., 2016). No obstante, no existen estudios que muestren la cantidad de transportadores de aminoácidos en intestino de *Oreochromis sp.* que nos permita discutir con mayor profundidad nuestros resultados. Por consiguiente es recomendable continuar investigando sobre este tema.

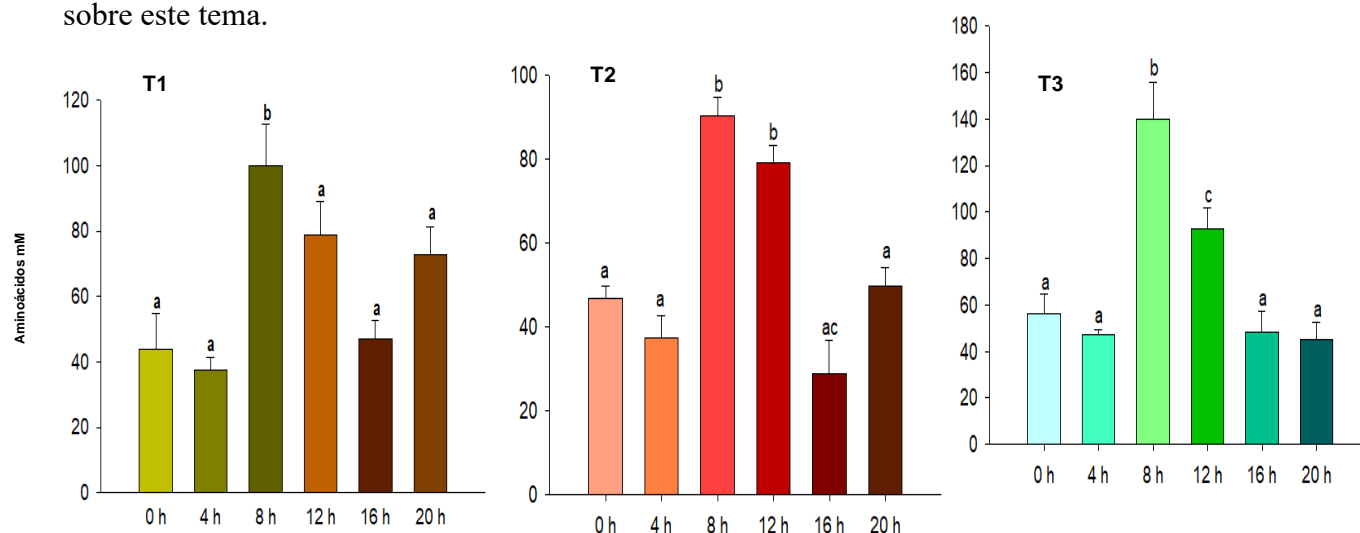


Figura 2. Niveles de aminoácidos en sangre, tras la ingesta de alimento en tilapias roja *Oreochromis sp.* T1: 0ppt, T2: 10ppt, T3: 20ppt. Cada valor se corresponde a la media \pm EEM, N =8. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre grupos.

Glucógeno en hígado y cerebro

Los resultados observados a nivel sanguíneo permiten sugerir la activación del mecanismo glucosensor mediante el incremento de la actividad de glucoquinasa (GK) (Polakof et al., 2008c). Por consiguiente, considerando los efectos de hiperglucemia, es de esperarse la estimulación de la captación de glucosa y de la glucogenogénesis en hígado y cerebro debido al probable incremento de la actividad de glucógeno sintetasa (Conde et al., 2010; Aguilar et al., 2010a; Poci et al., 2005; Prodi y Obici, 2006; Polakof et al., 2010) en tilapia.





Bajo ese contexto, estos resultados muestran un comportamiento creciente de la concentración de glucógeno hepático tras 4 horas de la ingesta de alimento (Figura 3). A concentraciones de 0 y 10 ppt los niveles de glucógeno permanecen hasta las 20 horas, mientras que a concentración salina de 20 ppt a las 12 horas inicia una tendencia decreciente; similar comportamiento presento el tejido cerebral con la diferencia que en las tres concentraciones salinas a las 12 horas postprandial se alcanzó el máximo nivel de concentración de glucógeno.

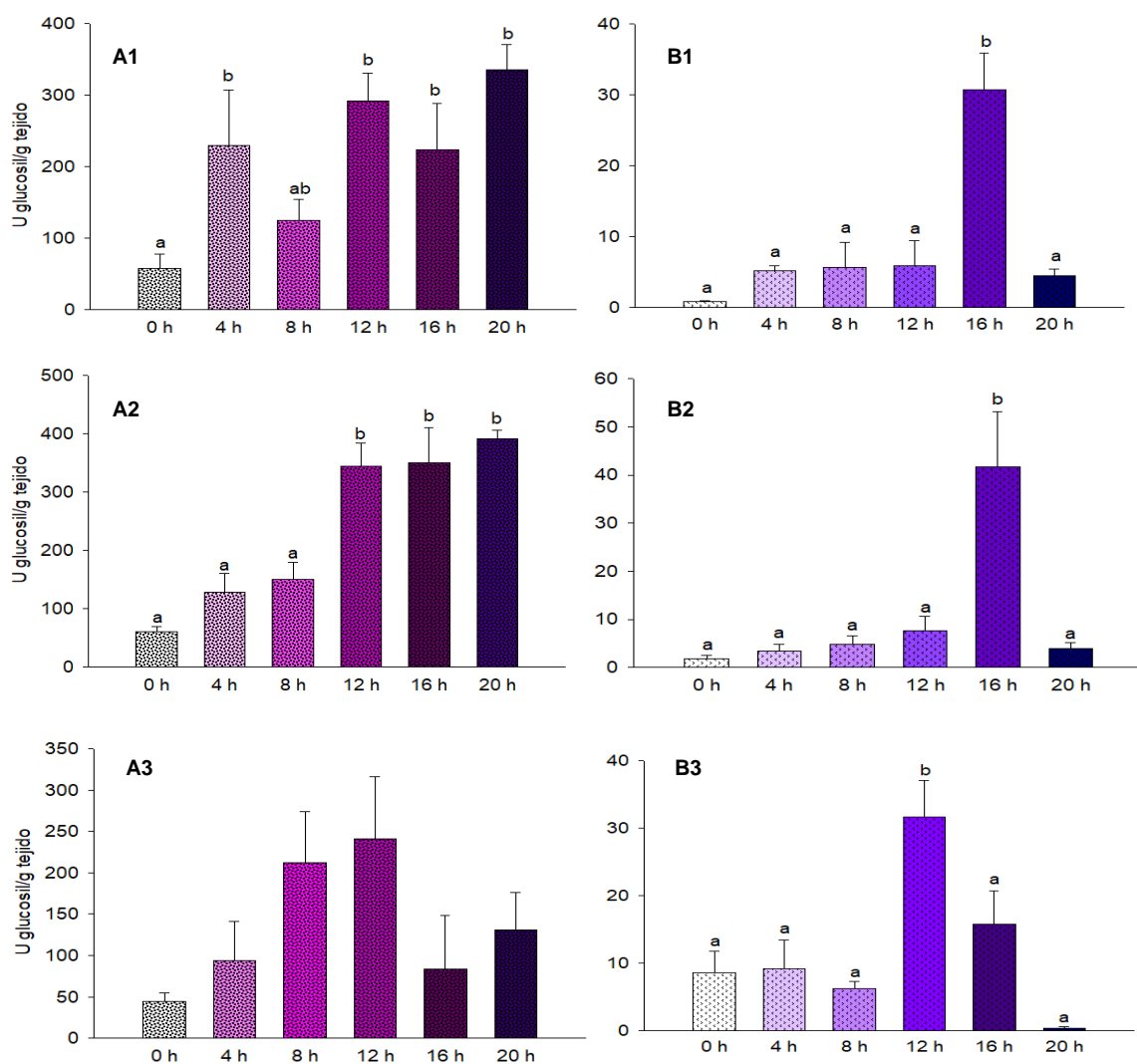


Figura 3. Niveles de glucógeno en tejido, tras la ingesta de alimento en tilapias roja *Oreochromis sp.* A1: Glucógeno hepático a salinidad 0ppt, B1: Glucógeno cerebral a salinidad 0ppt; A2: Glucógeno hepático a salinidad 10ppt, B2: Glucógeno cerebral a salinidad 10ppt; A3: Glucógeno hepático a salinidad 20ppt, B3: Glucógeno cerebral a salinidad 20ppt. Cada valor se corresponde a la media \pm EEM, N=8. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre grupos.





Conclusiones

Existen diferencias significativas de la concentración de glucosa y aminoácidos en sangre de *Oreochromis* sp cultivada a 20 ppt con respecto a 0 y 10 ppt de salinidad. Por otro lado, el nivel de glucógeno hepático en 20 ppt es inferior al observado en 0 y 10 ppt de salinidad. Por consiguiente, estos resultados sugieren que *Oreochromis* sp puede ser cultivada en 0 ppt y 10 ppt de salinidad debido a que no se observan diferencias fisiológicas en los parámetros evaluados. No obstante, a 20 ppt de salinidad la diferencia de la concentración de glucosa, aminoácidos y glucógeno observada en sangre, cerebro e hígado sugieren que los peces presentan condiciones de estrés, lo cual no es conveniente para la producción piscícola.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abu, H., Mostofa, K., y Graham, C. (2005). Salinity tolerance in superior genotypes of tilapia, *Oreochromis niloticus*, *Oreochromis mossambicus* and their hybrids. *Aquaculture*, 247, 189-201.
- Aguilar, A., Conde-Sieira, M., Polakof, S., Míguez, J., y Soengas, J. (2010a). Central leptin treatment modulates brain glucosensing function and peripheral energy metabolism of rainbow trout. *Peptides*, 31, 1044-54.
- Aguilar, A., Conde-Sieira, M., Polakof, S., Míguez, J. y Soengas, J. (2010b). Central leptin treatment modulates brain glucosensing function and peripheral energy metabolism of rainbow trout. *Peptides*, 31, 1044-1054.
- Aguilar, A., Conde-Sieira, M., López-Patiño, M., Míguez, J., y Soengas, J. (2011). In vitro leptin treatment of rainbow trout hypothalamus and hindbrain affects glucosensing and gene expression of neuropeptides involved in food intake regulation. *Peptides*. 32, 232-240.
- Aziza, T., y Khaldi, E. (2010). Effect of different stress factors on some physiological parameters of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Elsevier*, 17 (3), 241-246.
- Azpelata, N. (2013). Melatonina en la regulación de las respuestas al estrés en teleósteos :efectos comportamentales y acciones en el eje hipotálamo-hipófisis-interrenal. (Tesis doctoral). Facultad de Ciencias Biológicas Universidad Complutense de Madrid. Madrid, España.
- Barton, B. (2002). Stress in Fishes: A Diversity of Responses with Particular Reference to Changes in Circulating Corticosteroids. *Integ. and Comp. Biol*, 42, 517-525.
- Blasco, J., Marimón, I., Viaplana, I., y Fernández, J. (2001). Fate of plasma glucose in tissues of brown trout in vivo: effects of fasting and glucose loading. *Fish Physiol. Biochem*, 24, 247-258.
- Castillo, Y., y Domínguez, G. (2018). Efectos del estrés sobre el metabolismo energético de glucosa en sangre e hígado y músculo de tilapias (*Oreochromis niloticus*), Finca Quinta Yolanda, agosto-diciembre, 2016. (Tesis de licenciatura). Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua UNAN-León, León, Nicaragua.



- Conde-Sieira, M., Aguilar, A., López-Patiño, M., Míguez, J., y Soengas, J. (2010). Stress alters food intake and glucosensing response in hypothalamus, hindbrain, liver, and Brockmann bodies of rainbow trout. *Physiol. Behav.*, 101, 483–493. doi:10.1016/j.physbeh.2010.07.016
- Conde-Sieira, M. (2012). Efectos del estrés sobre la ingesta de alimento y su regulación por mecanismos neuroendocrinos y metabólicos en peces teleósteos. (Tesis doctoral). Universidad de Vigo, Vigo, España.
- Conde-Sieira, M., y Soengas, J. (2017). Nutrient Sensing Systems in Fish: Impact on Food Intake Regulation and Energy Homeostasis. *Front. Neurosci.*, 10, 603. doi: 10.3389/fnins.2016.00603
- Dominguez, M., Takemura, A., Tsuchiya, M., y Nakamura, S. (2004). Impact of different environmental factors on the circulating immunoglobulin levels in the Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*. *Aquaculture*. 241, 491-500.
- Donovan, P., y Horn, M. (2006). Gut length and mass in herbivorous and carnivorous prickleback fishes (Teleostei: border membrane vesicles from sea bass intestinal epithelium. *Biochim. Biophys.*, 1022: 251-259 Stichaeidae): ontogenetic, dietary, and phylogenetic effects. *Marine Biology*, 148, 1123-1134.
- Drai, P., Albertini-Berhaut, J., Lafaurie, M., Sudaka, P., y Giudicelli, J. (1990). Simultaneous preparation of basolateral and brush-border membrane vesicles from sea bass intestinal epithelium. *Biochim. Biophys.*, 1022: 251-259.
- Pocai, A., Morgan, K., Buettner, C., Gutierrez-Juarez, R., Obici, S. y Rossetti, L. (2005). Central leptin acutely reverses diet-induced hepatic insulin resistance. *Diabetes*, 54, 3182–3189.
- Polakof, S., Arjona, F., Sangiao, S., Martín del Río, M., Mancera, J., y Soengas, J. (2006). Food deprivation alters osmoregulatory and metabolic responses to salinity acclimation in gilthead sea bream *Sparus auratus*. *J Comp Physiol B*, 176 (5), 441-52.
- Polakof, S., Ceinos, R., Fernández-Durán, B., Míguez, J., y Soengas, J. (2007a). Daily changes in parameters of energy metabolism in brain of rainbow trout: dependence on feeding. *Comp. Biochem. Physiol. A*, 146, 265-273.
- Polakof, S., Míguez, J.M., Moon, T.W. y Soengas, J.L. (2007b). Evidence for the presence of a glucosensor in hypothalamus, hindbrain, and Brockmann bodies of rainbow trout. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol*, 292, R1657–R1666.
- Polakof, S., Míguez, J., Soengas, J. (2008). Dietary carbohydrates induce changes in glucosensing capacity and food intake in rainbow trout. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol*, 295, R478–89.
- Polakof, S., Alvarez, R., y Soengas, J. (2010). Gut glucose metabolism in rainbow trout: implications in glucose homeostasis and glucosensing capacity. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol*, 299, 19–32. doi:10.1152/ajpregu.00005.2010.
- Prodi, E., y Obici, S. (2006). Minireview: The Brain as a Molecular Target for diabetic therapy. *Endocrinology*, 147, 2664–2669.
- Rizo, C., Tercero, L., y Velásquez, J. (2017). Relación de las fluctuaciones de los niveles de aminoácidos tras la ingesta de alimento en glándula digestiva (hepatopáncreas), hemolinfa y músculo de camarones *Litopenaeus vannamei*. (Tesis de pregrado). Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua UNAN-León, León, Nicaragua.
- Ross, M., y Pawlina, W. (2007). *Histología. Texto y Atlas Color con Biología Celular y Molecular 5TA Edición*. Recuperado de: https://books.google.com.ni/books?id=NxYmLRZQi2oC&printsec=frontcover&source=gbs_ge_summary_r&cad=0#v=onepage&q&f=false



- Smith, G., y Stearley, R. (1989) The classification and scientific names of rainbow and cutthroat trouts. *Fisheries*, 14, 4-10.
- Soengas, J., y Aldegunde, M. (2002). Energy metabolism of fish brain. *Comp. Biochem. Physiol. B*, 131: 271-296.
- Tseng, Y., Huang, C., Chang, J., Teng, W., Baba, O., Fann, M., y Hwang, P. (2007). Glycogen phosphorylase in glycogen-rich cells is involved in the energy supply for ion regulation in fish gill epithelia. *Am. J. Physiol*, 293, R482–R491.
- Wu, S., Chen, C., Lee, Y., Leu, H., y Lin, N. (2006). Cortisol and copper induce metallothionein expression in three tissues of tilapia (*Oreochromis mossambicus*) in organ culture. *Zool. Stud.* 45, 363–370.
- Wu, P., Li, Y., Cheng, J., Chen, L., Zeng, M., Wu, Y., Wang, J., Zhang, J., y Chu, W. (2016). Transcriptome Analysis and Postprandial Expression of Amino Acid Transporter Genes in the Fast Muscles and Gut of Chinese Perch (*Siniperca chuatsi*). *PLoS ONE*, 11(7), e0159-533. doi:10.1371/journal.pone.0159533
- Yong-Jun, Ch., Ti-Yin, Z., Hai-Yan, Ch., Shi-Mei, L., Li, L. y De-Shou, W. (2017). Simultaneous stimulation of glycolysis and gluconeogenesis by feeding in the anterior intestine of the omnivorous GIFT tilapia, *Oreochromis niloticus*. *Biologist open*, 6, 818-824.

