



UNIVERSIDADE FEDERAL  
DA GRANDE DOURADOS



ENGENHARIA  
DE AQUICULTURA

# Revisão de conteúdo: Lipídios e seu metabolismo

Prof. Dacley H. Neu

## Introdução

Lipídios, incluindo gorduras, óleos e ceras, são uma família de compostos químicos com certas características químicas e físicas comuns. Todas fazem parte de um grupo de substâncias (lipídios) heterogêneas, solúveis em solventes apolares (éter, clorofórmio, acetona, hexano, etc.) com pequena ou nenhuma solubilidade em água.

Os lipídios como fonte de energia para peixes e camarões são compostos principalmente por produtos em formas de óleos e gorduras. Ambos servem para fazer ração para os organismos aquáticos. O que mudará é o perfil de ácidos graxos que estará sendo disponibilizado na ração para os animais. Isso porque os óleos e as gorduras possuem diferenças na composição de ácidos graxos, que podem ser saturados e insaturados.

Quando fornecemos alguma fonte de lipídios aos organismos aquáticos, os mesmos, pelos processos de digestão, absorção e transporte de lipídios irão suprir o animal com os ácidos graxos que serão usados como fonte de energia, como elementos estruturais da parede celular ou como precursores outros produtos que têm papel de hormônios ao nível celular.

Esses três processos (digestão, absorção e transporte) são similares aos processos observados em mamíferos, com algumas diferenças em função da complexidade do trato digestivo e das diferenças anatômicas dos pescados quando comparadas às várias espécies. Esta variabilidade ocorre em função do hábito alimentar dos animais (peixes onívoros, herbívoros ou carnívoros), que determina, entre outros aspectos, o comprimento do trato digestivo e a produção enzimática de cada espécie, e, conseqüentemente o aproveitamento da ração com a fonte e o nível de lipídio associado (Figura 1).

**É bom entender:** Neste capítulo falaremos muito sobre o ciclo dos ácidos

tricarboxílicos, isso é o mesmo que o ciclo do ácido cítrico e o ciclo de Krebs;

Triglicerídeo é o mesmo que triacilglicerol;

Monoglicerídeo é o mesmo que monoacilglicerol;

Diglicerídeo é o mesmo que diacilglicerol;

Ácidos graxos PUFA são poli-insaturados, com duas ou mais duplas ligações;

Ácidos graxos HUFA são altamente insaturados, com pelo menos 20 carbonos e com 3 ou mais duplas ligações.

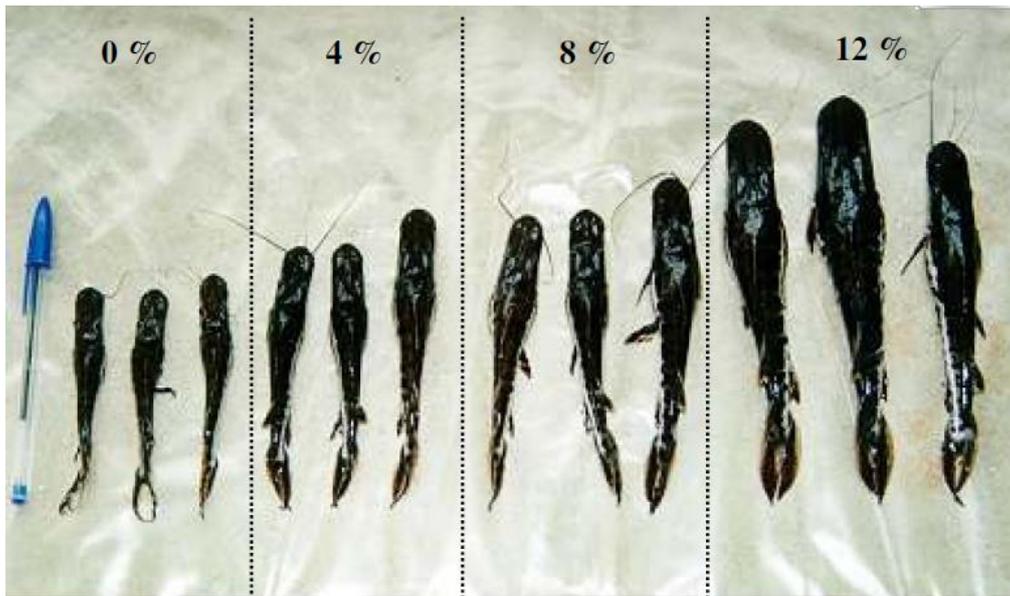


Figura 1. Diferença no crescimento de pintado (*Pseudoplatystoma corruscans*) alimentados com rações contendo diferentes níveis de lipídios. Fonte: Leandro Portz (2011)

## Importância dos lipídios

- a) Lipídios são a principal fonte de energia metabólica para o organismo;
- b) Servem para a manutenção da estrutura, permeabilidade e estabilidade das membranas celulares (bicamada lipídica - Figura 2);
- c) Fontes de ácidos graxos essenciais (LA - ácido linoleico e LNA – ácido linolênico);
- d) Transportadores para outros nutrientes (Exemplo: vitaminas lipossolúveis);
- e) Precursores de hormônios e outras moléculas bioativas (eicosanoides e docosanoides);
- f) Secreção da bile;
- g) Síntese de prostaglandinas.

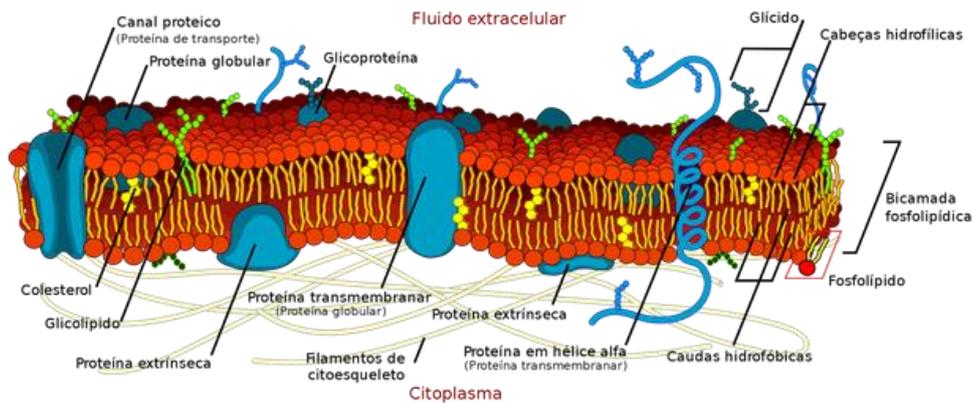


Figura 2. Bicamada lipídica da membrana celular. Fonte: Google imagens.

## Tipos de lipídios

A maior parte dos lipídios encontrados nos alimentos está na forma de triglicerídeos, também chamados de lipídios de reserva.

Os triglicerídeos são a esterificação de 1 glicerol e 3 ácidos graxos (figura 3). O triacilglicerol (triglicerídeo) ficam armazenados nos adipócitos (células de gordura).

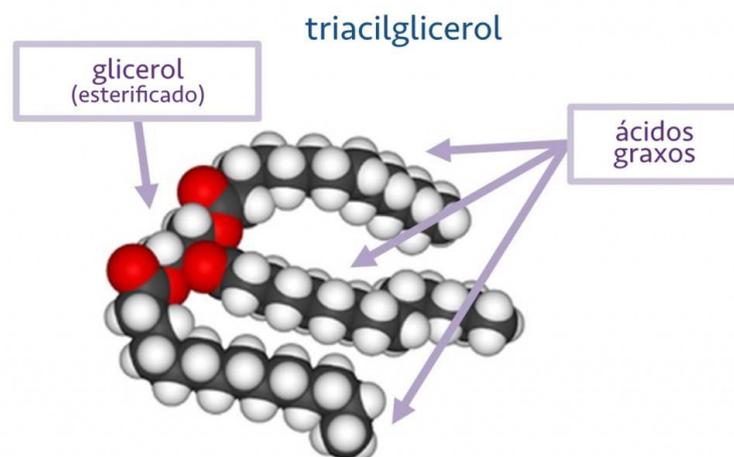


Figura 3. Molécula de triglicerídeo. Fonte: Google imagens

São encontrados ainda moléculas de lipídeos em forma de monoacilglicerol e diacilglicerol. A diferença para o triglicerídeo é que ao invés de três ácidos graxos, há apenas 1 ácido graxo na estrutura do monoacilglicerol e dois ácidos graxos na estrutura dos diacilglicerol. Outro composto de grande importância na nutrição de organismos aquáticos, principalmente camarão são os fosfolipídeos (figura 5), que neste caso apresentam uma

molécula de fósforo na cadeia. Um exemplo de fosfolípídeo é a lecitina de soja que possui papel na função estrutural dos tecidos nervosos.

Os fosfolípídios contribuem para a manutenção e integridade estrutural e funcional das membranas celulares, pois a bicamada lipídica é composta por fosfolípídios com espessura de 6 a 10 nm, contendo proteínas que atravessam os dois lado da bicamada (Nutriaqua, 2012) (Figura 2).

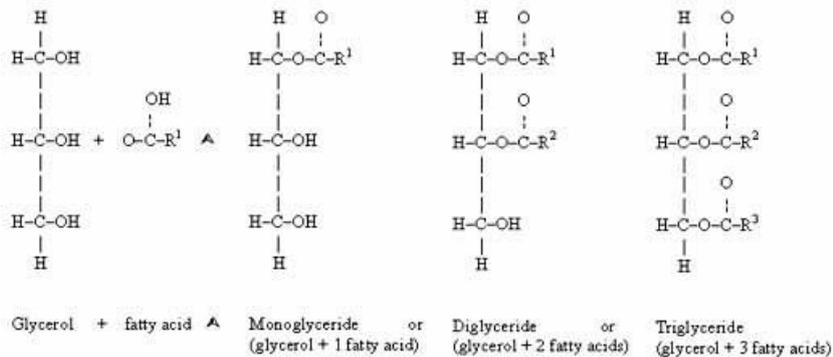


Figura 4. Estrutura do glicerol e um ácido graxo, monoacilglicerol, diacilglicerol e triglicerídeo.

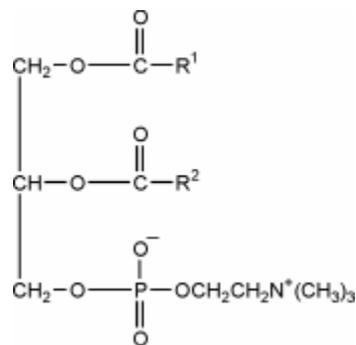
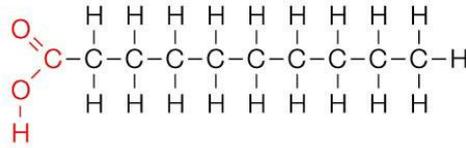


Figura 5. Estrutura da lecitina de soja. Um fosfolípídeo.

Os lipídios podem ser encontrados na forma líquida ou sólida, essa situação ocorrerá dependendo do grau de saturação e do comprimento da cadeia lipídica (Figura 6).

- Ácidos graxos saturados apresentam apenas ligações simples em sua cadeia;
- Ácidos graxos insaturados apresentam uma ou mais duplas ligações.

### Saturated



### Unsaturated

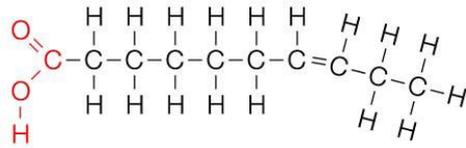


Figura 6. Cadeias saturadas e insaturadas

Quanto mais insaturações houver em uma cadeia (maior número de ligações duplas), maior a probabilidade do ácido graxo ser líquido em temperatura ambiente. Isso ocorre porque quanto mais insaturações, o ponto de fusão é reduzido e a gordura acaba se tornando mole.

Isso também serve para o tamanho da cadeia, ou seja, quanto maior seu tamanho (mais números de carbono na cadeia principal), maior a probabilidade dela ser líquida em temperatura ambiente.

Quando falamos em lipídios líquidos em temperatura ambiente, estamos nos referindo aos óleos.

Gorduras mais duras apresentam ponto de fusão mais elevado, isso é visível em ácidos graxos saturados de cadeia longa (sebo de boi).

Na tabela abaixo (Tabela 1), é possível verificar alguns pontos de fusão de diferentes ácidos graxos.

Tabela 1. Ácidos graxos encontrados nos lipídios e seus respectivos pontos de fusão

Ácidos graxos	Fórmula	Ponto de fusão (°C)
<b>Saturados</b>		
Butírico	C <sub>4</sub> H <sub>8</sub> O <sub>2</sub>	Líquido
Hexanoico	C <sub>6</sub> H <sub>12</sub> O <sub>2</sub>	Líquido
Octanoico	C <sub>8</sub> H <sub>16</sub> O <sub>2</sub>	16
Decanoico	C <sub>10</sub> H <sub>20</sub> O <sub>2</sub>	31
Láurico	C <sub>12</sub> H <sub>24</sub> O <sub>2</sub>	44
Mirístico	C <sub>14</sub> H <sub>28</sub> O <sub>2</sub>	54
Palmítico	C <sub>16</sub> H <sub>32</sub> O <sub>2</sub>	63
Esteárico	C <sub>18</sub> H <sub>36</sub> O <sub>2</sub>	70
Aráquico	C <sub>20</sub> H <sub>40</sub> O <sub>2</sub>	75
Lignocérico	C <sub>24</sub> H <sub>48</sub> O <sub>2</sub>	84
<b>Insaturados</b>		
Palmitoleico (ω-7)	C <sub>16</sub> H <sub>30</sub> O <sub>2</sub>	Líquido
Oleico (ω-9)	C <sub>18</sub> H <sub>34</sub> O <sub>2</sub>	Líquido
Linoleico (ω-6)	C <sub>18</sub> H <sub>32</sub> O <sub>2</sub>	Líquido
Linolênico (ω-3)	C <sub>18</sub> H <sub>30</sub> O <sub>2</sub>	Líquido
Araquidônico (ω-6)	C <sub>20</sub> H <sub>32</sub> O <sub>2</sub>	Líquido
Clupanodônico (ω-9)	C <sub>20</sub> H <sub>34</sub> O <sub>2</sub>	Líquido
Eicosapentaenoico – EPA (ω-3)	C <sub>20</sub> H <sub>30</sub> O <sub>2</sub>	Líquido
Docosahexaenoico – DHA (ω-3)	C <sub>22</sub> H <sub>32</sub> O <sub>2</sub>	Líquido

## Ômega-3 de seres marinhos é diferente do ômega-3 de seres continentais?

A cadeia alimentar nos ecossistemas segue padrões distintos com relação às famílias ω-3 e ω-6 no oceano e no continente. Isto induziu à evolução de animais cujas necessidades nutricionais são condizentes com o seu respectivo ambiente. No mar, o principal produtor primário do ecossistema é o fitoplâncton, cujas microalgas produzem ácidos graxos especiais da família ω-3 com cadeia longa (20-22 carbonos) e alta insaturação (5 a 6 duplas ligações). Em contraste, no continente, o produtor primário básico são as plantas terrestres, que contém apenas ácidos graxos polinsaturados de cadeia curta (18 carbonos) e média insaturação (2 a 3 duplas ligações). Tais ácidos graxos continentais são constituídos na sua maior parte pela

família  $\omega$ -6 (exemplo: soja), mas também com presença da família  $\omega$ -3 (exemplo: linhaça) (Tsukamoto e Takahashi, s.d.).

Os ácidos graxos típicos marinhos –  $\omega$ -3 de cadeia longa e alta insaturação são abreviados internacionalmente como n-3 HUFA (*Highly Unsaturated Fatty Acids*, ácidos graxos altamente insaturados) ou n-3 PUFA (*Poly Unsaturated Fatty Acids*, ácidos graxos poli-insaturados) (Tsukamoto e Takahashi, s.d.). São constituídos por alguns representantes, dos quais, dois são considerados principais, e cujas siglas são usadas na forma em inglês, mesmo no Brasil:

- EPA = Ácido Eicosapentaenóico, termo que indica molécula com 20 carbonos e 5 duplas ligações.
- DHA = Ácido Docosahexaenóico, termo que indica molécula com 22 carbonos e 6 duplas ligações.

## Perfil de ácidos graxos

O perfil de ácidos graxos dos organismos aquáticos varia muito conforme o alimento que o animal consome. Alguns alimentos podem ter efeito funcional ou nutracêutico e elevar o conteúdo de ômega-3 na composição do pescado. Vários trabalhos sugerem essa possibilidade alguns dias antes do abate do animal, para que em sua composição os índices dos ácidos graxos se elevem.

Por outro lado, dependendo do produto a ser fornecido na dieta, a composição dos ácidos graxos incorporado pode não ser a preferível e ter efeito contrário, ou seja, ácidos graxos de menor interesse, em maior acúmulo.

Na tabela 2 é possível verificar a composição (porcentagem em relação aos principais ácidos graxos) de ácidos graxos de algumas espécies de peixes e as diferenças nos animais marinhos e de água doce, inclusive camarão, sem levar em consideração a alimentação fornecida.

Tabela 2. Perfil de ácidos graxos de algumas espécies de peixes.

Perfil corporal de ácidos graxos (%)									
Espécie	14:0	16:0	16:1	18:1	18:2	18:3	20:4	20:5	22:6
Tambaqui	0,70	14,60	1,20	28,60	26,10	9,10	1,80	0,50	1,60
Curimba	3,30	32,00	14,60	22,90	3,70	5,60	Tr	Tr	Tr
Sardinha	8,10	19,20	6,90	12,00	Tr	Tr	Tr	13,60	9,90
Raia	1,20	14,60	2,30	15,60	Tr	Tr	Tr	5,80	35,60
<i>Litopenaeus</i> <i>Vannamei</i> (criado em água doce)*	Nd	20,80	1,76	16,80	16,58	0,48	4,83	Nd	14,93
<i>Farfantapeneus</i> <i>Schimitti</i> (criado em água salobra)*	nd	22,39	3,40	15,21	7,21	0,00	9,91	Nd	18,44

Nd = Não determinado. Tr = traço (quantidade muito baixa, praticamente insignificante).  
\*retirado do artigo de Moura et al., (2013).

Higuchi et al., (2013), testou diversos tipos de óleos na ração de alevinos de tilápia do Nilo e verificou que a composição dos animais modifica ao longo do período de criação (Tabela 3.) Nesses dados, os valores fornecidos são em mg de ácidos graxos por grama de lipídios totais (mg AG/g LT).

Portanto, esse é um caminho interessante para ser trabalhado do ponto de vista de agregação de valor ao produto final, que ainda não é muito explorado na aquicultura, cabendo a vocês, disseminarem essas informações e incorporarem esse sistema. Pensando em pequenos produtores, isso têm maior importância ainda, pois é possível fazer essa incorporação na própria unidade produtora, não dependendo de fábricas. Apenas dando banho de óleo na ração!

## **Banho de óleo na ração** é o processo onde se incorpora produtos

(óleos, probióticos, etc) com o intuito de modificar a composição da dieta e proporcionar alguma melhoria aos animais. Nesse “banho” você colocará uma porcentagem de óleo e passará a ração por cima, para que mude a composição e incorpore o produto no pélete.

**Tabela 3.** Quantificação de ácidos graxos, somatórias e razões de grupos de ácidos graxos em alevinos de tilápias (*Oreochromis niloticus*) aos 30 dias de experimento com inclusão de diferentes óleos (mg/g de LTJ).

Ácidos Graxos	Fonte de Óleos 30 dias									
	Inicial	Girassol	Canola	Ger gelim	Linhaça	Amei doim	Castanha do Para	Soja	Macadamia	
14:00	23,21±0,25	19,61±0,49	21,22±0,90	23,30±1,25	19,07±1,15	24,11±1,74	27,15±1,90	20,81±1,53	26,41±0,69	
16:00	213,47±1,57	183,57±1,40	180,64±5,65	189,83±3,87	174,43±4,37	194,65±2,35	210,54±6,83	200,25±7,62	191,03±2,82	
16:1n-9	7,70±0,35	4,28 <sup>d</sup> ±0,067	4,93 <sup>c</sup> ±0,09	5,09 <sup>b</sup> ±0,21	3,96±0,173	5,49 <sup>ab</sup> ±0,10	5,81 <sup>a</sup> ±0,22	4,46 <sup>bc</sup> ±0,16	4,32±0,22	
16:1n-7	65,51±0,99	29,79±0,08	32,42 <sup>c</sup> ±0,88	32,47 <sup>cd</sup> ±1,04	33,19 <sup>c</sup> ±0,95	39,00 <sup>b</sup> ±1,91	39,89 <sup>b</sup> ±1,16	33,34±1,77	29,75±0,96	
18:00	54,75±0,36	62,26±0,22	55,02 <sup>cd</sup> ±0,33	54,80 <sup>bc</sup> ±0,13	52,65±0,58	48,61±1,74	59,95 <sup>b</sup> ±0,08	57,08±0,70	66,09±0,84	
18:1n-9	320,41±1,95	263,55±2,31	383,24±3,59	335,38±0,87	303,43±2,36	351,60±1,91	315,46±1,15	277,74±3,90	256,00±1,41	
18:1n-7	22,23±0,05	20,17±0,06	25,22±0,24	20,41±0,01	20,45±0,29	20,23±0,25	22,06±0,04	22,68±0,25	19,69±0,46	
18:2n-6	174,50±1,08	299,72±1,53	173,89±4,75	235,84±1,81	185,22±0,95	193,88±6,61	241,02±1,84	274,64±1,03	295,25±0,94	
18:3n-3	20,31±0,84	14,66±0,26	30,63±0,43	13,51±0,15	118,18±1,06	27,78±2,20	13,23±0,14	24,92±0,67	15,18±0,32	
20:1n-9	0,00	0,00 <sup>d</sup>	0,00 <sup>d</sup>	2,48 <sup>b</sup> ±0,11	1,97±0,12	0,00 <sup>d</sup>	0,00 <sup>d</sup>	1,88±0,09	1,98±0,22	
22:00	11,07±0,19	16,18±0,20	17,67±0,26	16,04±0,22	13,92±0,26	16,48 <sup>bc</sup> ±0,51	14,8±0,20	14,06±0,81	14,86±0,53	
20:4n-6	19,66±0,14	10,36±0,03	8,11 <sup>de</sup> ±0,19	8,39 <sup>de</sup> ±0,15	13,30±0,17	8,89 <sup>cd</sup> ±0,50	9,61 <sup>bc</sup> ±0,18	8,44 <sup>de</sup> ±0,57	6,78±0,25	
ΣAGS	302,50	281,63	274,56	283,98	260,08	283,86	312,45	292,21	298,40	
ΣAGMI	415,85	317,80	445,82	395,84	363,03	416,33	383,24	340,12	311,77	
ΣAGPI	214,47	324,74	212,64	257,75	316,70	230,56	263,86	308,01	317,22	
ΣAGPI/AGS	0,70	1,15	0,77	0,90	1,21	1,23	1,18	1,05	1,06	
Σn6	194,16	310,08	182,00	244,24	198,52	202,77	250,63	283,08	302,04	
Σn3	20,31	14,66	30,63	13,51	118,18	27,78	13,23	24,92	15,18	
Σn6/Σn3	9,55	21,15	5,94	18,07	1,67	7,29	18,94	11,35	19,89	

Os resultados são médias com estimativas dos desvios-padrão. Letras diferentes na mesma linha indicam diferenças significativas ( $P < 0,05$ ) pelo teste de Tukey. Os valores são médias de análises em triplicata.; ΣAGS (soma dos ácidos graxos saturados); ΣAGMI (soma dos ácidos graxos monoinsaturados); ΣAGPI (soma dos ácidos graxos poliinsaturados); Σn-6 (soma dos ácidos graxos da série n-6); Σn-3 (soma dos ácidos graxos da série n-3) e Σn-6/n-3 (razão entre somatório dos ácidos da série n-6 e n-3).  
Fonte: Elaboração dos autores.

## Digestão de lipídios

Com relação à digestão de lipídios pelo pescado; as secreções do estômago, incluem água, sais inorgânicos, muco, pepsinogênio, lipase gástrica e ácido clorídrico. A lipase gástrica, se comparada à pancreática, tem pouca atuação no processo digestivo das gorduras e, em geral, hidrolisa gorduras de baixo ponto de fusão e emulsificadas (Hoar & Randall, 1969).

Esses três estágios ocorrem em diferentes locais, isto é, lúmen intestinal, enterócito e sistema linfático ou sangue.

A hidrólise de triacilglicerídios, que representam cerca de 80% dos lipídios da dieta, é catalisada por uma lipase pancreática.

Em trutas, os ácidos graxos são absorvidos nos cecos pilóricos e no intestino anterior, porém essa atividade se estende com menor efetividade às demais porções do sistema digestivo. O pâncreas e hepatopâncreas, assim como em mamíferos, são os principais sítios de fornecimento de enzimas digestivas, as quais em peixes carnívoros apresentam maior atividade de lipase, quando comparados às espécies onívoras e herbívoras. Por outro lado, a bile, secretada pelos hepatócitos, pode entrar na parte proximal do intestino ou ser estocada na vesícula biliar (quando não é necessária imediatamente), com a função de facilitar a digestão e a absorção dos lipídios e substâncias lipofílicas, como as vitaminas lipossolúveis (A, D, E e K). A emulsificação das gorduras e a neutralização da acidez do quimo facilitam a atividade das lipases gástrica e pancreática, pois aumentam a superfície de contato das gorduras e ativam as enzimas em função da elevação do pH (Rotta, 2003).

A digestão e absorção de ácidos graxos saturados e monoinsaturados, em peixes, é normalmente menor quando comparada a dos ácidos graxos poli-insaturados. Entretanto, uma vez absorvidas as gorduras da dieta, a energia proveniente da quebra dos triglicerídeos em ácidos graxos de diferentes graus de insaturação é igualmente utilizada nos processos metabólicos, e assim, a energia digestível dessas gorduras dietéticas torna-se um bom indicador da biodisponibilidade de energia para os organismos aquáticos (Bell et al., 2001).

A absorção é comparável ao observado em mamíferos, porém mais devagar. A digestibilidade aparente de lipídios da dieta depende do seu grau de insaturação e mostram um aumento com a temperatura da água.

Após a passagem através da parede intestinal, os lipídios da dieta são principalmente recuperados no sistema linfático, mas também no sangue na forma de quilomícrons ou lipoproteínas de muito baixa densidade (VLDL).

## Absorção intestinal

Por analogia com mamíferos, é possível assumir que em peixes os diferentes lipídios apresentados no conteúdo intestinal são particionados entre uma fase ólea (principalmente triglicerídios e diglicerídios) e uma fase micelar (células mistas de sais biliares, ácidos graxos e pequenas quantidades de monoglicerídios). Essa mistura de micelas representa uma forma de transporte de “gordura” a partir do seu local de aparência para o local de captação no lúmen intestinal (Figura 7).

Os lipídios da dieta são absorvidos na forma de ácidos graxos e monoglicerídios. Os ácidos graxos de cadeia curta se difundem pelos enterócitos, sendo lançados posteriormente nos capilares sanguíneos. As micelas (rearranjos estruturais, obtido mediante a emulsificação do glóbulo de gordura pela ação dos sais biliares) tornam possível o contato dos ácidos graxos de cadeia longa e monoglicerídios, presentes no bolo alimentar, com o sítio primário de absorção lipídica, a borda em escova das células mucosas intestinais. A partir daí, essas substâncias entram nas células por difusão. Os ácidos graxos de cadeia curta e média não requerem a assistência de uma micela para a absorção pela mucosa intestinal (Lehninger et al., 1998; Champe & Harvey, 1997; Swenson et al., 1996).

Os ácidos graxos e o glicerol penetram provavelmente a borda em escova dos enterócitos em uma forma monomolecular. Ácidos graxos mono e poli-insaturados são melhor absorvidos do que os ácidos graxos saturados (ácidos palmítico e esteárico). Os ácidos graxos saturados são mais completamente absorvidos na forma de monoglicerídios. Assim, a digestibilidade das gorduras dependem da natureza dos seus ácidos graxos e da posição desses ácidos graxos no glicerol.

O óleo de peixe contém grandes quantidade de ácidos graxos mono e poli-insaturados, e são particularmente bem absorvido pelos peixes, os coeficientes de digestibilidade aparente são em torno de 85 a 96%.

Em mamíferos, após a passagem através da borda em escova os ácidos graxos são difundidos até a área sub apical do retículo endoplasmático liso, associado com uma proteína designada de proteína transportadora de ácidos graxos (Figura 8). Então os ácidos graxos da dieta que são principalmente de cadeia longa, sofrem uma re-esterificação predominantemente na forma de triglicerídios que, combinados com fosfolipídios específicos e proteínas (apoproteínas) constituem uma partícula de grande tamanho chamada de quilomícron, ou outra chamada de VLDL. Seu papel é exportar os ácidos graxos para fora do enterócito para transportar os ácidos graxos esterificados. Eles são encontrados nos vasos quilíferos, em seguida no ducto linfático e finalmente no sangue. Todos esses mecanismos, a

partir da passagem dos ácidos graxos pela borda em escova e de lipoproteínas até o sistema linfático representam a absorção.

A absorção de lipídios ocorre lentamente em peixes. A lentidão da absorção vai depender do esvaziamento gástrico e taxa de trânsito intestinal e na existência de um armazenamento temporário de lipídios nos enterócitos.

Atualmente é reconhecido que a fase de absorção do enterócito em peixes é comparável com a absorção de mamíferos. De acordo com estudos bioquímicos, os ácidos graxos são esterificados na mucosa intestinal e é visto que o ácido linoleico é esterificado mais rapidamente do que o ácido palmítico.

A síntese de triglicerídeos ocorre através de monoglicerídio ou da via do ácido fosfatídico. Os lipídios oxidados são capazes de deprimir a biossíntese de triacilglicerídios por afetar a conversão de ácido fosfatídico em diglicerídios e a acilação do diglicerídio.

Os ácidos graxos e o glicerol são os principais produtos da hidrólise intraluminal e a via do glicerol 3-fosfato é a mais provável rota da biossíntese de triglicerídeos no enterócito. A enzima glicerol quinase tem um grande papel no metabolismo lipídico.

A proteína transportadora de ácidos graxos provavelmente existe em peixes como em mamíferos e envolve a translocação de ácido graxos a partir da borda em escova do retículo endoplasmático liso. A alta afinidade dessa proteína para ácidos graxos insaturados, em relação a saturados, provavelmente leva a uma grande taxa de esterificação de ácidos graxos insaturados no retículo endoplasmático liso.

## **Transporte de lipídios ao plasma**

Lipídios insolúveis em água (triglicerídeos, colesterol esterificado e livre e fosfolipídios) e proteínas (apoproteínas) são associadas em variáveis proporções no plasma e formam partículas ou complexos denominados lipoproteínas. Eles providenciam um sistema eficiente de transporte de lipídios até o sistema vascular a partir de locais de absorção (enterócitos) e da biossíntese (principalmente hepatócitos e enterócitos), para os locais de conversão, armazenagem ou utilização de energia.

As lipoproteínas consistem de núcleos hidrofóbicos de triglicerídeos e ésteres de colesterol e um envelope hidrofílico ou anfifílico de constituintes polares (fosfolipídios, colesterol livre e apoproteínas).

São cinco as principais famílias de apoproteínas, chamadas de A, B, C e E. Apo A são predominantemente encontradas no HDL; Apo B no LDL; Apo B, C e E no VLDL; e Apo A, B e C nos quilomícrons.

O quilomícron e o VLDL são hidrolisados pela enzima LPL e os ácidos graxos são retomados pelos tecidos.

De acordo com a composição e locais de agregação de lipoproteínas bem como para a via de degradação e conversão, parece que os quilomícrons são especializados no transporte de triglicerídeos exógenos; VLDL em ambos os triglicerídeos, endógenos e exógenos; LDL no transporte de colesterol esterificado para tecidos extra hepáticos, e; HDL no transporte de colesterol para o fígado a partir de tecidos extra hepáticos.

Devido o HDL estar presente no plasma, ele tem um papel importante no transporte de lipídios. Altos níveis de HDL pode ser devido a uma baixa taxa de degradação ou a uma alta síntese hepática, ou a uma rápida degradação de partículas de muito baixa densidade (quilomícrons ou VLDL) pela enzima LPL que leva a liberação de apoproteínas constituintes do HDL.

As três principais enzimas envolvidas na degradação e interconversão de lipoproteínas nos mamíferos também existem em peixes. Assim, os mecanismos de transporte de lipídios são mais prováveis ser os mesmos do que os vertebrados.

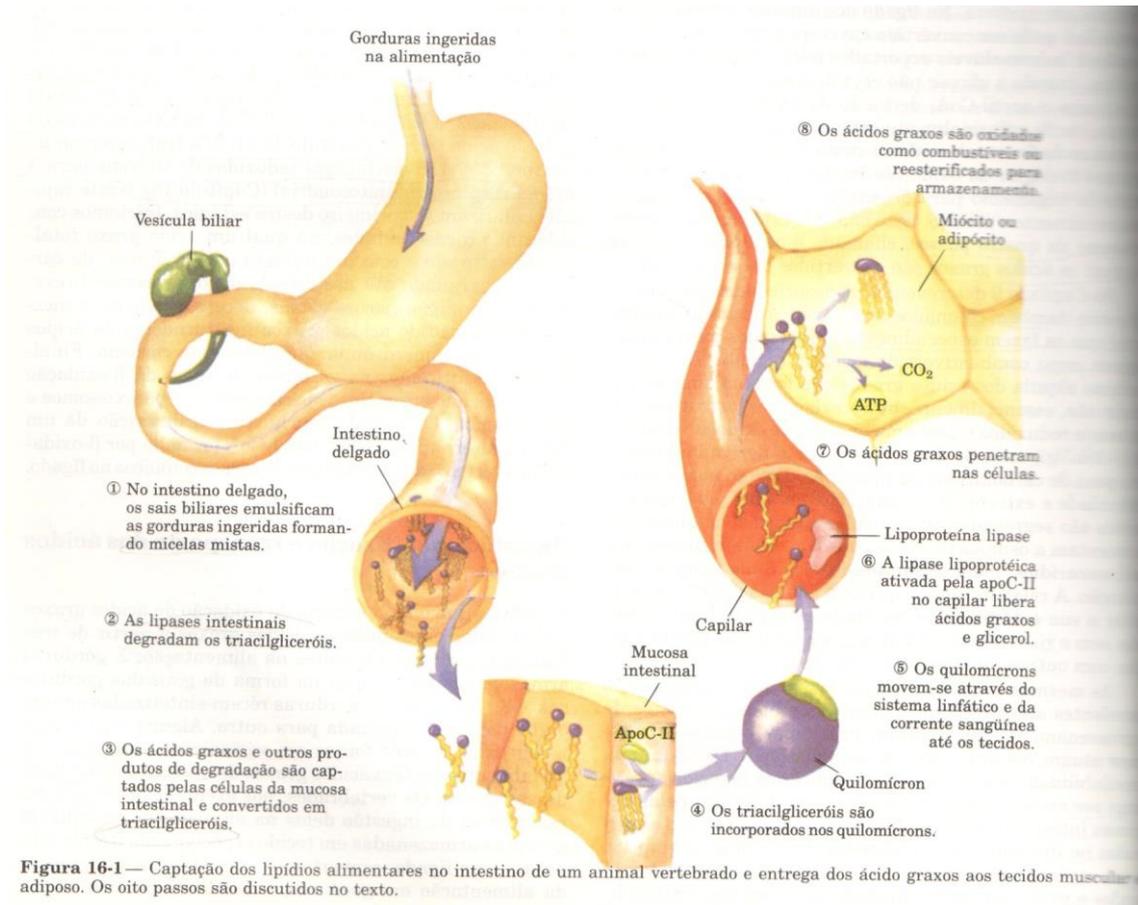


Figura 16-1 — Captação dos lipídios alimentares no intestino de um animal vertebrado e entrega dos ácidos graxos aos tecidos musculares e adiposos. Os oito passos são discutidos no texto.

Figura 7. Resumo da digestão, absorção e transporte dos ácidos graxos.

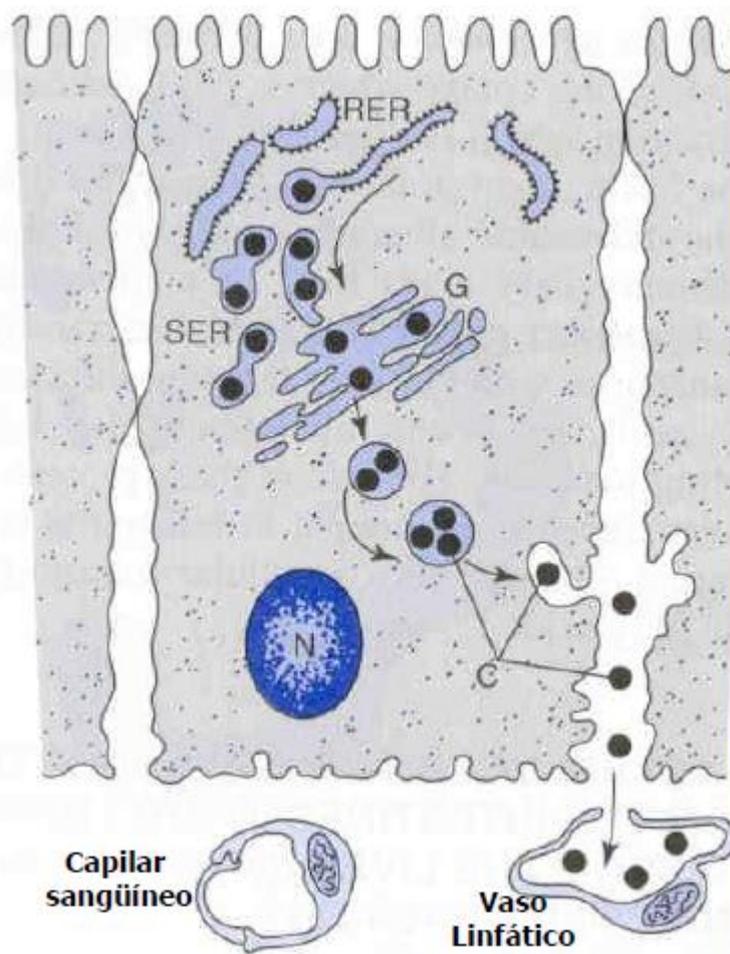
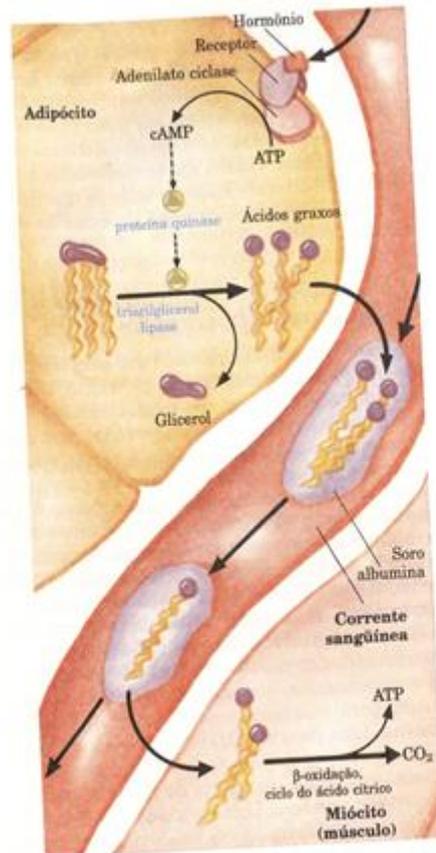


Figura 8. Os triacilgliceróis da dieta são ressintetizados no retículo endoplasmático liso das células do epitélio intestinal, após a sua absorção. Eles são transportados para os tecidos (muscular, adiposo e hepático) pelas lipoproteínas denominadas quilomícrons.



**Figura 16-3** — Mobilização dos triacilgliceróis armazenados no tecido adiposo. Níveis baixos de glicose no sangue despertam a mobilização dos triacilgliceróis através da ação da epinefrina e do glucagon sobre a adenilato ciclase dos adipócitos. Os passos subsequentes na mobilização estão descritos no texto.

Figura 9. Mobilização do triacilglicerol. Como sai do adipócito, vai para o sangue com a proteína transportadora de ácidos graxos (no caso a albumina) e no músculo sofrendo beta oxidação, liberando energia e gás carbônico.

## Oxidação dos ácidos graxos

A seguir serão elencados os passos para ocorrer a queima dos ácidos graxos, esses passos estão esquemados na figura 10 e 11.

O ácido graxo entra na mitocôndria com a ajuda da carnitina.

O ácido graxo está ligado a uma coenzima no citoplasma, o Acyl-CoA.

O ácido graxo e a coenzima se liga à carnitina, eliminando a coenzima.

O ácido graxo entra na matriz mitocondrial ligado apenas à carnitina.

Dentro da matriz, a carnitina é liberada, retornando para fora da matriz.

O ácido graxo se liga ao Acyl-CoA novamente e ocorre a beta oxidação.

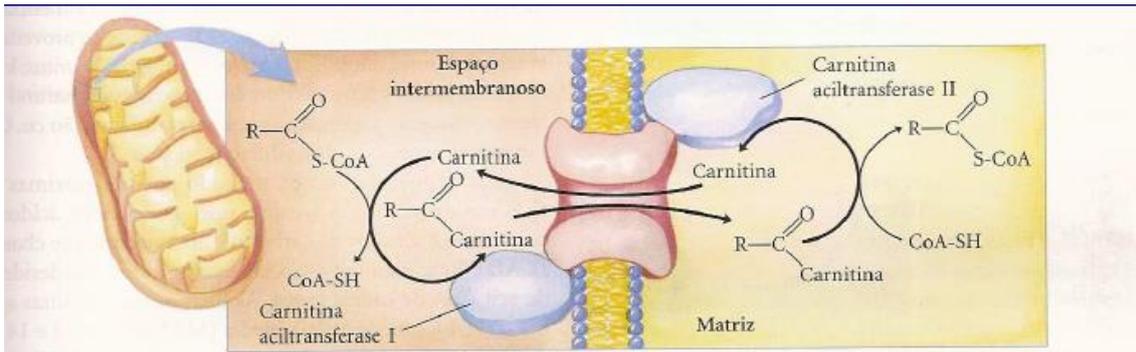


Figura 17-6 – Entrada dos ácidos graxos no interior da mitocôndria por meio do transportador de acil-carnitina/carnitina. Depois de sua formação na superfície externa da membrana mitocondrial interna, a acil-carnitina move-se para o interior da matriz por difusão facilitada por meio do transportador. Uma vez na matriz, o grupo acila é transferido para o CoA, liberando a carnitina para voltar ao espaço intramembranoso por meio do mesmo transportador. As enzimas aciltransferase I e II estão ligadas, respectivamente, às superfícies externa e interna da membrana mitocondrial interna. A aciltransferase I é inibida por malonil-CoA, o primeiro intermediário na síntese dos ácidos graxos (veja Fig. 21.1). Essa inibição impede que os ácidos graxos sejam sintetizados e degradados ao mesmo tempo.

Figura 10. Beta oxidação dos ácidos graxos

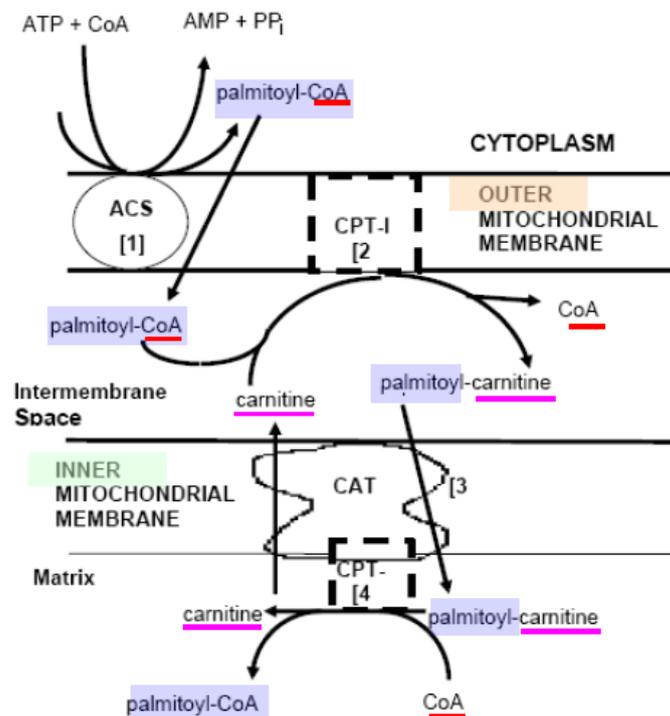


Figura 11. Beta oxidação dos ácidos graxos

Oxidação dos ácidos graxos: como ocorre? Nesta figura estamos falando do ácido graxo palmitoil ( $C_{37}H_{66}N_7O_{17}P_3S$ ), mas poderia ser para qualquer outro. O esquema é o mesmo. Quando um ácido graxo está a caminho da beta oxidação, ele está ligado à uma coenzima (CoA), no espaço intermembrana, que é entre a matriz mitocondrial e conteúdo extracelular, quando ele penetra nesse espaço, o ácido graxo se ligará com uma molécula de carnitina,

formando o composto acil-carnitina. A carnitina é o transportador do ácido graxo para a matriz da mitocôndria. A partir do momento que o acil e a carnitina estão na matriz, haverá o desligamento desses dois componentes, e o ácido graxo se ligará novamente ao CoA, liberando a carnitina para que a mesma volte até o espaço intermembrana e capte mais ácidos graxos para serem oxidados. A coenzima (CoA) vai até o local onde sofre a beta-oxidação, liberando energia e gás carbônico. Incluindo carnitina na dieta, garantimos que haverá produção de energia e não haverá deposição de gordura visceral.

Os ácidos graxos mobilizados por mamíferos, durante o jejum prolongado, são transportados até o fígado onde são oxidados em substituição aos carboidratos para o fornecimento de energia. Contudo, as taxas de suplementação e beta oxidação de ácidos graxos podem suprimir a capacidade do ciclo dos ácidos tricarboxílicos para oxidar o acetil-CoA produzido, caso em que o acetil-CoA resultante é utilizado na formação de corpos cetônicos, acetoacetato e 3-hidroxiacetato. Esses corpos cetônicos podem ser transportados para o fígado e para os tecidos extra hepáticos onde serão convertidos novamente a acetil-Coa que pode ser oxidado ou utilizado como um substrato lipogênico.

Os ácidos graxos são um importante combustível metabólico nos tecidos dos peixes especialmente no músculo escuro que ativa a natação dos peixes. Similarmente, o músculo cardíaco dos mamíferos utilizam ácidos graxos livres como seu principal combustível para as constantes contrações rítmicas. A via mitocondrial para oxidação de ácidos graxos nos tecidos de peixes é essencialmente o mesmo que os mamíferos, a qual os ácidos graxos entram na mitocôndria com seu derivado acil-carnitina e são subsequentemente oxidadas via beta oxidação e o ciclo dos ácidos tricarboxílicos produzem energia na forma de ATP.

## **Biossíntese**

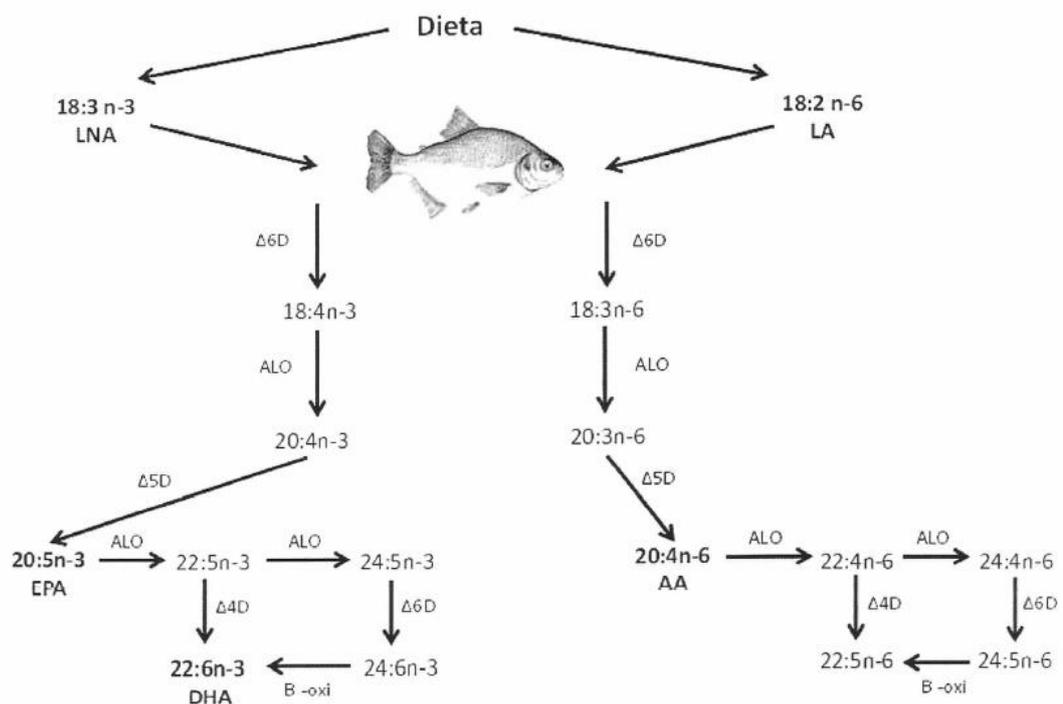
A síntese orgânica dos ácidos graxos saturados acontece no compartimento extramitocondrial, por um sistema enzimático complexo, cujo ponto de partida é a acetil-CoA. A partir dos ácidos graxos saturados formam-se os monoinsaturados, no fígado, por meio da reação catalisada por dessaturases microssomais. Dos monoinsaturados originam-se os poli-insaturados, por ação de dessaturases específicas para a posição da dupla ligação na cadeia.

Os peixes, assim como os demais animais são incapazes de produzir endogenamente as famílias ômega-9, ômega-6 e ômega-3 que, portanto devem ser supridas pela alimentação. Dessa forma, os ácidos oleico, linoleico e linolênico, precursores destas famílias, são essenciais

a estes animais, sendo sintetizados somente pelas plantas. Por isso, em uma dieta, é necessário fornecer os ácidos graxos essenciais, que são o ácido linoleico e linolênico. A partir desses dois ácidos, os demais serão formados.

A biossíntese dos ácidos graxos essenciais irá fazer com que os peixes de água doce que recebem os dois ácidos graxos essenciais, convertam, por uma série de enzimas alongases e dessaturases, o ácido linoleico em ácido araquidônico, e o ácido linolênico em EPA e DHA (Figura 12).

Importante lembrar que os peixes marinhos não tem essa capacidade de conversão das enzimas, portanto, na dieta desses animais será necessário colocar todos os ácidos graxos, por isso, muitas vezes os peixes marinhos de criação têm um preço mais elevado para consumo, pois ao invés de se utilizar óleo de soja na ração, deve ser empregado outro, com maior quantidade de ácidos graxos de cadeia longa e insaturações (HUFAs), talvez óleos de salmão, ou outro peixe, e isso acaba refletindo em maior custo. Entenderam?



**Figura 6.** Esquerda: via metabólica de síntese dos ácidos graxos eicosapentanoico [EPA] (20:5 n-3) e docosaexanoico [DHA] (22:6 n-3) a partir do ácido graxo precursor, linolênico [LNA] (18:3 n-3). Direita: síntese do ácido araquidônico [AA] (20:4 n-6) a partir do precursor linoleico [LA] (18:2 n-6). A dessaturação da cadeia carbônica é realizada pelas enzimas Δ6 dessaturase [Δ6D], Δ5 dessaturase [Δ5D], Δ4 dessaturase [Δ4D], enquanto que o alongamento, pela enzima alongase [ALO] e a oxidação, pela enzima beta-oxidação [β-oxi].

**Figura 12.** Biossíntese de ácidos graxos essenciais em animais

A via da biossíntese dos ácidos graxos em peixes é assumida por ser basicamente similar como opera em mamíferos, com exceção dos peixes marinhos que não possuem capacidade

de forma tão eficiente quanto os peixes de água doce (peixes marinhos, tem exigência dos cinco ácidos graxos, não apenas dos dois citados anteriormanete, LA e LNA), pois os peixes de água doce possuem uma série de enzimas que podem modificar o perfil da dieta. Os dois carbonos do acetil-CoA são carboxilados pelo acetil-CoA carboxilase para malonil-CoA que é convertido em ácidos graxos pelo complexo ácido graxo sintetase, via uma série de reações de condensação e redução envolvendo a utilização de NADPH. Para armazenamento, os ácidos graxos sintetizados nesta via são ativados para acil-CoA derivados e esterificados para glicerol 3-fosfato com outro acil-CoA para formar ácido fosfatídico.

Em mamíferos, quando os triacilgliceróis são armazenados em um tecido adiposo distinto, ambos o fígado e o tecido adiposo são capazes de sintetizar os ácidos graxos e o triacilglicerol por uma extensão que varia com a espécie.

O fígado é o principal local de biossíntese de ácidos graxos em trutas e salmonídeos em geral, enquanto o tecido adiposo é adaptado para captação e armazenamento de ácidos graxos originários da dieta ou síntese hepática.

Os ácidos graxos poli insaturados são inibidores mais potentes da síntese de ácidos graxos no fígado de mamíferos do que os ácidos graxos saturados ou monoenólicos, exercendo seu efeito pela diminuição da quantidade de enzimas lipogênicas.

**Importante saber:** A enzima elongase aumenta o número de carbonos da

cadeia. Sempre de 2 em 2.

A enzima dessaturase aumenta o número de duplas ligações.

A beta oxidação reduz o número de carbonos, sempre 2.





## Metabolismo del glicerol

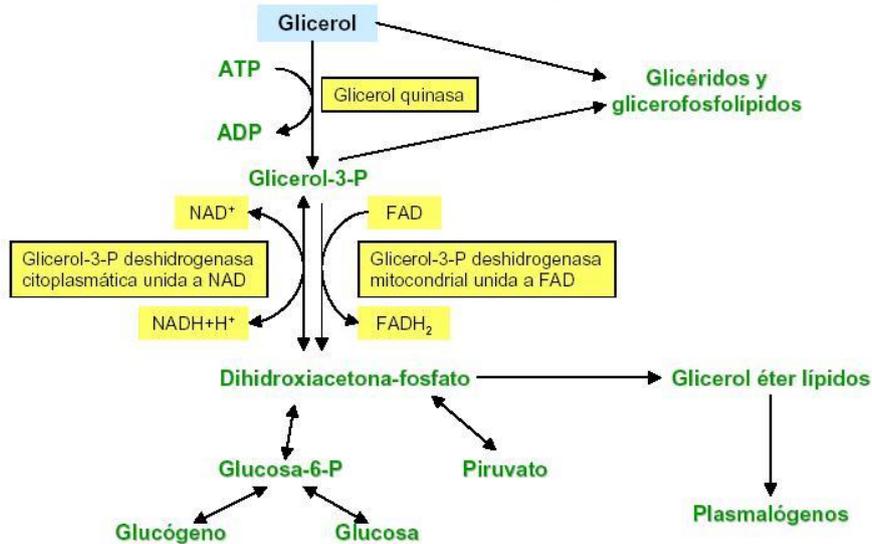


Figura 16. Bioquímica do glicerol

Explicação da figura. Como durante a degradação dos lipídios forma glicerol e ácidos graxos, os ácidos graxos seguem o caminho para a corrente sanguínea, e então são destinados aos órgãos alvos (que estão necessitando desse componente), já o glicerol tende a ficar no adipócito, porém grandes quantidades desse material podem ser prejudiciais ao organismo, então deve ser metabolizado. O glicerol, por meio da enzima glicerol quinase (quando uma enzima é quinase ela atua no fósforo), é fosforilado e transforma-se em glicerol 3-fosfato, e com auxílio de uma enzima é convertido a dihidroxiacetona fosfato (reação reversível, falta de glicerol 3-fosfato, a dihidroxiacetona pode ser uma fonte). Seguindo o caminho, a dihidroxiacetona fosfato irá até piruvato que posteriormente entrará no ciclo dos ácidos tricarbóxicos, ou então ir para a via da glicose, ou ainda ser armazenada como glicogênio (essa parte é relacionado ao metabolismo dos carboidratos). Então quando está em forma de glicose, é o principal combustível do corpo animal, sendo degradado pela via da glicólise no metabolismo dos carboidratos, já o glicogênio é uma reserva que só é ativada quando ocorrer a falta de glicose, períodos em jejum, por exemplo, (migração reprodutiva, frios, etc.), após a refeição, o glicogênio é reestabelecido. (sugiro ver metabolismo carboidrato).

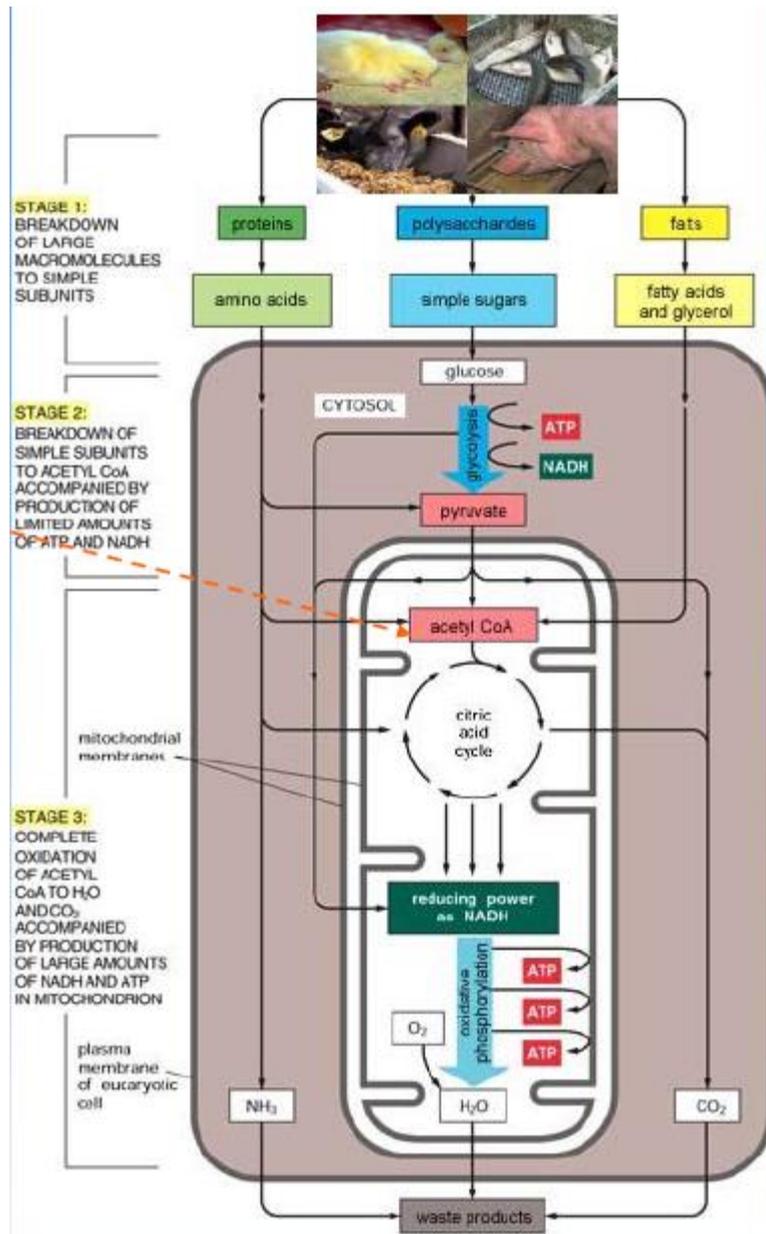


Figura 17. Vias bioquímicas das macromoléculas.

Explicação do metabolismo lipídico: a fração lipídica dos alimentos é digerida e degradada até ácidos graxos e glicerol que posteriormente são absorvidos pelo enterócito e entram na matriz mitocondrial. Os ácidos graxos entram na mitocôndria através da via do acetil-CoA (ponto de encontro entre todas as macromoléculas degradadas), que então entra no ciclo dos ácidos tricarboxílicos e passa por todas as fases desse ciclo. Oxaloacetato, citrato, isocitrato, alfa-cetogluturato, succinil-Coa, succinato, fumarato, malato e oxaloacetato novamente. Na cadeia respiratória (fosforilação) vai haver a produção de energia (ATP) e liberação de água e gás carbônico. Os ácidos graxos são degradados com auxílio da carnitina que transportam os ácidos graxos para dentro da mitocôndria.

Até acetil-CoA, os três componentes da dieta, lipídios, proteínas e carboidratos tem vias distintas, quando chegam a acetil-CoA, seguem o mesmo processo.

## **Deficiências de ácidos graxos essenciais em organismos aquáticos**

- Cessa o crescimento;
- Erosão das nadadeiras;
- Aumento do tamanho do fígado;
- Lordose;
- Redução do potencial reprodutivo;
- Ocorrem mortalidades;
- Entre outros.

## **Exigências de ácidos graxos**

Embora esse ponto será visto em conteúdo próprio ("Exigências nutricionais"), para fixação do conteúdo é interessante ser colocado as tabelas disponibilizadas no livro Nutriaqua (2012), em capítulo exclusivo de lipídios. As tabelas abaixo (tabelas 4, 5 e 6) fornecerão as exigências de ácidos graxos essenciais para peixes de água doce, marinhos e espécies diádromas, e também a exigência em fosfolipídios (Tabela 7).

Tabela 4. Exigência de ácidos graxos essenciais para algumas espécies de peixes de água doce.

Espécies continentais	Exigência nutricional		Referência
	LA (18:2 n-6)	LNA (18:3 n-3)	
-----g kg <sup>-1</sup> peso seco dieta-----			
Perca prateada <i>Bidyanus bidyanus</i>	27	ND <sup>1</sup>	Glencross (2009)
Carpa comum <i>Cyprinus carpio carpio</i>	10	10	Takeuchi e Watanabe (1977)
Carpa capim <i>Ctenopharyngodon idella</i>	10	05	Takeuchi et al. (1991)
Tilápia-do-Nilo <i>Oreochromis niloticus</i>	10	10	Rodríguez et al. (2009)
Tilápia <i>Tilapia zillii</i>	10	0	Kanazawa et al. (1980)
Bagre do canal <i>Ictalurus punctatus</i>	ND	10-20	Satoh et al. (1989)

<sup>1</sup>ND (informação não disponível), ácido graxo não foi testado, ou a sua concentração não foi informada.

Tabela 5. Exigência de ácidos graxos essenciais para algumas espécies de peixes marinhos

Espécies marinhas	Exigência nutricional				Referência
	AA (20:4 n-6)	EPA (20:5 n-3)	DHA (22:6 n-3)	HUFA n-3	
-----g kg <sup>-1</sup> peso seco dieta-----					
'Red sea bream' <i>Pagrus major</i>	ND <sup>1</sup>	10	5	15	Takeuchi et al. (1992)
Dourada <i>Sparus aurata</i>	ND	5	5	9	Kalogeropoulos et al. (1992)
Dourada <i>Sparus aurata</i>	ND	12	6	18	Ibeas et al. (1994)
Dourada <i>Sparus aurata</i>	ND	5	5	10	Ibeas et al. (1996)
'Turbot' <i>Scophthalmus maximus</i>	3	ND	ND	35	Castell et al. (1994)
Linguado Japonês <i>Paralichys olivaceus</i>	ND	ND	ND	14	Takeuchi (1997)
Olhete/ Arabaiana <i>Seriola sp.</i>	ND	ND	ND	20	Deshimaru et al. (1982)
'Red drum' <i>Sciaenops ocellatus</i>	ND	5	5	10	Lochmann e Gatlin (1993)
Garoupa <i>Epinephelus sp.</i>	ND	2	2	4	Lin e Shiau (2007)

<sup>1</sup>ND (informação não disponível), ácido graxo não foi testado, ou a sua concentração não foi informada.

Tabela x. Exigência de ácidos graxos essenciais para algumas espécies de peixes diádromos

Tabela 6. Exigência nutricional por ácidos graxos essenciais de algumas espécies de peixes diádromos.

Espécies diádromas	Ácido graxo						Referência
	LA (18:2 n-6)	LNA (18:3 n-3)	AA (20:4 n-6)	EPA (20:5 n-3)	DHA (22:6 n-3)	HUFA n-3	
-----g Kg <sup>-1</sup> peso seco dieta-----							
'Milkfish' <i>Chanos chanos</i>	5	5	ND	ND	ND	ND	Bautista e de La Cruz (1988)
'Milkfish' <i>Chanos chanos</i>	ND <sup>1</sup>	ND	ND	5	5	10	Borlongan (1992)
Robalo Europeu <i>Dicentrarchus labrax</i>	ND	ND	ND	2	5	7	Skalli e Robin (2004)
Robalo Asiático <i>Lates calcarifer</i>	ND	ND	ND	7,5	7,5	15	Buranapanidgit et al. (1988)
Salmão-do-Atlântico <i>Salmo salar</i>	ND	10	ND	ND	ND	5-10	Sargent et al. (2002)
Truta arco-íris <i>Onchorhynchus mykiss</i>	ND	ND	ND	ND	ND	4-5	Takeuchi e Watanabe (1976)
Truta arco-íris <i>Onchorhynchus mykiss</i>	0	10	0	0	0	0	Watanabe e Takeuchi (1976)

<sup>1</sup>ND (informação não disponível), ácido graxo não foi testado, ou a sua concentração não foi informada.

Tabela x. Exigência de fosfolípidios para larvas e juvenis de algumas espécies de peixes.

Espécie	Fase de desenvolvimento	Exigência nutricional	Duração do experimento	Referência
g kg <sup>-1</sup> peso seco dieta				
'Ayu' <i>Plecoglossus altivelis altivelis</i>	larva	30	20 dias	Kanazawa et al. (1981)
	juvenil	30	33 dias	
Linguado Japonês <i>Paralichthys olivaceus</i>	larva	70	30 dias	Kanazawa (1993)
	juvenil	70	30 dias	
Robalo europeu <i>Dicentrarchus labrax</i>	larva	120	40 dias	Cahu et al. (2003)
	juvenil	30	40 dias	Geurden et al. (1995b)
'Red sea bream' <i>Pagrus major</i>	larva	50	20 dias	Kanazawa et al. (1983)
Carpa comum <i>Cyprinus carpio carpio</i>	larva	20	25 dias	Geurden et al. (1995a)
Truta arco-íris <i>Onchorhynchus mykiss</i>	juvenil	40	20 semanas	Poston (1990a)
Salmão-do-Atlântico <i>Salmo salar</i>	juvenil	40	12 semanas	Poston (1990b)

Fonte: Aquanutri (2012)