

Desarrollo ontogénico y principales enzimas del sistema digestivo en fases tempranas de peces

Ontogenetic development and main enzymes of the digestive system in early stages of fish

Desenvolvimento ontogenético e principais enzimas do sistema digestivo nas fases iniciais dos peixes

Recibido: 28 de octubre de 2021

Aceptado: 02 de noviembre de 2021

Harold J Oviedo-Montiel¹,

Prof. Acui, MSc

 <https://orcid.org/0000-0002-7783-1465>**Yanan S Ortiz-Acevedo²,**MVZ, (c)MSc;  <https://orcid.org/0000-0002-6322-2917>**Ana L Estrada-Posada³,**Biol, MSc, PhD;  <https://orcid.org/0000-0003-3585-3719>**Martha Prieto-Guevara⁴,**

Biol. Mar, MSc, PhD;

 <https://orcid.org/0000-0003-3458-4983>**Jonny A Yepes-Blandón⁵.**Zoot, MSc, PhD;  <https://orcid.org/0000-0001-6276-5488>

¹ Grupo de Investigación en Peces Nativos-GISPEN, Piscícola San Silvestre S.A. Barrancabermeja, Santander.
Email: harold1794@gmail.com

² Grupo de Investigación en Peces Nativos-GIPEN, Piscícola San Silvestre S.A. Barrancabermeja Santander.
Email: yanana.ortiz@udea.edu.co

³ ISAGEN S.A. Medellín, Colombia.
Email: aestrada@isagen.com.co

⁴ Instituto de Investigación Piscícola - CINPIC, Universidad de Córdoba. Montería Córdoba.
Email: mprieto@correo.unicordoba.edu.co

⁵ Grupo de Investigación en Peces Nativos - GIPEN. Piscícola San Silvestre S.A. Barrancabermeja, Santander.
Email: jonny.yepes@udea.edu.co



Este artículo se encuentra bajo licencia:
Creative Commons Atribución-
NoComercial-SinDerivadas 4.0 Internacional
Orinoquia, Julio-Diciembre 2021; 25(2): 41-57
ISSN electrónico: 2011-2629
ISSN impreso: 2011-2629
<https://doi.org/10.22579/20112629.707>

Resumen

Son muchos los factores que influyen en la producción de larvas y alevinos de peces, destacándose la temperatura, la calidad del agua, la especie, el estado nutricional, la calidad y cantidad del alimento disponible durante la primera alimentación, entre otros. Dicho alimento debe sostener los diferentes cambios fisiológicos y estructurales en el desarrollo de órganos y sistemas. El sistema digestivo es uno de los más importantes durante las fases tempranas de peces, debido a que es donde se da la principal absorción de nutrientes suficientes para el crecimiento y el desarrollo. No obstante, existen diferencias en el desarrollo entre las especies, considerando así, el estudio ontogénico del tracto digestivo una herramienta útil para determinar el momento oportuno de la formación de los diferentes órganos. En este sentido, conocer y entender el manejo de la primera alimentación y cómo influye en el desarrollo del sistema digestivo de larvas es un aspecto fundamental en el éxito de la producción de larvas de calidad y resistencia. Por lo tanto, el objetivo de esta revisión es ofrecer información actualizada sobre el desarrollo ontogénico y principales enzimas del sistema digestivo, así como la influencia del tipo de alimento en el desarrollo de las larvas de peces.

Palabras claves: Organogénesis, enzimas digestivas, cladóceros, dietas secas.

Abstract

There are many factors that influence the production of larvae and fingerlings of fish, among which the temperature, the quality of the water, the species, the nutritional status, the quality and quantity of the food available during the first feeding stand out, among others. This food must support the different physiological and structural changes in the development of organs and systems. The digestive system is one of the most important during the early stages of fish, because it is where the main absorption of sufficient nutrients for growth and development occurs. However, there are differences in development between species, thus considering the ontogenetic study of the digestive tract a useful tool to determine the opportune moment for the formation of the different organs. In this sense, knowing and understanding the management of the

Como Citar (Norma Vancouver):

Oviedo-Montiel HJ, Ortiz-Acevedo YS, Estrada-Posada AL, Prieto-Guevara M, Yepes-Blandón JA. Desarrollo ontogénico y principales enzimas del sistema digestivo en fases tempranas de peces. Orinoquia, 2021;25(2):41-57. <https://orcid.org/10.22579/20112629.707>

first feeding and how it influences the development of the digestive system of larvae is a fundamental aspect that influences the success of the production of quality and resistance larvae. Therefore, the objective of this review is to offer updated information on the ontogenetic development and main enzymes of the digestive system, as well as the influence of the type of food on the development of fish larvae.

Keywords: Organogenesis, digestive enzymes, cladocerans, dry diets.

Resumo

Muitos são os fatores que influenciam a produção de larvas de peixes e alevinos, entre os quais se destacam a temperatura, a qualidade da água, a espécie, o estado nutricional, a qualidade e a quantidade dos alimentos disponíveis na primeira alimentação, entre outros. Este alimento deve suportar as diferentes mudanças fisiológicas e estruturais no desenvolvimento dos órgãos e sistemas. O sistema digestivo é um dos mais importantes durante as fases iniciais dos peixes, pois é onde ocorre a principal absorção de nutrientes suficientes para o crescimento e desenvolvimento. No entanto, existem diferenças no desenvolvimento entre as espécies, considerando-se assim o estudo ontogenético do trato digestivo uma ferramenta útil para determinar o momento oportuno para a formação dos diferentes órgãos. Nesse sentido, conhecer e compreender o manejo da primeira alimentação e como ela influencia o desenvolvimento do sistema digestivo das larvas é um aspecto fundamental que influencia no sucesso da produção de larvas de qualidade e resistência. Portanto, o objetivo desta revisão é oferecer informações atualizadas sobre o desenvolvimento ontogenético e as principais enzimas do sistema digestivo, bem como a influência do tipo de alimento no desenvolvimento de larvas de peixes.

Palavras chave: Organogênese, enzimas digestivas, cladóceros, dietas secas.

Introducción

En la producción de peces con potencial zootécnico, uno de los principales problemas es la baja producción de larvas y alevinos, ocasionado principalmente por factores como la temperatura, calidad de agua, especie, canibalismo, estado nutricional de los reproductores, así como, calidad y cantidad de alimento en la primera alimentación, la cual debe compensar los requerimientos de la especie debido al alto consumo de energía y nutrientes utilizados para cambios fisiológicos y estructurales como la formación de órganos, así como la actividad enzimática para la asimilación de nutrientes y la capacidad de adaptación al medio ambiente (Rønnestad *et al.*, 2013; Portella *et al.*, 2014; Ruales *et al.*, 2018).

Una posible solución para enfrentar esta barrera sobre la baja disponibilidad de semilla, es aumentar la sobrevivencia en la fase larvaria que se logra al determinar el tiempo de desarrollo, el tipo de alimento que consumen en su primera alimentación, sea productividad primaria presente en el agua o la suministrada en esta fase (Rønnestad *et al.*, 2013; Portella *et al.*, 2014); además de la cantidad de reservas vitelinas endógenas y los requerimientos nutricionales en los primeros días de vida de las larvas (Rodríguez, 2009; Maciel *et al.*, 2010; Rønnestad *et al.*, 2013; Portella *et al.*, 2014; Prieto *et al.*, 2015) en su primera etapa, de la disponibilidad de presas vivas (rotíferos o artemia) principalmente.

De acuerdo con la abundancia de la reserva vitelina las larvas se clasifican en altriciales (*R*) y precociales (*K*)

(Balon, 1981; Portella *et al.*, 2014; Ruales *et al.*, 2018). Las *K* cuentan con abundante vitelo, tracto digestivo diferenciado, son menos dependientes del alimento vivo pudiendo aceptar dietas comerciales. En contraste, las *R* se caracterizan por poseer escasa reserva vitelina, tracto digestivo incompleto, indiferenciación del intestino anterior, ausencia de glándulas gástricas y son dependientes del alimento vivo, principalmente zooplankton (Balon, 1981; Ruales *et al.*, 2018). Este grupo es de interés por sus características nutricionales, morfológicas, de movilidad, palatabilidad y digestibilidad óptimas para la fase larval de los peces; además, presentan enzimas, principalmente peptidasas y lipasas (Prieto, 2013; Atencio-García *et al.*, 2016; Ruales *et al.*, 2018), que facilitan la digestión y asimilación de los nutrientes del propio alimento consumido, estimulan la secreción de enzimas endógenas pancreáticas de las larvas e inducen al desarrollo del tracto digestivo y su adecuado funcionamiento (Rodríguez, 2009; Rønnestad *et al.*, 2013; Portella *et al.*, 2014). Así, los diferentes grupos del zooplankton, de acuerdo con el valor nutritivo que presentan, estimulan la actividad de enzimas específicas durante los primeros días de alimentación (Gao *et al.*, 2017).

En este sentido, el estudio ontogénico del tracto digestivo de las larvas, es una herramienta útil para determinar el momento oportuno de la primera alimentación (Portella *et al.*, 2014). Desconocer los periodos de formación y funcionalidad de órganos importantes como el intestino, hígado, estómago, entre otros, así como la activación y modulación enzimática, conlleva a los principales desaciertos en el manejo, causales

de baja sobrevivencia y reducido crecimiento durante la fase de larvicultura (Maciel *et al.*, 2010; Portella *et al.*, 2014). Por lo tanto, conocer y entender el manejo de la primera alimentación es un aspecto fundamental que influye en el éxito de la producción de larvas de calidad y resistencia. Esta revisión ofrece información actualizada sobre el desarrollo ontogénico y principales enzimas del sistema digestivo, así como la influencia del tipo de alimento en el desarrollo de las larvas de peces.

Desarrollo del sistema digestivo en larvas de peces

El desarrollo del sistema digestivo de larvas de peces ha sido bien estudiado en varias investigaciones, ahora se sabe, que este va desde la formación de las estructuras celulares y los cambios morfológicos de los órganos digestivos, hasta la incidencia de las enzimas en el desarrollo larvario (Portella *et al.*, 2014; Faccioli *et al.*, 2016; Aiemsomboon *et al.*, 2017; Khoa *et al.*, 2019; Castro-Ruiz *et al.*, 2019).

El desarrollo y formación del sistema digestivo se puede clasificar en relación con la transición alimenticia de las larvas, que se dividen en tres periodos diferenciados (Tabla 1). El periodo endotrófico o lecitotrófico, ocurre generalmente en los primeros cinco días post eclosión (DPE), cuando inicialmente el tracto digestivo se reporta como un tubo recto histológicamente indiferenciado cerrado en boca y ano, ubicado en la parte superior del saco vitelino (Rivera & Botero, 2009; Zavala-Leal *et al.*, 2011). Posteriormente, se da la apertura bucal, que al parecer coincide con la regionalización del tracto digestivo en cavidad bucofaríngea, esófago e intestino y en ellas aparecen las primeras células caliciformes (Khoa *et al.*, 2019), en este se presentan además, los primeros dientes y se observa el desarrollo inicial del páncreas, hígado, intestino anterior sacular y otras estructuras (Faccioli *et al.*, 2016; Aiemsomboon *et al.*, 2017).

El periodo endoexotrófico, o también llamado mixotrófico, sucede entre los tres a nueve DPE que va desde la primera alimentación con alimento vivo (microalgas y/o zooplancton) y termina en el agotamiento de la reserva vitelina, en este momento se evidencia la diferenciación del intestino (anterior, medio y posterior) con la aparición de las primeras células caliciformes, también la diferenciación del hígado, el páncreas y, el desarrollo de las primeras papilas gustativas (Tabla 1) (Yang *et al.*, 2010; Treviño *et al.*, 2011; Aiemsomboon

et al., 2017; Castro-Ruiz *et al.*, 2019). La diferenciación del intestino se da mediante la separación por esfínteres musculares, esto incrementa la capacidad de absorción a través del alargamiento y plegamiento de la mucosa; además, se engrosan las paredes por la maduración de los enterocitos, que dan lugar al desarrollo del borde de cepillo con largas microvellosidades (Rønnestad *et al.*, 2013; Ruales *et al.*, 2018). Al inicio de la alimentación exógena, a diferencia de lo que se observa en peces adultos, la longitud del intestino suele ser menor que la longitud media corporal de la larva, lo que disminuye el tiempo de retención del alimento ingerido y, por tanto, el aprovechamiento de los nutrientes, situación que limita el crecimiento y aumenta las tasas de mortalidad (Rønnestad *et al.*, 1999; Rønnestad *et al.*, 2013).

El hígado, uno de los primeros órganos en desarrollarse, inicialmente se observa como pequeños parches de células indiferenciadas y luego se expande por un engrosamiento ventral posterior del tubo digestivo formándose completamente a pocas horas post eclosión; éste está involucrado en la reabsorción del saco vitelino (Izquierdo *et al.*, 2000; Hachero-Cruzado *et al.*, 2009; Zavala-Leal *et al.*, 2011). En contraste, el páncreas y la vesícula biliar, relacionados con la digestión de proteínas, lípidos y carbohidratos, generalmente se diferencian y son funcionales de forma simultánea al inicio de la alimentación exógena (Rivera & Botero, 2009; Zavala-Leal *et al.*, 2011).

Finalmente, en el periodo exotrófico entre los 15 a 30 DPE, ocurre la formación completa del estómago en peces con este órgano, situado entre el esófago y el intestino, siendo la última estructura del sistema digestivo en diferenciarse y que resulta de las constricciones del tracto digestivo con un esfínter pilórico que separa al estómago rudimentario de la parte anterior del intestino, observándose la aparición de pliegues en la mucosa (Hachero-Cruzado *et al.*, 2009); además, el desarrollo de las glándulas gástricas y los ciegos pilóricos, dando lugar a la posibilidad de asimilar los nutrientes contenidos en las dietas inertes (Tabla 1) (Peña *et al.*, 2003; Hachero-Cruzado *et al.*, 2009; Zavala-Leal *et al.*, 2011; Faccioli *et al.*, 2016; Aiemsomboon *et al.*, 2017; Ruales *et al.*, 2018; Castro-Ruiz *et al.*, 2019).

La diferenciación estomacal es un evento decisivo en la fisiología de las larvas, el desarrollo de este órgano mejora la digestión enzimática de los alimentos (Amorim *et al.*, 2009). Por lo tanto, las larvas se pueden dividir en dos grupos principales de acuerdo con el desarrollo y la morfología del estómago: aquellos que

Tabla 1. Principales eventos en la formación del sistema digestivo en larvas de peces

Especie	Periodo										Fuente
	Endotrófico			Endoexotrófico					Exotrófico		
	T (°C)	E (HPF)	AB (DPE)	PA (DPE)	DH (DPE)	DP (DPE)	DTD (DPE)	ACV (DPE)	PGG (DPE)	ES (DPE)	
<i>Silurus glanis</i>	-	-	4	5	7	7 – 9	5	5	5 – 7	5 – 7	Kozarić et al. (2008)
<i>Rhamdia quelen</i>	24,0 ± 1,0	25,5	-	-	-	-	-	4 – 5	-	3 – 5	Amorim et al. (2009)
<i>Pelteobagrus fulvidraco</i>	24,0 ± 1,0	-	-	3	2	2	3	-	3	3	Yang et al. (2010)
<i>Petenia splendida</i>	28,0 – 29	24	3	3	6	3 – 6	9	9	6 – 9	9 – 11	Treviño et al. (2011)
<i>Steindachneridion parahybae</i>	22,4 ± 0,2	54	2	2 – 3	-	-	2 – 3	2	2 – 3	2 – 3	Honji et al. (2012)
<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	28,5 ± 1,1	36	1	5 – 6	5 – 6	5 – 6	8	5	11 – 14	14 – 19	Cuenca et al. (2013)
<i>Dormitator latifrons</i>	26,0 ± 1,0	24	2	4	6	4	2 – 3	3 – 4	6	6 >	López et al. (2015)
<i>Hemisorubim platyrhynchos</i>	29,2 ± 1,0	15 – 17	2	3	1	1	3	4	15	20	Faccioli et al. (2016)
<i>Alosa sapidissima</i>	20,5 – 21,5	71	2	3	-	5	10	-	26	27	Gao et al. (2017)
<i>Pseudoplatystoma punctifer*</i>	27,8 ± 0,7	18 ± 2	1	4	4	4	-	-	8	12 >	Castro-Ruiz et al. (2019)

T (°C): Temperatura; E: Eclosión; AB: Abertura bucal; PA: Primera alimentación; DH: Diferenciación hepática; DP: Diferenciación pancreática; DTD: Diferenciación del tubo digestivo; ACV: Absorción completa del vitelo; PGG: Presencia de glándulas gástricas; ES: Formación del estómago. HPF: Horas post fertilización; DPE: Días post eclosión.

* DPF: Días post fertilización.

tienen un estómago funcional antes del cambio de alimentación endógena a exógena, y aquellos que no tienen estómago o glándula gástrica funcional durante el periodo larval, como se observa en la mayoría de peces del neotrópico (Amorim et al., 2009; Rønnestad et al., 2013; Portella et al., 2014).

Los cambios estructurales e histológicos de los órganos digestivos han sido estudiados; no obstante, aún existen vacíos en el conocimiento de estas fases digestivas relacionados con el cambio celular, diferenciación y recambio de células del intestino, vías de señalización que controlan el desarrollo de diferentes secciones del tracto digestivo y el efecto de los factores ambientales y dietéticos (Rønnestad et al., 2013; Portella et al., 2014; Faccioli et al., 2016), esto dificulta la comprensión de los procesos alimenticios y la generación de estrategias de destete a implementar en el individuo en formación.

En relación, se sabe que algunos factores como la especie, estrategia (R o K) y la temperatura, influyen en la formación de estructuras y órganos digestivos en

las larvas de peces (Melillo-Filho et al., 2014; Gao et al., 2017; Castro-Ruiz et al., 2019). Las variaciones de la temperatura en etapas tempranas, afectan el desarrollo y los procesos de organogénesis, la utilización de las reservas vitelinas de energía y las tasas metabólicas (Rønnestad et al., 1999; Ojanguren & Braña, 2003; Yúfera et al., 2019; Volkoff & Rønnestad, 2020). De manera específica, el aumento de la temperatura sobre los rangos óptimos de la especie, puede provocar un rápido consumo de las reservas vitelinas el cual es utilizado con baja eficiencia metabólica, lo que se refleja en una disminución de energía, esto ocasiona un retardo en la formación del sistema digestivo, bajo crecimiento y alta tasa de mortalidad (Rønnestad et al., 1999; Gillooly et al., 2002; Ojanguren & Braña, 2003; Castro-Ruiz et al., 2019; Volkoff & Rønnestad, 2020).

Otro aspecto fundamental es el nutricional que estimula la formación temprana del sistema digestivo (Zavala-Leal et al., 2011). Generalmente, las larvas cuentan con una considerada proporción de aminoácidos libres (AAL; entre 4.5 a 4.7 %), que son fuente importante de energía hasta la apertura de la boca

(Rivera & Botero, 2009; Zavala-Leal *et al.*, 2011; Rønnestad *et al.*, 2013). Se reporta, que las dietas vivas (zooplankton) ingeridas de manera natural por las larvas, son ricas en AAL (Sipaúba-Tavares & Roca, 2003; Helland *et al.*, 2003; Prieto *et al.*, 2006a; Prieto *et al.*, 2006b; Luna-Figueroa & Arce, 2017), que son usados para la síntesis de proteínas y, para procesos catabólicos como la producción de energía, respiración, liberación y control de hormonas tipo colecistoquinina (CCK) y péptido Y (PY), responsables del control de saciedad o apetito. Además, la CCK estimula la secreción de enzimas pancreáticas desde el momento de la eclosión, sin embargo, la PY tiene el rol antagónico (Rivera & Botero, 2009; Takei & Loretz, 2010; Zavala-Leal *et al.*, 2011; Rønnestad *et al.*, 2013; Tillner *et al.*, 2014; Ji *et al.*, 2015; Ruales *et al.*, 2018). La temprana estimulación de estas hormonas, se ha reportado como uno de los principales factores que regulan la funcionalidad del intestino y los procesos digestivos, para dar inicio a las fases de transición al consumo de dietas inertes (Rivera & Botero, 2009; Zavala-Leal *et al.*, 2011; Rønnestad *et al.*, 2013; Tillner *et al.*, 2014).

Principales enzimas digestivas en el desarrollo de larvas de peces

Las demandas nutritivas de las larvas en la primera alimentación, requieren de un complejo enzimático digestivo eficiente que luego de la deglución, permita asimilar y digerir el alimento suministrado para estimular un óptimo crecimiento y desarrollo tras la reabsorción del saco vitelino (Zambonino & Cahu, 2001; Khoa *et al.*, 2019). Dado que esta eficiencia depende principalmente del tipo y la función de las enzimas digestivas, el estudio de la fisiología digestiva en larvas de peces ha ganado gran atención (Moguel-Hernández *et al.*, 2016; Gao *et al.*, 2017; Khoa *et al.*, 2019; Lipscomb *et al.*, 2020).

Estudios recientes han confirmado que las transcripciones de ARNm de varias enzimas digestivas catalizan la hidrólisis de macronutrientes dispuestos en el saco vitelino y posteriormente, en dietas exógenas, se logra la activación desde la eclosión en la etapa endoexotrófica (Moguel-Hernández *et al.*, 2016; Gao *et al.*, 2017; Khoa *et al.*, 2019). No obstante, debido al desarrollo incipiente de órganos especializados en la liberación constante y abundante de enzimas como el páncreas, hígado y ciegos pilóricos, así como la formación incompleta de un estómago funcional o estructuras que cumplan funciones similares, la actividad enzimática inicial puede que no sea suficiente para la digestión

de las dietas formuladas (Kolkovski, 2001), ya que, en muchas larvas de peces, la mayor actividad de las enzimas que logran hidrolizar y procesar el alimento inerte, principalmente pepsina, se presenta una vez el estómago es completamente funcional (Portella *et al.*, 2014). En este sentido, la digestión de los principales nutrientes durante los primeros DPE, es un proceso del que se tiene limitado conocimiento y que ha sido centrado generalmente, en el intestino medio y en el tercio posterior del tracto digestivo, donde normalmente estas enzimas hidrolizan proteínas, carbohidratos y lípidos secretadas de la mucosa intestinal (proteasas como pepsina), los ciegos pilóricos (lipasas, carbohidrasas y proteinasas), el páncreas (quimotripsinas, tripsinas, fosfolipasas, amilasas, maltasas y lipasas), entre otros (Rønnestad *et al.*, 2013; Ruales *et al.*, 2018; Lipscomb *et al.*, 2020). La actividad inicial y máxima de estas enzimas para algunas larvas, se presentan en la Tabla 2.

La tripsina y la quimotripsina son serina-proteasas que tienen en común la secuencia de aminoácidos (AA) que las conforman (histidina, serina y aspártico); se encuentran en el sistema digestivo de muchos vertebrados y son producidas en el páncreas como tripsinógeno y quimotripsinógeno. La tripsina, escinde las cadenas peptídicas en el lado carboxilo de AA, lisina o arginina, mientras que, la quimotripsina, en el lado carboxilo de AA aromáticos como fenilalanina, tirosina y triptófano. Al ser segregadas en la luz intestinal, se activan e hidrolizan proteínas y además son clave en la activación de otras enzimas pancreáticas, por ejemplo, la tripsina activa los quimotripsinógenos y la proelastasa (Whitaker *et al.*, 2002; Battaner-Arias, 2013; Mata-Sotres *et al.*, 2016).

La actividad específica de tripsina en varias especies de peces, se ha registrado desde los primeros días post eclosión (0 a 2 DPE); sin embargo, el momento de actividad máxima parece variar de acuerdo con la especie y los protocolos alimenticios establecidos. En larvas del pez carnívoro *Pseudoplatystoma punctifer*, la actividad inicial de tripsina se registró al momento de la eclosión, con incremento gradual hasta 20 DPE donde se presenta actividad máxima a temperatura de $27,8 \pm 0,7$ °C (Castro-Ruiz *et al.*, 2019). Comportamiento similar a lo reportado para *Leiocassis longirostris*, otro pez carnívoro con actividad máxima de esta enzima a 22 DPE a temperatura de $24,9 \pm 0,15$ °C (Liu *et al.*, 2012). En cuanto a quimotripsina, la actividad máxima específica varía entre 21-27 DPE para diversas especies como en *Pangasianodon hypophthalmus* (21

DPE) (Rangsin *et al.*, 2012), *Ompok bimaculatus* (21-24 DPE) (Pradhan *et al.*, 2013) y *Pagrus major* (25 DPE) (Khoa *et al.*, 2019). La síntesis de tripsina y quimotripsina durante la embriogénesis y la eclosión de peces, desempeñan un papel vital en la digestión y ruptura del corion del huevo, la escisión de proteínas en el vitelo y en las presas que consume luego que inicia la alimentación exógena, entre otras funciones (Rønnes-tad *et al.*, 2013).

Las amilasas pertenecen al grupo de enzimas de las hidrolasas, encargadas de la hidrólisis del enlace α 1-4 del almidón y el glucógeno, para producir maltosa y oligosacáridos ramificados. Se dividen en α y β -amilasas, siendo la α -amilasa de mayor importancia en los peces y que actúa sobre la amilosa y amilopectina; la secuencia de AA en su centro activo que dan lugar a la hidrólisis, son: Glutamato, Aspartato y Aspartato, unidos a un ligando disacárido (Whitaker *et al.*, 2002; Battaner-Arias, 2013). En algunas especies de peces, esta enzima es sintetizada en el páncreas y se tiene la hipótesis de que es fundamental en la asimilación de carbohidratos contenidos en el zooplancton y en las microdietas usadas en el periodo de destete durante la fase de alevinaje (Mata-Sotres *et al.*, 2016; Lahnsteiner,

2017). La actividad específica de la amilasa en larvas, también se registra desde la eclosión (0 a 1 DPE) y, la actividad máxima varía entre 20 DPE en *P. major* (Khoa *et al.*, 2019), 21 DPE en *P. hypophthalmus* (Rangsin *et al.*, 2012), 30 DPE en *O. bimaculatus* (Pradhan *et al.*, 2013) hasta 36 DPE en *Alosa sapidissima* (Gao *et al.*, 2017) (Tabla 2).

Otras enzimas de mayor importancia son las lipasas, estas pertenecen al grupo de las glicerol-éster hidrolasas que catalizan la hidrólisis de los enlaces éster presentes en los acilglicerolos. Además, pueden catalizar la hidrólisis o síntesis de un grupo amplio de ésteres carboxílicos (Ruiz *et al.*, 2007; González-Bacero *et al.*, 2010). La tríada de AA clásica que permite la hidrólisis, son: nucleófilo-ácido-histidina (Alam *et al.*, 2002; Mead *et al.*, 2002). El centro activo de las lipasas permanece protegido por una cubierta, que puede ser una hélice α -anfífila que impide la entrada del sustrato. Este solo tiene acceso cuando la enzima se encuentra en su conformación activa y la cubierta se ha desplazado (Derewenda *et al.*, 1994; Miled *et al.*, 2003). Las lipasas, son clasificadas en lipasas pancreáticas específicas activadas por co-lipasa y sales biliares y, lipasas neutras no específicas activadas por sales biliares; esta

Tabla 2. Principales enzimas digestivas y su actividad inicial (AIni) y máxima (Amáx) detectadas en diferentes especies de larvas de peces.

Especie	Temp (°C)	Tripsina (DPE)		Quimotripsina. (DPE)		Amilasa (DPE)		Lipasa (DPE)		Pepsina (DPE)		Referencia
		AIni	Amáx	AIni	Amáx	AIni	Amáx	AIni	Amáx	AIni	Amáx	
<i>Alosa sapidissima</i>	20,5-21,5	0	14	-	-	0	36	0	45	27	45	Gao et al. (2017)
<i>Pagrus major</i>	25	0	5 y 40	3	25	1	3, 10 y 20	1	40	10	40	Khoa et al. (2019)
<i>Gymnocorymbus ternetzi</i>	25,0±0,09	2	22	-	-	-	-	6	17	20	25	Lipscomb et al. (2020)
<i>Pseudoplatystoma punctifer*</i>	27,8±0,7	0	20 >	0	27	0	12-17	0	27	4	12-17	Castro-Ruiz et al. (2019)
<i>Leiocassis longirostris</i>	24,9±0,15	0	22	-	-	0	5	0	22	2	5	Liu et al. (2012)
<i>Pangasianodon hypophthalmus</i>	-	-	-	0	21	1	3, 7 y 21	0	2 y 21	-	-	Rangsin et al. (2012)
<i>Ompok bimaculatus</i>	27,0±1,1	1	15	0	21-24	0	30	0	21	15-21	24	Pradhan et al. (2013)

DPE: Días post eclosión.

* DPF: Días post fertilización.

última, importante en la hidrólisis de una amplia gama de lípidos como los glicerofosfolípidos, los ésteres de colesterol y las vitaminas liposolubles (Rivera y Botero, 2009; Rønnestad *et al.*, 2013).

En general, parece que en peces la lipasa activada por bilis (BAL), es la principal enzima secretada por el páncreas de importancia en teleósteos; liberada principalmente en el lumen del intestino anterior e hidroliza los triglicéridos creando productos que se absorben en los enterocitos ubicados en la pared epitelial intestinal (Rivera y Botero, 2009; Tocher, 2010; Rønnestad *et al.*, 2013; Lahnsteiner, 2017; Lipscomb *et al.*, 2020). La actividad máxima de lipasas en el tracto digestivo de algunas larvas, está fuertemente influenciada por el tipo de alimento, el contenido de lípidos, principalmente de ácidos grasos en la dieta, más que por la capacidad digestiva lipolítica (Rønnestad *et al.*, 2013; Lahnsteiner, 2017; Lipscomb *et al.*, 2020). Esta ha sido reportada entre 21 a 23 DPE (Tabla 2), con fluctuaciones durante el periodo larvario, posiblemente relacionado con el cambio de dietas, en *P. hypophthalmus* se reportan dos picos de actividad máxima (2 y 21 DPE) (Rangsin *et al.*, 2012). Por su parte, Castro-Ruiz *et al.* (2019), registraron actividad máxima en *P. punctifer* a 23 DPE, mientras que Liu *et al.* (2012) y Pradhan *et al.* (2013), reportaron para *L. longirostris* y *O. bimaculatus* actividad a 22 y 21 DPE, respectivamente.

Las fosfolipasas A2 (PLA2), son hidrolasas éster carboxílico que constituyen un diverso grupo de 19 enzimas que comparten especificidad del sustrato y que son heterogéneas en secuencia de AA, función y localización (Chowdhury *et al.*, 2019). Juegan un rol importante en una variedad de procesos celulares, incluyendo la digestión, metabolismo, transporte de fosfolípidos y ácidos grasos poliinsaturados. Se encuentran en todos los tipos de células y son secretoras (sPLA2) o citosólicas (cPLA2). En vertebrados, la sPLA2 producida en el páncreas, participa en la digestión de fosfolípidos mediante la hidrólisis de fosfoglicéridos membranales para liberar ácido araquidónico, un importante precursor de eicosanoides (Tocher *et al.*, 2008; García y García, 2009; Rønnestad *et al.*, 2013; Chowdhury *et al.*, 2019).

Los ácidos grasos (AG) están entre los requerimientos nutricionales de mayor importancia a considerar en la nutrición de larvas de peces, entre estos se destacan los ácidos grasos esenciales (AGE), constituidos por el ácido linolénico (ALA), linoléico (AL) y araquidónico (ARA) y que deben ser suplementados en la dieta ya que no son producidos por los peces. Los AGE partici-

pan en la formación de la membrana celular, permiten la fluidez y permeabilidad de la célula en la mayoría de los tejidos, promueven la construcción y renovación de membranas para el rápido crecimiento en los estadios iniciales de vida de los peces (Prieto *et al.*, 2006a; Prieto y Atencio, 2008; Rivera y Botero, 2009) y están directamente relacionados con el desarrollo y estabilidad del sistema inmune, la sobrevivencia y susceptibilidad al estrés, por ello la importancia de su óptimo metabolismo (Koven *et al.*, 2001; Copeman *et al.*, 2002; Arts y Kohler, 2009; Tocher, 2010).

Otra enzima de importancia es la pepsina, producida por las células principales de la mucosa gástrica, concebidas en el estómago funcional en forma de pepsinógeno, por tanto, no se detecta claramente en aquellos peces que carecen de este órgano (Rønnestad *et al.*, 2013; Battaner-Arias, 2013). La pepsina, es el prototipo de las proteasas ácidas, caracterizadas por tener varios residuos ácidos en el centro activo y pH óptimos muy bajos, entre 1.5 y 2.0. En su centro activo hay dos residuos de aspartato (Battaner-Arias, 2013) y, es responsable de hidrolizar los enlaces peptídicos que contienen grupos carboxilo de los AA aromáticos como fenilalanina, triptófano, tirosina, entre otros, que participa en la digestión de las proteínas (Lazo *et al.*, 2011; Rønnestad *et al.*, 2013). El pepsinógeno, en general, contiene toda la secuencia de AA de la pepsina y un segmento precursor N-terminal de 44 AA, que debe ser eliminado para dar lugar a la enzima activa, la cual se da a pH menor de 5 (Battaner-Arias, 2013). La actividad de pepsina es variable entre especies de peces y está relacionado con la edad y funcionalidad del estómago y el tamaño de la larva (Rønnestad *et al.*, 2013; Portella *et al.*, 2014); por ejemplo, en algunas especies de bagres de agua dulce, como *L. longirostris* (Liu *et al.*, 2012) y *P. punctifer* (Castro-Ruiz *et al.*, 2019), la actividad inicial fue aproximadamente a 2 DPE, con aumento gradual hasta el día de máxima actividad entre 5 y 10-14 DPE, respectivamente. A diferencia, en larvas del pez *O. bimaculatus* (Pradhan *et al.*, 2013) la actividad inicial fluctuó entre 15 y 21 DPE, con aumento hasta 24 DPE (día de máxima actividad).

Por lo anterior y según lo planteado por Zambonino-Infante *et al.* (2009), Rønnestad *et al.* (2013), Gao *et al.* (2017) y Yúfera *et al.* (2019), el conocimiento de la actividad enzimática es importante porque arroja información que se puede utilizar para sincronizar los programas de alimentación con el desarrollo de las larvas, así como para implementar programas nutricio-

nales específicos para la edad y la especie, a fin de mejorar la cría de los organismos.

Tipo de dietas y su contribución en el desarrollo de larvas y alevinos de peces

Es claro que las larvas de peces requieren en gran medida las reservas vitelinas, además de alimentos exógenos que contemplen los nutrientes necesarios y la contribución de enzimas exógenas para la asimilación y absorción de los mismos, ya que estas no cuentan con un sistema digestivo eficiente al momento de la eclosión. El uso de alimento vivo en los primeros días de desarrollo, ha sido catalogado como el principal contribuyente de dichos nutrientes y enzimas, mejorando así el desempeño y sobrevivencia de las larvas (Prieto y Atencio, 2008; Marciales-Caro *et al.*, 2010; Sipaúba-Tavares *et al.*, 2014; Prieto *et al.*, 2015; Cheban *et al.*, 2018; Mischke *et al.*, 2019). Sin embargo, la producción de este tipo de microorganismos es en muchas ocasiones, laboriosa y costosa por el equipamiento y la mano de obra constante en el mantenimiento de cepas y cultivos; debido a esto, diversos estudios han abordado otro tipo de estrategias relativamente económicas y prácticas, como es el caso del suministro o no, de microdietas inertes en una fase de destete (Frías-Quintana *et al.*, 2010; Liu *et al.*, 2012; Castañeda-Alvarez *et al.*, 2014; Watanabe *et al.*, 2016; Canada *et al.*, 2017; Kumar *et al.*, 2018; Palma-Cancino *et al.*, 2019); no obstante, el éxito en la producción de larvas con el uso de microdietas es limitado por el desconocimiento del momento de la formación de órganos digestivos especializados que permitan la digestión y asimilación, así como deficiencias nutricionales de aquéllas con respecto a las presas vivas. A continuación, se aborda el uso de estas dos estrategias de alimentación para larvas y alevinos: alimento vivo (cladóceros) y microdietas inertes.

Cladóceros en la larvicultura de peces con énfasis en *Silúridos*

Los cladóceros son crustáceos plantónicos distribuidos ampliamente en las zonas neotropicales (Aranguren-Riaño *et al.*, 2011; Rocha *et al.*, 2011; Fuentes-Reines *et al.*, 2012; Aranguren-Riaño y Monroy-González, 2014). En Colombia, las especies más representativas son *Moina* sp., *Daphnia* sp., *Ceriodaphnia* sp., *Macrothrix* sp., *Diaphanosoma* sp., *Bosmina* sp., entre otras, distribuidas en todos los cuerpos de agua con mayores densidades en cuerpos leníticos como lagos,

ciénagas y embalses, entre otros (Fuentes-Reines *et al.*, 2012; Muñoz *et al.*, 2013; Prieto, 2013; Kotov y Fuentes-Reines 2015; Oviedo-Montiel *et al.*, 2019); estos organismos, son altamente vulnerables a la depredación por larvas de peces en comparación con otros del zooplancton (Prieto y Atencio, 2008; Prieto *et al.*, 2015; Cheban *et al.*, 2018; Mischke *et al.*, 2019).

En los últimos años, estos branquiópodos han ganado atención para su uso en centros de acuicultura como alimento vivo; se han descrito sus benéficas características como fácil producción debido a su alta tasa de crecimiento (Ocampo *et al.*, 2010; Prieto, 2013; Sipaúba-Tavares *et al.*, 2014; Pérez-Legaspi *et al.*, 2015; Prieto *et al.*, 2015; Luna-Figueroa y Arce, 2017), pequeño y variable tamaño durante su ciclo de vida (0,2-6 mm) (Ocampo *et al.*, 2010; Sipaúba-Tavares *et al.*, 2014; Kadhar *et al.*, 2014; Prieto *et al.*, 2015; Luna-Figueroa y Arce, 2017), son presas fáciles de capturar y digerir, coloración y movimiento atractivo, no afectan la calidad del agua y considerable valor nutricional (Bambroo, 2012; Prieto, 2013; Sipaúba-Tavares *et al.*, 2014; Gama-Flores *et al.*, 2015; Pérez-Legaspi *et al.*, 2015; Prieto *et al.*, 2015; Luna-Figueroa y Arce, 2017; Mischke *et al.*, 2019), permiten a estos organismos zooplanctónicos ser una herramienta biotecnológica útil para lograr aumentar la producción de peces de interés comercial.

Estos microorganismos como alimento vivo, son esenciales en la primera alimentación de peces (Otero *et al.*, 2013; Luna-Figueroa y Arce, 2017; Cheban *et al.*, 2018; Mellisa *et al.*, 2018), contribuyen en el óptimo desarrollo de las larvas, mejoran los parámetros zootécnicos y satisfacen en gran medida las demandas nutricionales requeridas (Cheban *et al.*, 2018; Mellisa *et al.*, 2018); resultados atribuidos a su considerado valor nutricional, representado por proteínas (45-78 %), lípidos (15-40 %) (Luna-Figueroa y Arce, 2017; Khudiyi *et al.*, 2018; Cheban *et al.*, 2018), AGE (ALA, AL y ARA) (Gama-Flores *et al.*, 2015; McMeans *et al.*, 2015), AA (lisina y cistina, principalmente) y vitaminas (A, C, D y E) (Luna-Figueroa y Arce, 2017; Khudiyi *et al.*, 2018; Cheban *et al.*, 2018). Adicionalmente, exhiben un amplio espectro de enzimas (proteasas, lipasas, amilasas, peptidasas, entre otras) y aportan entre un 70 a 80 % de la actividad total enzimática en el tracto digestivo de larvas cuando son consumidos (Gao *et al.*, 2017). Estas enzimas exógenas liberadas en el tracto digestivo, actúan en la digestión del propio zooplancton ingerido, y a su vez, estimulan la secreción de enzimas endógenas, lo que contribuye a una adecuada forma-

ción de los órganos y sistemas (Prieto y Atencio, 2008; Rønnestad et al., 2013; Gao et al., 2017; Ruales et al., 2018).

En algunas especies de peces, el alimento vivo propicia la modulación enzimática; por ejemplo, en larvas del sábalo americano *Alosa sapidissima* (Gao et al., 2017), se registró aumento considerado de la actividad de lipasas cuando se ofrecieron rotíferos (*Brachionus calyciflorus*) enriquecidos, incremento repentino de actividad de tripsina al alimentar con cladóceros y nauplios de copépodos, lo que indica un alto contenido de proteínas (52.23%), así como incremento en la actividad de la amilasa, este relacionado al contenido de carbohidratos del zooplancton (6-10%); así mismo, la actividad de la amilasa aumentó considerablemente cuando se suministró una microdieta formulada. Casos similares se observan para larvas de *Diplodus sargus* (Cara et al., 2003), *Petenia splendida* (Treviño et al., 2011), *Cichlasoma urophthalmus* (López-Ramírez et al., 2011), *Leiocassis longirostris* (Liu et al., 2012), *Huso huso* (Asgari et al., 2013), *Argyrosomus regius* (Suzer et al., 2013), *Ompok bimaculatus* (Pradhan et al., 2013), *Pagrus pagrus* (Watanabe et al., 2016), *Pseudoplatystoma punctifer* (Castro-Ruiz et al., 2019), *Atractosteus tropicus* (Palma-Cancino et al., 2019) y *Sander lucioperca* (Ljubobratovic et al., 2020), cuando se alimentaron con diversas presas vivas, principalmente cladóceros.

El uso de cladóceros en la primera alimentación de silúridos de la familia Pimelodidae, ha sido reportado por varios autores, esto demuestra que también existe una influencia en los parámetros de crecimiento y sobrevivencia de las larvas con relación al tipo de presas vivas suministradas (Prieto y Atencio, 2008; Nuñez et al., 2008; Ramírez-Merlano et al., 2010; Valbuena et al., 2013; Da Silva et al., 2013; Prieto et al., 2015). En contexto, Marciales-Caro et al. (2010), evaluaron el crecimiento y sobrevivencia de larvas de bagre rayado *Pseudoplatystoma fasciatum*, alimentadas con zooplancton silvestre enriquecido con AG; mayor sobrevivencia se registró en larvas alimentadas con los cladóceros (*Moina* sp y *Diaphanosoma* sp) enriquecidos y no enriquecidos (58.8 y 63.1 %, respectivamente), comparados con *Artemia* enriquecida y no enriquecida (49.8 y 42.1 %, respectivamente). Nuñez et al. (2008), reportan para larvas de la misma especie, altas tasas de sobrevivencia hasta los 15 DPE cuando se alimentaron con zooplancton silvestre (principalmente el cladóceros *Moina* y copépodos) y *Artemia*. Por su lado, Valbuena et al. (2013), reportaron mayor

tasa de crecimiento, ganancia en peso y sobrevivencia de capaz (*Pimelodus grosskopfii*), cuando se empleó como dieta, nauplios de *Artemia* (18.2 mg, 15.3 mg y 48.3%, respectivamente) seguido de los cladóceros *Moina* y *Ceriodaphnia* (10.5 mg, 5 mg y 6.7%, respectivamente).

En relación, Ramírez-Merlano et al. (2010), en la alimentación de larvas de yaque *Leiarius marmoratus*, evaluaron diferentes dietas con alimentos vivos, nauplios de *Artemia*, cladóceros (*Diaphanosoma*), copépodos (*Diaptomus*), mezcla de cladóceros y copépodos y larvas recién eclosionadas de cachama blanca *P. brachypomus*. La mayor sobrevivencia se registró con nauplios de *Artemia* (55,3 %), seguido por cladóceros (18,6 %), esto reafirma que los cladóceros constituyen una importante alternativa como fuente de alimento vivo en la larvicultura de esta especie. Trabajos realizados en blanquillo *Sorubim cuspicaudus*, Prieto et al. (2015), señalan que el suministro de mesocosmos compuesto por cladóceros y copépodos mejora los parámetros de crecimiento, peso y sobrevivencia, comparadas con aquella alimentadas con nauplios de *Artemia*; esto está relacionado a los hábitos y preferencias alimenticias del género en la fase larvaria, quienes prefieren dentro de los ítems del zooplancton, principalmente cladóceros y copépodos (Prieto y Atencio, 2008). Sobre el tema, Da Silva et al. (2013), observaron que la composición de la dieta en el contenido estomacal de larvas del *Sorubim* híbrido *Pseudoplatystoma corruscans* x *P. reticulatum*, alimentadas con zooplancton silvestre, estaba compuesta principalmente por restos de *Sorubim* (21,85%) producto de canibalismo, *Moina micrura* (19,97%) y, en menor proporción cladóceros como *Chidorus* sp, *Diaphanosoma* sp, y *Macrothrix* sp, demostrando la preferencia por este tipo de organismos zooplanctónicos.

En este sentido, a pesar de las ventajas que presenta el alimento vivo, su producción controlada se ve limitada a la tecnificación, mantenimiento, biología del microorganismo, la susceptibilidad en cuanto al tipo y composición química del alimento, fase de desarrollo y tamaño, lo que se ve reflejado en su valor nutricional (Prieto et al., 2006a; Chen et al., 2015; Jo et al., 2017; Oviedo-Montiel et al., 2019). En países como China, India, Egipto, Chile, entre otros, donde se practica con éxito la acuicultura, la producción de artemia, microalgas, rotíferos, copépodos y cladóceros, son prácticas de rutina en sistemas de cultivo semi intensivos e intensivos con alta sobrevivencia de organismos (Prieto et al., 2006a). En contraste, la producción para pequeños

y medianos productores, se ve reducida al uso de artemia y al manejo de aguas verdes, donde se incluyen abonamientos para el aumento de la productividad primaria (microalgas), dando inicio a la trama alimenticia de una manera práctica y económica (Prieto *et al.*, 2006b; Luna-Figueroa *et al.*, 2010; Prieto, 2013; Luna-Figueroa y Arce, 2017. Sin embargo, debido a la variación nutricional de estos, las tasas de sobrevivencia de las larvas alimentadas no son garantizadas (Gama-Flores *et al.*, 2015; McMeans *et al.*, 2015). Por tal motivo, es imprescindible el mejoramiento, tecnificación y la producción de alimentos vivos de manera económica, acompañada por la estandarización e inclusión de alimentos artificiales que cuenten con las características ideales para las larvas de los peces.

Adaptación de peces al consumo de dieta seca

El interés en cuanto a disminución de costos en la producción masiva de alevinos de peces con fines comerciales, ha llevado a buscar estrategias para remplazar el uso de alimento vivo mediante el empleo de dietas formuladas (Frías-Quintana *et al.*, 2010; Liu *et al.*, 2012; Castañeda-Alvarez *et al.*, 2014; Watanabe *et al.*, 2016; Canada *et al.*, 2017; Kumar *et al.*, 2018; Palma-Cancino *et al.*, 2019). No obstante, la principal limitante es la baja aceptación que tienen estos organismos en la fase de desarrollo larval por el consumo de estas dietas, que en muchas ocasiones, se debe principalmente al hábito alimenticio, siendo más restringido a peces carnívoros (Liu *et al.*, 2012; Canada *et al.*, 2017; Kumar *et al.*, 2018). Esto ha dado lugar a investigaciones relacionadas con estrategias de adaptación al consumo de las dietas logrando resultados prometedores (Frías-Quintana *et al.*, 2010; Liu *et al.*, 2012; Castañeda-Alvarez *et al.*, 2014; Prieto *et al.*, 2015; Watanabe *et al.*, 2016; Castro-Ruiz *et al.*, 2019). Sin embargo, estas microdietas son deficientes en cuanto a los requerimientos nutricionales de larvas, por lo que la fase de formulación de estas es crucial y depende del conocimiento del estado de desarrollo del animal y su alimentación oportuna (Lazo, 2000; Rodríguez, 2009; Liu *et al.*, 2012; Watanabe *et al.*, 2016; Kumar *et al.*, 2018).

El alimento inerte para larvas de peces, de acuerdo con el método de fabricación, puede ser clasificado en tres tipos de microdietas: micropartículas, microcápsulas y hojuelas (Lazo, 2000; Langdon *et al.*, 2007; Rodríguez, 2009; Castañeda-Alvarez *et al.*, 2014; Watanabe *et al.*, 2016; Palma-Cancino *et al.*, 2019). Las micropartículas son fáciles de elaborar y se caracterizan por presentar tamaños inferiores a 200 micras, sin

embargo, presentan la desventaja que sufren rápida lixiviación de los ingredientes al no presentar una pared impermeable, lo que ocasiona pérdida de nutrientes y deterioro de la calidad del agua (Lazo, 2000; Langdon *et al.*, 2007; Rodríguez, 2009; Luzardo-Alvarez *et al.*, 2010; Bautista-Teruel *et al.*, 2013; Rodrigáñez *et al.*, 2018). Las microcápsulas, que varían entre 0.2 a 5000 μm de acuerdo con el método de fabricación (microcápsulas de proteína Nylon, microgel de alginato de calcio, micropartículas con paredes de gelatina y acacia, de membrana líquida con cubierta de parafina, entre otros). Esta dieta presenta desventajas como la baja solubilidad del compuesto encapsulador y la alta tecnología que requiere su fabricación, sin embargo, se considera que este método garantiza la cantidad de nutrientes que se suministra a las larvas (Langdon *et al.*, 2007; Rodríguez, 2009; Sáenz *et al.*, 2011; Bautista-Teruel *et al.*, 2013; Rodrigáñez *et al.*, 2018). Por último, el método de hojuelas se caracteriza porque los ingredientes de la dieta y un aglutinante, son molidos y cocidos bajo presión mediante un tambor rotatorio, generando una hojuela que puede ser molida de acuerdo con el tamaño de la boca de las larvas. La principal desventaja de este método, es que al igual que las micropartículas, presentan alto grado de lixiviación (Langdon *et al.*, 2007; Rodríguez, 2009; Luzardo-Alvarez *et al.*, 2010; Sáenz *et al.*, 2011; Bautista-Teruel *et al.*, 2013).

Así mismo, de acuerdo con la estrategia de suministro de alimento a larvas, se establece la cantidad de alimento y la etapa en la que se realiza. Generalmente según Rodríguez, (2009), las estrategias más empleadas, son: suministro directo, destete tardío, destete progresivo y co-alimentación. En el suministro directo, las dietas artificiales se proveen cuando las larvas presentan un estado avanzado de desarrollo al iniciar la alimentación exógena; se emplea principalmente en especies de agua dulce y salmónidos (Lazo, 2000; Rodríguez, 2009; Castañeda-Alvarez *et al.*, 2014; Palma-Cancino *et al.*, 2019). El destete tardío, consiste en ofrecer a las larvas que han desarrollado un estómago funcional, directamente el alimento artificial; esto, generalmente se lleva a cabo entre el primer y segundo mes de desarrollo (Lazo, 2000; Luzardo-Alvarez *et al.*, 2010; Sáenz *et al.*, 2011). En cuanto al destete progresivo, debido a que en ocasiones es difícil lograr que el animal acepte el cambio de alimento vivo a inerte, estos se suministran en conjunto desde el inicio de la alimentación exógena y, paulatinamente se incrementa la proporción de la dieta artificial y se reduce la del alimento vivo. Esta última es la que ha reportado el ma-

yor éxito con diversas especies de peces (Lazo, 2000; Rodríguez, 2009; Castañeda-Alvarez *et al.*, 2014; Watanabe *et al.*, 2016). La co-alimentación, es similar al destete progresivo, es decir, se implementan dietas vivas e inertes al tiempo; la diferencia radica en el uso de aguas verdes (microalgas) con el fin de reducir la utilización de alimento vivo comercial (rotíferos y artemia) durante la primera alimentación de larvas de peces (Lazo, 2000; Kumar *et al.*, 2018), lo que permite que las larvas se acostumbren a la presencia de la microdieta y la asimilen como una parte de su entorno disminuyendo el trauma del destete (Cahu y Zambonino, 2001; Rodríguez, 2009; Luzardo-Alvarez *et al.*, 2010; Sáenz *et al.*, 2011; Kumar *et al.*, 2018).

Adicional a las estrategias descritas, Castañeda-Alvarez *et al.* (2014), Prieto *et al.* (2015) y Carrera, (2018), sugieren durante la fase de adaptación o destete en peces con hábitos carnívoros, la inclusión de una dieta húmeda, la cual se debe suministrar simultáneamente con el alimento vivo y remplazada gradualmente por la dieta seca, así se obtiene mayor número de animales de calidad y resistencia al final de la fase. La composición de la dieta húmeda, se caracteriza por presentar suplemento proteico de origen animal (Marciales-Caro *et al.*, 2010; Prieto *et al.*, 2015; Carrera, 2018). Esto permite la activación directa e indirecta de enzimas como precursores o activadores de los procesos de asimilación y absorción, así, una mayor digestibilidad de las dietas secas. Adicionalmente, se cubre en gran parte las necesidades energéticas de los organismos y propicia las características de estímulos químicos (olor, sabor y palatabilidad del alimento) y visuales (color) que son clave para peces carnívoros (Kolkovski, 2001; Marciales-Caro *et al.*, 2010; Prieto *et al.*, 2015; Carrera, 2018).

Trabajos publicados en la última década, reportan alentadores resultados cuando se implementa la estrategia de destete con la formulación adecuada de la dieta. En este sentido, Frías-Quintana *et al.* (2010), evaluaron alimentos microparticulados en el crecimiento y supervivencia de larvas de pejelagarto *Atractosteus tropicus*. Los autores reportaron que, las dietas en harina a base de camarón y jaiba, y la combinación de cerdo y pollo, presentaron el mayor grado de hidrólisis *in vitro*, mientras que la mayor liberación de aminoácidos totales se obtuvo con un hidrolizado de harina de pescado. Del mismo modo, el mejor rendimiento larval, se presentó en la dieta con harina de pescado y la combinación de cerdo y pollo, obteniendo mayor crecimiento y supervivencia (105 mm, 75% y 98 mm, 68% respectivamente).

te). Los investigadores concluyen que la utilización de alimentos diseñados considerando la fisiología digestiva permite mejorar el crecimiento y la producción de larvas de esa especie, lo que resalta la importancia del conocimiento fisiológico.

Otra investigación realizada por Liu *et al.* (2012), usó estrategias en el destete del bagre chino *Leiocassis longirostris*. En primera instancia se investigó el efecto del destete abrupto de las presas vivas (Nauplios de *Artemia*) a la microdieta a 5, 6, 7, 8, 10 DPE, respectivamente. Después se examinó el efecto del destete progresivo a diferentes edades (6, 8 y 10 DPE). Según los autores, al destetar con alimento vivo solo la lisozima aumentó significativamente en el grupo introducido a la microdieta en 8 y 10 DPE, que sugiere iniciar el destete abrupto del bagre chino después de 10 DPE. Además, sugieren que el destete progresivo podría reducir el estrés de las larvas y por lo tanto comenzar desde a 6 DPE. En contexto, Palma-Cancino *et al.* (2019), evaluaron diferentes dietas en la alimentación de larvas de pejelagarto *Atractosteus tropicus*; dentro de las dietas evaluadas, las larvas en co-alimentación (nauplio de *Artemia* y dieta diseñada para la especie por 10 días), reflejaron los mejores resultados en crecimiento, sobrevivencia y disminución del canibalismo. Esto destaca la importancia de los periodos de transición apropiados para diferentes especies, con el uso de alimento vivo y las microdietas empleadas.

Referente al uso de dietas húmedas en los periodos de destete, Castañeda-Alvarez *et al.* (2014), alimentaron durante 15 días larvas de bagre rayado *Pseudoplatystoma metaense* en su transición a dieta inerte con pasta de cachama (*Piaractus brachypomus*) (PC) y pasta de corazón bovino (PCB). Los autores señalan, que las larvas alimentadas con PCB reflejaron mayor ganancia en peso (999.8 ± 404.7 mg) y longitud (8.1 ± 0.5 mm), que las alimentadas con PC (504.4 ± 365.6 mg y 6.7 ± 0.5 mm, respectivamente), sin alterar el porcentaje de sobrevivencia (80.0 ± 3.5 y 91.5 ± 7.6 %, respectivamente). Los autores recomiendan el uso de corazón bovino en la alimentación de juveniles de bagre rayado por un período de 15 días para la adaptación al consumo de dietas secas. Sobre el tema, Prieto *et al.* (2015) evaluaron dos estrategias de destete del bagre blanco *Sorubim cuspicaudus*, usando sustitución abrupta de alimento vivo (*Artemia salina*) a dieta seca y, transición con dieta húmeda de pasta de corazón bovino hasta la alimentación con dietas secas. Los parámetros de crecimiento no presentaron diferencias entre las dos estrategias, pero si se observó mayor vitalidad y me-

nor mortalidad en larvas alimentadas con la pasta de corazón bovino, en el periodo de alimentación con dietas secas.

Lo anterior sugiere que la implementación de una dieta húmeda en la alimentación de larvas de peces carnívoros, pueda no ser necesaria para mejorar los parámetros de crecimiento, pero puede favorecer la sobrevivencia y calidad de las larvas cuando inician la alimentación con una dieta seca comercial. Cabe resaltar, que es indispensable la formulación de una dieta adecuada para la especie, de acuerdo con sus requerimientos fisiológicos, nutricionales y de la etapa de desarrollo.

Conclusiones

En general, el complejo conocimiento de la capacidad fisiológica, de los cambios en el desarrollo del tracto digestivo, la formación de órganos, la activación de enzimas asociadas con el proceso de asimilación de alimentos, así como establecer protocolos de alimentación que coincidan con los requisitos nutricionales de una especie y edad en particular, pueden ayudar a identificar los factores limitantes durante la cría de larvas y reducir los grandes problemas que se presentan durante el proceso de destete. De esta manera, es aconsejable el estudio detallado de cada especie de interés comercial, ecológico y de preservación, además, del desarrollo de técnicas avanzadas que permitan realizar análisis detallados sobre el estado larval y de esta manera aprovechar al máximo los recursos pesqueros a nivel global.

Referencias

- Rodríguez A. Avances y Perspectivas en Microdietas para Larvas de Peces. *AquaTIC*, 2009;30:1-18. <http://revistaaquatic.com/ojs/index.php/aquatic/article/view/189>
- Aiemsomboon K, Khammee W, Bunlipatanon P, Na-Nakorn U. Ontogenetic development of the digestive tract and ultrastructure of the anterior intestinal epithelia in tiger grouper *Epinephelus fuscoguttatus* (Forsskål, 1775) larvae. *Agriculture and Natural Resources*, 2017;51(6):445-453. <https://doi.org/10.1016/j.anres.2018.03.010>
- Alam M, Vance DE, Lehner R. Structure-function analysis of human triacylglycerol hydrolase by site-directed mutagenesis: Identification of the catalytic triad and a glycosylation site. *Biochemistry*, 2002;41(21):6679-6687. <https://doi.org/10.1021/bi0255625>
- Amorim MP, Gomes BVC, Martins YS, Sato Y, Rizzo E, Bazzoli N. Early development of the silver catfish *Rhamdia quelen* (Quoy & Gaimard, 1824) (Pisces:Heptapteridae) from the São Francisco River Basin, Brazil. *Aquaculture Research*, 2009;40(2):172-180. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2008.02079.x>
- Aranguren-Riaño N, Guisande C, Ospina R. Factors controlling crustacean zooplankton species richness in Neotropical lakes. *Journal of Plankton Research*, 2011;33(8):1295-1303. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbr028>
- Aranguren-Riaño N, Monroy-González J. Respuestas del zooplancton en un sistema tropical (Embalse la Chapa, Colombia) con alta tensión ambiental. *Acta Biológica Colombiana*, 2014;19(2):281-290.
- Arts T, Kohler C. (2009). Health and condition in fish: the influence of lipids on membrane competency and immune response. *Lipids in aquatic ecosystems*, p.p. 237-256.
- Asgari R, Rafiee G, Eagderi S, Noori F, Agh N, Poorbagher H, Gisbert E. Ontogeny of the digestive enzyme activities in hatchery produced Beluga (*Huso huso*). *Aquaculture*, 2013;416(417):33-40. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2013.08.014>
- Atencio-García V, García Y, Pérez J, Pardo-Carrasco S, Prieto-Guevara MJ. Efecto de la densidad de siembra en el manejo de la primera alimentación de larvas de bagre blanco *Sorubim cuspi-caudus*. *Revista Científica Sabia*, 2016;1(3):32-45.
- Balon EK. Saltatory processes and altricial to precocial forms in the ontogeny of fishes. *Integrative and Comparative Biology*, 1981;21(2):573-596. <https://doi.org/10.1093/icb/21.2.573>
- Bambroo, P. (2012). Sobre la sustitución de la dieta y el peso de adaptación en larvas de carpa *Cyprinus carpio*. *Revista India de Investigación Científica*, 133-137.
- Battaner A. (2013). Introducción a la bioquímica, 2. Parte 2, Enzimología.
- Bautista-Teruel N, De La Pena R, Asutilla J. Evaluation of agar-bound microparticulate diet as alternative food in abalone hatchery: effects of agar concentrations and feeding frequencies. *Journal of Shellfish Research*, 2013;32(1):9-15.
- Cahu C, Infante JZ. Substitution of live food by formulated diets in marine fish larvae. *Aquaculture*, 2001;200(1-2):161-180.
- Canada P, Conceição LEC, Mira S, Teodósio R, Fernandes JMO, Barrios C, Millán F, Pedroche J, Valente LMP, Engrola S. Dietary protein complexity modulates growth, protein utilisation and the expression of protein digestion-related genes in Senegalese sole larvae. *Aquaculture*, 2017;479:273-284. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2017.05.028>
- Cara JB, Moyano FJ, Cárdenas S, Fernández-Díaz C, Yúfera M. Assessment of digestive enzyme activities during larval development of white bream. *Journal of Fish Biology*, 2003;63(1):48-58. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00120.x>
- Carrera SC. Crecimiento y sobrevivencia de larvas de capaz (*Pimelodus grosskopfii*) durante la transición a una dieta seca. *Interciencia*, 2018;43:111-114.

- Castañeda-Alvarez G, Gutiérrez-Espinosa M, Santamaría-Pérez F. Alimentación de alevinos de bagre rayado, *Pseudoplatystoma metaense* (Buitrago-Suárez y Burr 2007): cambio a dieta inerte. *Orinoquia*, 2014; 18(1), 198-202. <https://doi.org/10.22579/20112629.376>
- Castro-Ruiz D, Mozanzadeh MT, Fernández-Méndez C, Andree KB, García-Dávila C, Cahu C, Gisbert E, Darias MJ. Ontogeny of the digestive enzyme activity of the Amazonian pimelodid catfish *Pseudoplatystoma punctifer* (Castelnau, 1855). *Aquaculture*, 2019;504(August 2018):210-218. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.01.059>
- Cheban L, Grynko O, Dorosh I. Co-cultivation of *Daphnia magna* (Straus) and *Desmodesmus armatus* (chod.) Hegew. in recirculating aquaculture system wastewater. *Arch Pol Fisheries*, 2018;26(1):57-64.
- Chen R, Xu N, Zhao F, Wu Y, Huang Y, Yang Z. Temperature-dependent effect of food size on the reproductive performances of the small-sized cladoceran *Moina micrura*. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2019;59:297-301. <https://doi.org/10.1016/j.bse.2015.02.013>
- Chowdhury DK, Sardar P, Kumar S, Varghese T. PHOSPHOLIPID: AN ESSENTIAL NUTRIENT FOR FISH LARVAE PHOSPHOLIPID: AN ESSENTIAL NUTRIENT FOR FISH LARVAE. *Journal of Experimental Zoology*, 2019;22(1):1-5. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20193523231>
- Copeman A, Parrish C, Brown A, Harel M. Effects of docosahexaenoic, eicosapentaenoic, and arachidonic acids on the early growth, survival, lipid composition and pigmentation of yellowtail flounder (*Limanda ferruginea*): a live food enrichment experiment. *Aquaculture*, 2002;210(1-4):285-304.
- Cuenca-Soria CA, Álvarez-González CA, Ortiz-Galindo JL, Tovar-Ramírez D, Guerrero-Zárate R, Aguilar-Hernández S, Perera-García MA, Hernández-Gómez R, Gisbert E. Histological development of the digestive system of Mayan cichlid *Cichlasoma urophthalmus* (Günther 1862). *Journal of Applied Ichthyology*, 2013;29(6):1304-1312. <https://doi.org/10.1111/jai.12307>
- Da Silva AF, Regina-Russo M, de Araújo-Ramos L, Simões-Rocha A. Alimentação de larvas do surubim híbrido *Pseudoplatystoma* sp. sob duas condições de manejo alimentar. *Acta Scientiarum - Biological Sciences*, 2013;35(2):149-155. <https://doi.org/10.4025/actasciobiolsci.v35i2.15359>
- Derewenda U, Swenson L, Wei Y, Green R, Kobos PM, Joerger R, Haas MJ, Derewenda ZS. Conformational lability of lipases observed in the absence of an oil-water interface: Crystallographic studies of enzymes from the fungi *Humicola lanuginosa* and *Rhizopus delemar*. *Journal of Lipid Research*, 1994;35(3):524-534. <https://doi.org/10.2210/pdb1tib/pdb>
- Faccioli CK, Chedid RA, Mori RH, Amaral AC, do Belmont RAF, Vicentini IBF, Vicentini CA. Organogenesis of the digestive system in Neotropical carnivorous freshwater catfish *Hemisorubim platyrhynchos* (Siluriformes: Pimelodidae). *Aquaculture*, 2016;451:205-212. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.09.009>
- Frías-Quintana C, Álvarez-González C, Márquez-Couturier G. Diseño de microdietas para el larvicultivo de pejelagarto *Atractosteus tropicus*, Gill 1863. *Universidad y Ciencia*, 2010;26(3):265-282. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0186-29792010000300006
- Fuentes-Reines J, Zoppi E, Morón E, Gámez D, López C. Conocimiento de la fauna de Cladocera (crustacea: branchiopoda) de la Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia. *INVENAR*, 2012;41(1):121-164.
- Gama-Flores J, Huidobro-Salas M, Sarma S, Nandini S, Zepeda-Mejía, Gulati R. Temperature and age affect the life history characteristics and fatty acid profiles of *Moina macrocopa* (Cladocera). *Journal of thermal biology*, 2015;53:135-142.
- Gao XQ, Liu ZF, Guan CT, Huang B, Lei JL, Li J, Guo ZL, Wang YH, Hong L. Developmental changes in digestive enzyme activity in American shad, *Alosa sapidissima*, during early ontogeny. *Fish Physiology and Biochemistry*, 2017;43(2):397-409. <https://doi.org/10.1007/s10695-016-0295-2>
- García A, García A. Fosfolipasas a2 : Grandes Familias y mecanismos de acción. *Medicina*, 2009;18(c): 199-209. <https://revistas.fucsalud.edu.co/index.php/repertorio/article/view/555>
- Gillooly J, Charnov E, Geoffrey B, West-Savage V, Brown J. (2002). Effects of size and temperature on developmental time. *NATURE*, p. 417.
- González-Bacerio J, Moreno-Medina V, del Monte-Martínez A. Lipases: enzymes having the potential for developing immobilised biocatalysts by interfacial adsorption. *Revista Colombiana de Biotecnología*, 2010;12(1):113-140. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=77617786013>
- Hachero-Cruzado I, Ortiz-Delgado JB, Borrega B, Herrera M, Navas JI, Sarasquete C. Larval organogenesis of flatfish brill *Scophthalmus rhombus* L: Histological and histochemical aspects. *Aquaculture*, 2009;286(1-2):138-149. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.09.039>
- Helland S, Terjesen BF, Berg L. Free amino acid and protein content in the planktonic copepod *Temora longicornis* compared to *Artemia franciscana*. *Aquaculture*, 2003;215(1-4):213-228. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(02\)00043-1](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(02)00043-1)
- Honji RM, Tolussi CE, Mello PH, Caneppele D, Moreira RG. Embryonic development and larval stages of *Steindachneridion parahybae* (Siluriformes: Pimelodidae) - implications for the conservation and rearing of this endangered Neotropical species. *Neotropical Ichthyology*, 2012;10(2):313-327. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252012005000009>
- Izquierdo MS, Socorro J, Arantzamendi L, Hernández-Cruz CM. (2000). *Digestión, Absorción y Utilización de Lípidos en Larvas de Peces Marinos*. 251-263. https://d1wqtts1x7le7.cloudfront.net/43744635/Digestin_absorcio_y_utilizacin_de_lpidos20160315-9800-1cygiyb.pdf?1458041601=&response-content-disposition=inline%3B+filename%3DDigestion_Absorcio_y_Utilizacion_de_Lip.pdf&Expires=1594964007&Signature=eCKpep

- Ji W, Hai-Chao P, Kai-Jian W, Gui-Rong Z, Ze-Chao S, Rui-Bin Y, Gui-Wei Z, Wei-Min W. Ghrelin, neuropeptide Y (NPY) and cholecystokinin (CCK) in blunt snout bream (*Megalobrama amblycephala*): cDNA cloning, tissue distribution and mRNA expression changes responding to fasting and refeeding. *General and Comparative Endocrinology*, 2015;223:108-119. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2015.08.009>.
- Jo N, Kang JJ, Park WG, Lee BR, Yun MS, Lee JH, Kim SM, Lee D, Joo HT, Lee JH, Ahn SH, Lee SH. Seasonal variation in the biochemical compositions of phytoplankton and zooplankton communities in the southwestern East/Japan Sea. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2017;143(December 2016):82-90. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2016.12.001>
- Kadhar A, Kumar A, Ali J, John A. (2014). Studies on the survival and growth of fry of *Catla catla* (Hamilton, 1922) using live feed. *Journal of marine biology*, 842381.
- Khoa TND, Waqalevu V, Honda A, Shiozaki K, Kotani T. Early ontogenetic development, digestive enzymatic activity and gene expression in red sea bream (*Pagrus major*). *Aquaculture*, 2019;512(April): 734283. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.734283>
- Khudiyi O, Kushniryk O, Khuda L, Marchenko M. Differences in nutritional value and amino acid composition of *Moina macrocopa* (Straus) using yeast *Saccharomyces cerevisiae* and *Rhodotorula glutinis* as fodder substrates. *International Letters of Natural Sciences*, 2018;68:27-34.
- Kolkovski S. Digestive enzymes in fish larvae and juveniles— implications and applications to formulated diets. *Aquaculture*, 2001;200:181-201.
- Kotov AA, Fuentes-Reines JM. An annotated checklist of the Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) of Colombia. *Zootaxa*, 2015;4044(4):493-510.
- Koven W, Kolkovski S, Hadas E, Gamsiz K, Tandler A. Advances in the development of microdiets for gilthead seabream, *Sparus aurata*: A review. *Aquaculture*, 2001;194(1-2):107-121. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(00\)00501-9](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(00)00501-9)
- Kozarić Z, Kužir S, Petrinec Z, Gjurčević E, Božić M. The development of the digestive tract in larval European catfish (*Silurus glanis* L.). *Journal of Veterinary Medicine Series C: Anatomia Histologia Embryologia*, 2008;37(2):141-146. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0264.2007.00812.x>
- Kumar A, Pradhan PK, Chadha NK, Mohindra V, Tiwari VK, Sood N. Effect of Dietary Regimes on Development of Digestive System of Stinging Catfish, *Heteropneustes fossilis* (Bloch) Larvae. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 2018;7(08):413-421. <https://doi.org/10.20546/ijcmas.2018.708.047>
- Lahnsteiner F. Digestive enzyme system of larvae of different freshwater teleosts and its differentiation during the initial phase of exogenous feeding. *Czech Journal of Animal Science*, 2017;62(10):403-416. <https://doi.org/10.17221/25/2016-CJAS>
- Langdon C, Clack B, Önal U. Complex microparticles for delivery of low-molecular weight, water-soluble nutrients and pharmaceuticals to marine fish larvae. *Aquaculture*, 2007;268(1-4 SPEC. ISS.): 143-148. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2007.04.035>
- Lazo JP, Darias MJ, Gisbert E. (2011). Digestive Development and Nutrient Requirements Ontogeny of the digestive tract. En *Larval fish nutrition* (pp. 3-46). <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/9780470959862.ch1>
- Lazo J. 2000. Conocimiento actual y nuevas perspectivas en el desarrollo de dietas para larvas de peces marinos. In: Cruz-Suárez, L.E., Ricque-Marie, D., Tapia-Salazar, M., Olvera-Novoa, M.A. y Civera-Cerecedo, R., (Eds.). *Avances en Nutrición Acuícola V. Memorias del V Simposium Internacional de Nutrición Acuícola*. 19-22, noviembre, 2000. Mérida, Yucatán, México.
- Lipscomb TN, Yanong RP, Ramee SW, DiMaggio MA. Histological, histochemical and biochemical characterization of larval digestive system ontogeny in black tetra *Gymnocorymbus ternetzi* to inform aquaculture weaning protocols. *Aquaculture*, 2020;520(October 2019):734957. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.734957>
- Liu B, Zhu X, Lei W, Yang Y, Han D, Jin J, Xie S. Effects of different weaning strategies on survival and growth in Chinese longsnout catfish (*Leiocassis longirostris* Günther) larvae. *Aquaculture*, 2012;364(365):13-18. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2012.04.051>
- Ljubobratovic U, Kosanovic D, Demény FZ, Krajcsovics A, Vukotic G, Stanisavljevic N, Golic N, Jeney G, Lukic J. The effect of live and inert feed treatment with lactobacilli on weaning success in intensively reared pike-perch larvae. *Aquaculture*, 2020;516(August 2019):734608. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.734608>
- López VV, Gustavo GA, Galavíz MA, Román-Reyes C, Medina-Hernández EA, Dabrowski K, Haws MC. Descripción histológica comparativa del desarrollo del sistema digestivo y visual de larvas de chame *Dormitator latifrons* (Pisces: Eleotridae). *Latin American Journal of Aquatic Research*, 2015;43(3):484-494. <https://doi.org/10.3856/vol43-issue3-fulltext-10>
- López-Ramírez G, Cuenca-Soria CA, Alvarez-González CA, Tovar-Ramírez D, Ortiz-Galindo JL, Perales-García N, Márquez-Couturier G, Arias-Rodríguez L, Indy JR, Contreras-Sánchez WM, Gisbert E, Moyano FJ. Development of digestive enzymes in larvae of Mayan cichlid *Cichlasoma urophthalmus*. *Fish Physiology and Biochemistry*, 2011;37(1):197-208. <https://doi.org/10.1007/s10695-010-9431-6>
- Luna-Figueroa J, Arce-Urbe E. Un menú diverso y nutritivo en la dieta de peces: «El Alimento Vivo». a *Diverse and Nutritional Menu in Fish Diets: «Live Feed»*, 2017;10(9):112-116. <http://revista-agroproductividad.org/index.php/agroproductividad/article/view/985>
- Luna-Figueroa J, Vargas ZT, de J-Figueroa TJ. Alimento vivo como alternativa en la dieta de larvas y juveniles de *Pterophyllum scalare* (Lichtenstein, 1823). *Avances en Investigación Agropecuaria*, 2010;14(3):63-72.
- Luzardo-Alvarez A, Otero-Espinar J, Blanco-Méndez J. Microencapsulation of diets and vaccines for cultured fishes, crustaceans

- and bivalve mollusks. *Journal of drug delivery science and technology*, 2010;20(4):277-288.
- Maciel CMRR, Lanna EAT, Maciel-Junior A, Donzele JL, Neves CA, Menin E. Morphological and behavioral development of the piranjuba larvae. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 2010;39(5):961-970. <https://doi.org/10.1590/s1516-35982010000500004>
- Marciales-Caro L, Díaz-Olarte J, Medina-Robles V, Cruz-Casallas P. Evaluación del crecimiento y sobrevivencia de larvas de bagre rayado *Pseudoplatystoma fasciatum* (Linnaeus, 1766) alimentadas con alimento vivo natural y enriquecido con ácidos grasos. *Rev Colomb Cienc Pecu*, 2010;23:308-316.
- Mata-Sotres JA, Martos-Sitcha JA, Astola A, Yúfera M, Martínez-Rodríguez G. Cloning and molecular ontogeny of digestive enzymes in fed and food-deprived developing gilthead seabream (*Sparus aurata*) larvae. *Comparative Biochemistry and Physiology Part - B: Biochemistry and Molecular Biology*, 2016;191:53-65. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2015.09.006>
- McMeans B, Koussoroplis A, Kainz J. Effects of seasonal seston and temperature changes on lake zooplankton fatty acids. *Limnology and Oceanography*, 2015;60(2):573-583.
- Mead JR, Irvine SA, Ramji DP. Lipoprotein lipase: Structure, function, regulation, and role in disease. *Journal of Molecular Medicine*, 2002;80(12):753-769. <https://doi.org/10.1007/s00109-002-0384-9>
- Melillo-Filho R, Takata R, Santos AEH, de Souza e Silva W, Ikeda AL, Rodrigues LA, dos Santos JCE, Salero AL, Luz RK. Draining system and feeding rate during the initial development of *Lophosilurus alexandri* (Steindachner, 1877), a carnivorous freshwater fish. *Aquaculture Research*, 2014;45(12):1913-1920. <https://doi.org/10.1111/are.12139>
- Mellisa S, Rahimi SAE, Umiati U. The effect of different live feeds on the growth and survival of comet goldfish *Carrasius auratus* larvae. In *IOP Conference Series: Environ Earth Sci*, 2018;216(1):12-25.
- Miled N, Bussetta C, De Caro A, Rivière M, Berti L, Cnaan S. Importance of the lid and cap domains for the catalytic activity of gastric lipases. *Comparative Biochemistry and Physiology - B Biochemistry and Molecular Biology*, 2003;136(1):131-138. [https://doi.org/10.1016/S1096-4959\(03\)00183-0](https://doi.org/10.1016/S1096-4959(03)00183-0)
- Mischke C, Filbrun J, Li M, Chatakondi N. Quantifying the contribution of zooplankton to channel catfish and hybrid catfish growth in nursery ponds. *Aquaculture*, 2019;510:51-55. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.05.037>
- Moguel-Hernández I, Peña R, Andree KB, Tovar-Ramirez D, Bonacic K, Dumas S, Gisbert E. Ontogeny changes and weaning effects in gene expression patterns of digestive enzymes and regulatory digestive factors in spotted rose snapper (*Lutjanus guttatus*) larvae. *Fish Physiology and Biochemistry*, 2016;42(5):1319-1334. <https://doi.org/10.1007/s10695-016-0220-8>
- Muñoz M, Medina V, Cruz-Casallas P. Efecto del fotoperiodo y del alimento sobre la productividad de dos cladóceros nativos (*Moina* sp. y *Diaphanosoma* sp.) de la Orinoquia colombiana. *Rev. U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica*, 2013;16(1):167-174.
- Núñez J, Dugué R, Corcuay-Arana N, Duponchelle F, Renno JF, Raynaud T, Hubert N, Legendre M. Induced breeding and larval rearing of Surubí, *Pseudoplatystoma fasciatum* (Linnaeus, 1766), from the Bolivian Amazon. *Aquaculture Research*, 2008;39(7):764-776. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2008.01928.x>
- Ocampo L, Botero M, Restrepo L. Revista Colombiana de Evaluación del crecimiento de un cultivo de *Daphnia magna*. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 2010;23(4):78-85. <http://bibliotecadigital.udea.edu.co/handle/10495/8330>
- Ojanguren F, Brañan F. Thermal dependence of embryonic growth and development in brown trout. *Journal of Fish Biology*, 2003;62:580-590. doi:10.1046/j.0022-1112.2003.00049.x
- Otero A, Muñoz M, Medina-Robles V, Cruz-Casallas P. Efecto del alimento sobre variables productivas de dos especies de cladóceros bajo condiciones de laboratorio. *Revista MVZ Córdoba*, 2013;18(SUPPL.): 3642-3647. <https://doi.org/10.21897/rmvz.130>
- Oviedo-Montiel H, Herrera-Cruz E, Hoya-Florez J, Prieto-Guevara M, Estrada-Posada A, Yepes-Blandón J. Crecimiento poblacional de *Macrothrix spinosa* alimentada con *Chlorella* sp. Orinoquia, 2019;23(2): 79-86. <https://doi.org/10.22579/201112629.571>
- Palma-Cancino DJ, Martínez-García R, Álvarez-González CA, Camarillo-Coop S, Peña-Marín ES. Esquemas de alimentación para larvicultura de pejelagarto (*Atractosteus tropicus* Gill): crecimiento, supervivencia y canibalismo. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, 2019;6(17):273. <https://doi.org/10.19136/era.a6n17.2092>
- Peña R, Dumas S, Villalejo-Fuerte M, Ortíz-Galindo JL. Ontogenetic development of the digestive tract in reared spotted sand bass *Paralabrax maculatofasciatus* larvae. *Aquaculture*, 2003;219(1-4):633-644. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(02\)00352-6](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(02)00352-6)
- Pérez-Legaspi I, García A, Garatachia M, Hernández M, Pérez C, Ortega L. Influencia de la temperatura y tipo de alimento en la historia de vida de *Ceriodaphnia cornuta* Sars 1885 (Crustacea: Cladocera). *Investigación y Ciencia de la Universidad Autónoma de Aguascalientes*, 2015;64:11-18.
- Portella MC, Jomori RK, Leitão NJ, Menossi OCC, Freitas TM, Kojima JT, Lopes TS, Clavijo-Ayala JA, Carneiro DJ. Larval development of indigenous South American freshwater fish species, with particular reference to pacu (*Piaractus mesopotamicus*): A review. *Aquaculture*, 2014;432:402-417. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2014.04.032>
- Pradhan, P. K., Jena, J., Mitra, G., Sood, N., & Gisbert, E. (2013). Ontogeny of the digestive enzymes in butter catfish *Ompok bimaculatus* (Bloch) larvae. *Aquaculture*, 372-375, 62-69. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2012.10.024>
- Prieto, M. J., Logato, R., Moraes, G. F. De, Okamura, D., & Araújo, F. G. De. (2006b). Tipo de alimento, sobrevivência e desempenho inicial de pós-larvas de pacu (*Piaractus mesopotamicus*). *Ciencias Agropecuarias. Universidad Federal de Lavras*, 30(5),

- 1002-1007. https://www.scielo.br/scielo.php?pid=S1413-70542006000500026&script=sci_abstract&lng=es
- Prieto-Guevara M. Plancton regional y su potencial en acuicultura. Temas clave para la acuicultura. (2013) Centro de Investigaciones Piscícolas CIUC. Fondo editorial Universidad de Córdoba. ISBN 978-958-9244-61-6. Montería, Colombia. Primera edición. 179 p.
- Prieto-Guevara, M. & Atencio-García, V. (2008). Zooplankton en la larvicultura de peces neotropicales. *Revista MVZ Córdoba*, 13, 1415-25.
- Prieto-Guevara, M. J., Atencio-García, V. J., Pardo-Carrasco, S. C. (2015). EL BAGRE BLANCO Y SU POTENCIAL EN ACUICULTURA. 1era Edición. Fondo Editorial Universidad de Córdoba. Montería (Col).
- Prieto-Guevara, M. J., Castaño, F., Sierra, J., Logato, P., & Botero, J. (2006a). Alimento vivo en la larvicultura de peces marinos: Copépodos y mesocosmos. *Revista MVZ Córdoba*, 11(Supl 1), 30-36. <https://doi.org/10.21897/rmvz.1042>
- Ramírez-Merlano, J., Otero-Paternina, A., Corredor Santamaría, W., Medina Robles, V., Cruz Casallas, P., & Velasco Santamaría, Y. (2010). Utilización de organismos vivos como primera alimentación de larvas de yaque (*Leiarius marmoratus*) bajo condiciones de laboratorio. *Orinoquia*, 14(1), 45-58. <https://doi.org/10.22579/201112629.126>
- Rangsin W, Areechon N, Yoonpundh R. Digestive enzyme activities during larval development of striped catfish, *Pangasianodon hypophthalmus* (Sauvage, 1878). *Kasetsart Journal: Natural Science*, 2012;46:217-228. <https://li01.tci-thaijo.org/index.php/anres/article/view/242815>
- Rivera C, Botero M. Alimento vivo enriquecido con ácidos grasos para el desarrollo larvario de peces. *Rev. colomb. cienc. pecu*, 2009;22(4):607-618.
- Rocha O, Santos-Wisniewski M, Matsumura-Tundisi T. Checklist de Cladocera de água doce do Estado de São Paulo. *Biota Neotrop*, 2011;11(1):571-592.
- Rodríguez M, Aguilar-Tellez V, Alarcón-López J, Pedrosa-Islas R, Peña-Marín S, Martínez-García R, et al. Alimentos microencapsulados para el cultivo de larvas de pejelagarto (*Atractosteus tropicus*). *Revista de Biología Tropical*, 2018;66(3):1298-1313.
- Rodríguez A. Avances y Perspectivas en Microdietas para Larvas de Peces. *AquaTIC*, 2009;30:1-18.
- Rønnestad I, Thorsen A, Finn RN. Fish larval nutrition: A review of recent advances in the roles of amino acids. *Aquaculture*, 1999;177(1-4):201-216. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(99\)00082-4](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(99)00082-4)
- Rønnestad I, Yúfera M, Uebeschär B, Ribeiro L, Sæle Ø, Bogliione C. Feeding behaviour and digestive physiology in larval fish: Current knowledge, and gaps and bottlenecks in research. *Reviews in Aquaculture*, 2013;5(SUPPL.1). <https://doi.org/10.1111/raq.12010>
- Ruales CAD, Machado-Fracalossi D, Vásquez-Torres W. Early development in fish larvae, key for starting exogenous feeding. *Revista Lasallista de Investigación*, 2018;15(1):180-194. <https://doi.org/10.22507/rli.v15n1a10>
- Ruiz C, Falcocchio S, Pastor FJ, Saso L, Diaz P. *Helicobacter pylori* EstV: Identification, cloning, and characterization of the first lipase isolated from an epsilon-proteobacterium. *Applied and Environmental Microbiology*, 2007;73(8): 2423-2431. <https://doi.org/10.1128/AEM.02215-06>
- Sipaúba-Tavares L, Rocha O. (2003). Produção de Plâncton (fitoplâncton e Zooplâncton) para alimentação de Organismos Aquáticos. São Carlos (BRA): RiMa.
- Sipaúba-Tavares L, Truzzi B, Berchielli-Morais F. Growth and development time of subtropical Cladocera *Diaphanosoma birgei* Korinek, 1981 fed with different microalgal diets. *Rev Braz J Biol*, 2014;74(2):464-471.
- Suzer C, Kamacı HO, Çoban D, Yıldırım Ş, Fırat K, Saka Ş. Functional changes in digestive enzyme activities of meagre (*Argyrosomus regius*; Asso, 1801) during early ontogeny. *Fish Physiology and Biochemistry*, 2013;39(4):967-977. <https://doi.org/10.1007/s10695-012-9755-5>
- Takei Y, Loretz C. (2010). Chapter 7 of The Multifunctional Gut of Fish: THE GASTROINTESTINAL TRACT AS AN ENDOCRINE/NEUROENDOCRINE/PARACRINE ORGAN: ORGANIZATION, CHEMICAL MESSENGERS AND PHYSIOLOGICAL TARGETS. *Fish Physiology*, 30. 10.1016/S1546-5098(10)03007-4.
- Tillner R, Rønnestad I, Dhert P, Uebeschär B. (2014). The regulatory loop between gut cholecystokinin and tryptic enzyme activity in sea bass (*Dicentrarchus labrax*) larvae is influenced by different feeding regimes and trigger substances. *Aquaculture*, 2014;420-421:139-146. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2013.10.046>
- Tocher DR. Fatty acid requirements in ontogeny of marine and freshwater fish. *Aquaculture Research*, 2010;41(5):717-732. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2008.02150.x>
- Tocher DR, Bendiksen EÅ, Campbell PJ, Bell JG. The role of phospholipids in nutrition and metabolism of teleost fish. *Aquaculture*, 2008;280(1-4):21-34. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.04.034>
- Treviño L, Alvarez-González CA, Perales-García N, Arévalo-Galán L, Uscanga-Martínez A, Márquez-Couturier G, Fernández I, Gisbert E. A histological study of the organogenesis of the digestive system in bay snook *Petenia splendida* Günther, 1862 from hatching to the juvenile stage. *Journal of Applied Ichthyology*, 2011;27(1):73-82. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2010.01608.x>
- Valbuena V, Zapata-Berruecos B, Otero-Paternina A. Evaluación de la primera alimentación en larvas de capaz pimelodus grosskopfii bajo condiciones de laboratorio. *Revista MVZ Córdoba*, 2013;18(2):3518-3524. <https://doi.org/10.21897/rmvz.176>
- Volkoff H, Rønnestad I. Effects of temperature on feeding and digestive processes in fish. *Temperature*, 2020;7(4):307-320. <https://doi.org/10.1080/23328940.2020.1765950>

- Watanabe WO, Alam MS, Ostrowski AD, Montgomery FA, Gabel JE, Morris JA, Seaton PJ. Live prey enrichment and artificial micro-diets for larviculture of Atlantic red porgy *Pagrus pagrus*. *Aquaculture Reports*, 2016;3:93-107. <https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2016.01.003>
- Whitaker R, Voragen G, Wong W. (Eds.). (2002). Handbook of food enzymology, Vol. 122, CRC Press.
- Yang R, Xie C, Fan Q, Gao C, Fang L. Ontogeny of the digestive tract in yellow catfish *Pelteobagrus fulvidraco* larvae. *Aquaculture*, 2010;302(1-2):112-123. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2010.02.020>
- Yúfera M, Nguyen MV, Navarro-Guillén C, Moyano FJ, Jordal AEO, Espe M, Conceição LEC, Engrola S, Le MH, Rønnestad I. Effect of increased rearing temperature on digestive function in cobia early juvenile. *Comparative Biochemistry and Physiology -Part A : Molecular and Integrative Physiology*, 2019;230(January):71-80. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2019.01.007>
- Zambonino-Infante JL, Cahu CL. Ontogeny of the gastrointestinal tract of marine fish larvae. *Comparative Biochemistry and Physiology - C Toxicology and Pharmacology*, 2001;130(4):477-487. [https://doi.org/10.1016/S1532-0456\(01\)00274-5](https://doi.org/10.1016/S1532-0456(01)00274-5)
- Zambonino-Infante J, Gisbert E, Sarasquete C, Navarro I, Gutiérrez J, Cahu C. (2009). Chapter 7 of the Feeding and Digestive Function in Fishes: Ontogeny and Physiology of the Digestive System of Marine Fish Larvae. CRC Press.
- Zavala-Leal I, Dumas-Lapage S, Peña-Martínez R. Organogénesis Durante El Periodo Larval En Peces. *CICIMAR Océánides*, 2011;26(2):19-30.