

Desarrollo temprano en larvas de peces, clave para el inicio de la alimentación exógena¹

Carlos A David-Ruales², Débora Machado-Fracalossi³, Walter Vásquez-Torres⁴

Resumen

Una clasificación de larvas de peces considera dos tipos: altriciales y precociales, asociadas al desarrollo temprano en relación con la cantidad de yema disponible en el saco vitelínico. La etapa larval tiene como principal objetivo la obtención de nutrientes para su ontogénesis. Para su comprensión, estudios morfológicos, asociados a respuestas enzimáticas, deben ser realizados. Teniendo en cuenta que la larvicultura es el cuello de botella de los sistemas de producción en acuicultura, se pretende abordar esta revisión con el fin de comprender las relaciones entre el ambiente y los cambios que ocurren en la transformación de larvas a juveniles, con el fin de asegurar el éxito en la fase más compleja en la vida de los peces.

Palabras clave: ontogenia, nutrientes, enzimas

Early development in fish larvae, key for starting exogenous feeding

Abstract

A classification of fish larvae considers two types, altricial and precocial; associated with early development in relation to the amount of yolk available in the vitellinic sac. The main objective of the larval stage is to obtain nutrients for their ontogenesis; for their understanding morphological studies, associated with enzymatic responses,

must be carried out. Given that the larviculture is the bottleneck of production systems in aquaculture is intended to address this revision in order to understand the relationships between the environment and the changes occurring in the transformation of larvae to juveniles, in order to ensure success in the most complex phase in the life of the fish.

Key words: Ontogeny, Nutrients, Enzymes.

Desenvolvimento inicial em larvas de peixes, chave para iniciar a alimentação exógena

Resumo

Uma classificação de larvas de peixes considera dos tipos: altricial e precocial, associados ao desenvolvimento inicial em relação com a quantidade de gema disponível no saco vitelínico. O estágio larvário tem como objetivo principal a obtenção de nutrientes para sua ontogênese. Para a sua compreensão, estudos morfológicos, associados a respostas enzimáticas, devem ser realizados. Tendo em conta que a larvicultura é o gargalo dos sistemas de produção e, a aquicultura, pretende-se abordar este artigo com o fim de compreender as relações entre o ambiente e as mudanças que ocorrem na transformação de larvas para juvenis, assim assegurar o sucesso na fase mais complexa na vida dos peixes.

Palavras-chave: ontogênese, nutrientes, enzimas

1 Artículo de revisión, derivado del proyecto de doctorado: "Desarrollo temprano de Brycon moorei – Steindachner, 1878 (Dorada del Magdalena): parámetros productivos y actividad de las principales enzimas digestivas en función de la dieta". Financiado con recursos del Doctorado en Ciencias Agrarias de la Universidad de los Llanos-Línea Acuicultura

2 Biol., Esp., M.Sc en Acuicultura. Profesor del Programa de Zootecnia de la Corporación Universitaria Lasallista. Grupo de Investigación en Producción, Desarrollo y Transformación Agropecuaria (GIPDTA). ORCID: 0000-0002-3071-9919

3 Ing. Agrónoma, M.Sc en Zootecnia, PhD en Pesquería. Profesora del Departamento de Acuicultura de la Universidad Federal de Santa Catarina. Florianópolis, Santa Catarina, Brasil.

4 Biol., M.Sc en Acuicultura, PhD en Acuicultura. Profesor Titular del Instituto de Acuicultura de la Universidad de los Llanos. ORCID: 0000-0003-0877-0651

Autor para correspondencia: Carlos Arturo David Ruales, e-mail: cadavid@lasallistadocentes.edu.co

Artículo recibido: 22/03/2018; artículo aprobado: 13/08/2018

Introducción

La actividad acuícola en la actualidad es uno de los renglones pecuarios que más crecimiento ha tenido durante los últimos decenios en el mundo, muchos factores han influido sobre este desarrollo, entre ellos la disminución de la pesca de captura por la sobreexplotación, la contaminación e, incluso, el cambio climático global. Es así como el informe del Estado mundial de la pesca y la acuicultura del 2016 (FAO, 2016, 22), indica un crecimiento promedio anual del 8,8% desde 1980; producción que se destina casi en su totalidad para el consumo humano. Ahora bien, el mercado mundial acuícola es sostenido por 362 peces de escama (con inclusión de híbridos), 104 moluscos, 62 crustáceos, 6 ranas y reptiles, 9 invertebrados acuáticos y 37 plantas acuáticas (FAO 2016, 25). En Colombia se producen, principalmente, cíclidos (*Oreochromis niloticus* y *O. sp.*), un salmónido (*Oncorhynchus mykiss*), un carácido (*Piaractus brachipomus*) y un crustáceo (*Litopenaeus vannamei*) (Merino, Bonilla y Bages 2013, 52). Esta baja diversificación de los productos de origen acuícola se debe, principalmente, al desconocimiento de las técnicas de adaptación al cautiverio, manejo reproductivo, larvicultura, levante y engorde de peces nativos. Aunque existen algunos trabajos importantes, la mayoría de estudios sobre algunas de estas especies con potencial se han limitado solo a la fase de reproducción, sin abordar ni profundizar sobre las condiciones que requieren las larvas para su desarrollo y producción en masa.

Se sabe que, en especies que exhiben comportamiento agresivo y canibalismo, es importante implementar diferentes tipos de estrategias, de las cuales se conoce muy poco o no existe estandarización. La falta de información del efecto de las dietas sobre el desarrollo larval, de los protocolos de alimentación, de las técnicas de acostumbamiento a dietas comerciales, del momento adecuado para el cambio de alimento vivo a alimento inerte, del tipo de contenedor, de la calidad del agua, no han permitido una verdadera industrialización del proceso de larvicultura, alevinaje y cultivo de estas especies.

Con este panorama, y teniendo en cuenta que la pesca de captura está llegando a sus límites máximos permitidos (75%), la producción acuícola necesitará crecer cinco veces más en las próximas cinco décadas en vista del incremento en la población, por tanto, en el consumo per cápita (que pasará de 17 kg en el 2008 a 40 kg en el

2050) y el aumento de la demanda por el consumo de productos saludables (Wijkström, 2003, 466). Por estas razones es de importancia conocer a fondo todos los procesos que rodean el desarrollo larval que se convierten en la base para el desarrollo de los emprendimientos en acuicultura.

Estado larval

Entender el estado larval y clasificarlo ha sido una constante discusión, en vista de la cantidad de cambios morfofisiológicos y de adaptaciones que ocurren en un corto periodo de tiempo. Para Balfour (1880), citado en Hall y Wake (1999, 5), la larva es un animal que nace en condiciones diferentes a las del adulto y puede considerarse como el elemento que dispersa la progenie, al igual que una semilla en los vegetales (Hall y Wake, 1999, 4). Otro estudio indica que la larva es un estado intermedio entre la eclosión hasta el desarrollo de un juvenil (Webb, 1999, 111). Se considera que el desarrollo larval es una combinación de cambios cualitativos en forma y función y que el umbral de estos cambios puede ser modificado por la aparición de estructuras y funciones en la ontogenia temprana. Esta capacidad de adaptarse al medio, a su vez se relaciona con las estrategias R y K, que definen una primera clasificación: larva altricial y larva precocial respectivamente (Balon, 1981, 585). El mismo autor indica que existen dos tipos de ontogenia: indirecta y directa, que están relacionadas con la disponibilidad de nutrientes del medio y con la alimentación que se da durante el ciclo de vida temprano. Por lo tanto, identificar los factores que promueven la plasticidad fenotípica es crítico para entender cómo estos organismos se adaptan a su medio (Kingsolver & Huey, 1998, 547).

Tanto en la pesquería como en la acuicultura, el medioambiente que los peces experimentan desde su temprano desarrollo ha determinado cambios en su tamaño, tasa de crecimiento, metabolismo, reproducción, entre otros (Pittman et al., 2013, S224); probablemente por esa presión, diferentes tipos de alimentación en el desarrollo larval se presentan como respuesta a dichos cambios, estos son: la alimentación endógena, exógena, de absorción y una combinación de las tres (Balon, 1986, 11). Además de considerar la importancia que tiene el estado nutricional de la hembra, el cual determina la composición química del vitelo que servirá de alimento endógeno en el proceso de desarrollo larval (Dabrowski, 1984, 808).

En el desarrollo larval es importante reconocer las etapas clave que permiten asociar la toma de decisiones sobre protocolos de alimentación o cuidados para obtener mayores porcentajes de sobrevivencia. Datos de tiempo de eclosión asociados a la temperatura, a la absorción del saco de vitelo, al inicio de la primera alimentación, a la diferenciación del tracto gastrointestinal, a la diferenciación de órganos acompañantes y a la presencia de glándulas gástricas, son determinantes en la larvicultura de cualquier especie, como puede ser observado en la tabla 1.

Tabla 1. Principales características del desarrollo temprano de algunos peces del neotrópico

ESPECIE	1	2	3	4	5	6	7	RE	F
<i>Brycon amazonicus</i>	30,1±1,9	13	2,2	1,2	S.D	10,1	10,1	A	
<i>Brycon moorei</i>	24,3±0,7	12	0,5	0,5	S.D	S, D	S, D	B	
<i>Brycon sinuensis</i>	28,6±0,2	11-13,5	S, D	0,91	S.D	S, D	S, D	C	
<i>Brycon amazonicus</i>	27,5±0,2	12,5	2,5	1,3	S.D	S, D	S, D	D	
<i>Bycon gouldingi</i>	28,03±0,12	14	2,3	1	1 Hígado-2 Páncreas	1,2	S, D	E	
<i>Piaractus mesopotamicus</i>	26-28	16-18	4-5	4-5	2 Hígado-4 Páncreas	3-4	10-13	F	
<i>Colossoma macropomum</i>	28-31	11-18	3-4	S.D	S.D	S, D	10-13	G	
<i>Piaractus brachipomus</i>	29-30	13-14	4-5	1,5-2	S.D	S, D	S, D	H	
<i>Prochilodus magdalenae</i>	24	14	S, D	2,2	S.D	2,2	S, D	I	
<i>Salminus brasiliensis</i>	27,5	<18	0,7	1	5	3	4	J	
<i>Petenia splendida</i>	28-29	72-96	9-10	6	Eclosión	6	9-11	K	
<i>Hoplias malabaricus</i>	24	48	10	5	S.D	5	S, D	L	
<i>Pseudoplatystoma sp.</i>	26-27	14-18	4	2	11 Páncreas	S, D	17	M	
<i>Pimelodus grosskopfii</i>	27±1,0	11,5-12	S, D	1,6	S.D	S, D	2	N	
<i>Rhamdia quelen</i>	22-27	10-12	3	1	1,6	0,6	2	N	
<i>Symphysodon discus</i>	29,5±1,7	7	8	4-6	1 Hígado-2 Páncreas	3	4	O	
<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	28,5±1,1	S, D	6-16	5-6	Eclosión	2	9	P	

1: TEMP. °C -2: ECLOSIÓN –Horas posfertilización (HPF) - 3: ABSORCIÓN VITELLO –Días poseclosión (DPE) – 4: INICIO EXOTROFIA – DPE -5: DIFERENCIACIÓN DE ÓRGANOS ANEXOS – DPE - 6: DIFERENCIACIÓN DE TRACTO DIGESTIVO – DPE – 7: PRESENCIA DE GLÁNDULAS GÁSTRICAS- DPE. FUENTE-(REF: Referencia): A: Newmann (2008, 15); B: David y Castañeda (2014, 182); C: Atencio, et al. (2010, 320); D: Arias-Castellanos (2006, 129); E: Faustino (2010, 58); F: Ribeiro et al., (1995, 69); G: Vieira & Johnston (1996, 845); H: Vásquez-Torres W. (2005, 213); David-Ruales et al., (2011, 49); I: Arias-Gallo, et al., (2010, 201); J: Mai (2009, 6); K: Treviño et al., (2011, 75); L: Gomes et al., (2007, 1421); M: Díaz-Olarte, et al., (2010, 1194); N: Valbuena-Villareal, et al., (2012, 155); Ñ: Silveira, et al., (2013, 1586), O: Clavijo-Ayala (2013, 130); P: Cuenca-Soria et al. (2013, 1306)

De la especie *Brycon moorei* (dorada del Magdalena), se conoce que es una especie omnívora oportunista o herbívora, en etapas juveniles con preferencia por insectos, y con predilección por semillas en etapas posteriores, con dependencia de alimentos autóctonos (frutos y semillas); por tal motivo la deforestación ha incidido drásticamente sobre las poblaciones silvestres, siendo catalogada como vulnerable a nivel nacional y en peligro crítico a nivel regional (Mojica et al., 2012, 99). La *B. moorei* en su etapa larval al inicio de la exotrofia, solamente consume organismos vivos de origen animal (zooplancton, larvas de insectos, ostrácodos, larvas de peces, anélidos, etc.), pero a medida que crece obtiene la capacidad de digerir alimentos vegetales, convirtiéndose desde la mitad de la fase larval en un organismo omnívoro (Olaya-Nieto et al., 2007, 121). El examen macroscópico del interior de las vísceras de los ejemplares adultos capturados permite establecer que poseen ciegos pilóricos y que se alimentan preferentemente de vegetales (guayabas, *Psidium* sp.; flores de arrayanes, *Tabebuia chrysantha*, frutos de palma, hojas de cámbulo, *Erythrina poeppigiana*, frutos de higuera, *Ficus luschnathiana* y suribio, *Zygalongifolia*, etc.), aunque también devoran otros peces de las especies *Astyanax* sp., *Aequidens pulcher*, *Hoplosternum magdalenae*, *Sorubim cuspicaudus*, *Pleuronectiformes*, *Cyphocharax magdalenae*, etc.), además de reptiles, batracios, insectos y hasta pájaros o mamíferos pequeños que caigan al agua accidentalmente (Maldonado-Ocampo et al., 2005, 82; Olaya-Nieto et al., 2007, 121).

Ontogenia del tracto digestivo

Los peces teleósteos de agua dulce se caracterizan por tener larvas poco especializadas, con una gradual transición al estado juvenil (Webb, 1999, 112). Su canal alimentario es un tubo recto, cerrado en la boca, con características morfológicas, histológicas y fisiológicas menos elaboradas que el de los adultos, que permanece sin mayores cambios desde la apertura de la boca, hasta la absorción completa del saco de vitelo (Govoni et al., 1986, 60; Osman et al., 2008, 189). Luego de este proceso viene la segmentación en la cavidad bucofaringea, en el intestino anterior, medio y posterior, se encuentra, así, que el periodo larval concluye con el desarrollo del estómago con glándulas gástricas y ciegos pilóricos; el hepatopáncreas se forma desde la eclosión y es funcional hasta la primera alimentación (Micale et al., 2008, 1079; Person, 1989, 626). Simultáneamente con el crecimiento y la complejidad del tracto digestivo, vienen

marcadas diferencias en la dieta; muchas larvas pueden tener hábitos predadores planctófagos, independientemente de si el estado adulto es un filtrador (Govoni et al., 1986, 62).

En este mismo sentido, y dependiendo del desarrollo del tracto digestivo y de la secreción de enzimas en el intestino, las larvas se pueden clasificar en tres grupos: el primero con un estómago funcional como es el caso de los salmónidos; el segundo grupo sin estómago, pero con un intestino funcional diferenciado en tres segmentos y, por último, el gran grupo de los peces que no presentan estómago, ni glándulas gástricas funcionales, pero que tienen un desarrollo tardío de sus órganos digestivos (Dabrowski, 1984, 810).

Se puede asegurar que, en general, el origen del desarrollo de la morfología del tracto digestivo en peces (teleosteos de agua dulce) sigue los mismos patrones de organización y función que en mamíferos, indicando mecanismos celulares conservados (Wallace et al., 2005, 166). En la especie *Danio rerio*, utilizando hibridación "in situ de RNA" e inmunohistoquímica, se observó a las 21 horas posfertilización (HPF) los primeros signos de desarrollo del tracto digestivo en la gastrulación y, hasta la eclosión (48-72 HPF), ocurre la organización y polarización del epitelio columnar. A las 74 HPF, se alcanza la permeabilidad total del tracto digestivo, cuando el lumen de la faringe posterior es visible y la boca está abierta (Wallace & Pack, 2003, 15). Entre la eclosión y la apertura de la boca ocurre la formación de uniones epiteliales, las microvellosidades del borde de cepillo y la diferenciación de los principales tipos celulares, los enterocitos, las caliciformes y las enteroendocrinas; a las 102 HPF ocurre la apertura del ano (Ng et al., 2005, 122). El intestino es completamente funcional en el día 5 posfertilización cuando es visible un patrón de movimiento regular que marca la alimentación exógena (Holmberg et al., 2004, 4088). En *P. mesopotamicus* al cuarto día poseclosión (DPE) se presenta la absorción total del vitelo, pero indiferenciación del tracto digestivo; hacia el quinto DPE se inicia la alimentación exógena, se observa esófago y un estómago presuntivo e hígado, intestino indiferenciado con células con núcleo basal, células con borde de cepillo y sin existencias de pliegues intestinales; hacia el sexto DPE, se observan células mucosas en esófago y páncreas, el hígado con glucógeno e intestino con pliegues. Hacia el 12 día después de la primera alimentación (DPPA), se observa estómago con zona glandular y no glandular, además de ciegos

pilóricos e intestino con células caliciformes y páncreas con zimógenos. Por último, hacia el 15 DPPA, se observa estómago diferenciado con una región pilórica sin glándulas gástricas y una región del cardias con glándulas gástricas (Mendes de Freitas T, 2015, 42).

Este tipo de desarrollo en el género *Brycon* puede ser más rápido, probablemente se deba a su hábito alimenticio (predador); es así como en larvas de la especie *Brycon gouldingi*, en la fase larval, se presentó el desarrollo de órganos adhesivos a la región cefálica, entre ellos corazón, pronefro, hígado y, principalmente, el sistema digestivo. La apertura bucal fue a las 9 HPE y la apertura del tubo digestivo fue a las 13 HPE; la aparición de los dientes se dio a las 21 HPE, se observa a las 37 HPE el consumo de larvas forrajeras. La absorción del vitelo se presentó entre las 54 a 55 HPE (Faustino et al., 2015, 104); para *Brycon orbignyanus*, el canibalismo inicia a las 36 HPE, como un claro indicio de estructuras digestivas desarrolladas para procesos digestivos exógenos (Reynalte-Tataje et al., 2004, 69).

En larvas de *Brycon amazonicus*, la cavidad bucofaringea está abierta a las 24 HPE, el tubo digestivo se abrió en toda su extensión a las 25 HPE y dividiéndolo en cavidad bucofaringea, esófago e intestino revestido ya por tejido epitelial cilíndrico. La alimentación exógena inició a las 29 HPE, indicando que la cavidad bucofaringea y el esófago estaban revestidos por un epitelio estratificado pavimentoso. A las 35 HPE, surge un septo en la porción final del intestino, formando una bolsa en su porción proximal, acompañada al mismo tiempo de pliegues de la mucosa en el intestino medio. El inicio de la diferenciación del estómago ocurrió a las 83 HPE y terminó con las primeras glándulas estomacales en la región cardíaca a las 171 HPE. En este mismo tiempo, el esófago presentó pliegues longitudinales en la mucosa, con el epitelio revestido por células de moco. A las 243 HPE, se visualizaron innumerables ciegos pilóricos, en formación a la porción anterior del intestino y la forma en U del estómago estaba definida; en este momento todas las estructuras que componen el sistema digestivo estuvieron presentes (Neumann, 2008, 38).

En general, en larvas de peces, al inicio de la alimentación exógena, la longitud del intestino es un poco menor que la longitud total; el intestino medio está individualmente separado del anterior, el posterior por esfínteres musculares y, con pocas excepciones, el intestino se enrolla en un bucle antes del inicio de la primera alimentación. En la siguiente etapa de desarrollo, el tracto

gastrointestinal incrementa su capacidad de absorción a través del alargamiento y del plegamiento de la mucosa, se engrosan las paredes por la maduración de los enterocitos, que incluye el desarrollo del borde de cepillo con largas microvellosidades (Rønnestad et al., 2013, S68); cuando se realiza un acostumbamiento temprano a dieta seca que no cumpla con los requerimientos y cuando la movilidad gastrointestinal, la digestión y la absorción no están completamente desarrolladas, generalmente resulta en desórdenes epiteliales, consecuentemente, con bajas tasas de crecimiento y sobrevivencia (Kamisaka et al., 2010, 43). También se reporta la reducción de la capacidad de proliferación del epitelio intestinal en larvas de *Vimba vimba* cuando la dieta se basó en aminoácidos libres y dipéptidos, al ser comparada con una dieta basada en alimento vivo y microdietas comerciales en coalimentación (Ostaszewska et al., 2008, 1271).

Alimentación exógena

El inicio de la alimentación exógena es la etapa crucial en el desarrollo larval de los peces y, dependiendo de su comprensión y manejo, se relaciona con grandes mortalidades en sistemas acuícolas (Yúfera & Darias, 2007, 54). En la medida en que las reservas endógenas son incapaces de mantener la demanda metabólica de la larva, esta debe empezar la alimentación exógena y comenzar una búsqueda activa para capturar e ingerir las presas, adquiriendo la capacidad de digestión y absorción de los nutrientes para su crecimiento y otras actividades como disipación de energía (Rønnestad et al., 1999, 206). Además puede presentarse un período de alimentación endo-exógena que en general prepara a la larva para la vida exotrófica. Es importante mencionar que, mediado por la temperatura (al menos para larvas marinas), en este período puede presentarse el punto de no retorno o momento asociado al ayuno irreversible, cuando el 50% de las larvas no puede iniciar su alimentación, incluso en presencia de alimento (Dou et al., 2002, 1373, 2005, 363).

Se conoce que en la primera alimentación el sistema digestivo no es completamente funcional, sin un estómago desarrollado, la digestión del alimento que se ingiere toma lugar en el intestino, donde el pH permanece alcalino y la actividad enzimática tipo tripsina, representa la actividad proteolítica (Kolkovski, 2001, 183). Las larvas de la mayoría de peces, al momento de iniciar su alimentación exógena, son organismos cuyo desarrollo todavía no se ha completado, razón por la cual los órganos digestivos no están totalmente

definidos y el equipamiento enzimático es deficiente (Camacho et al., 2011, 696; Cestarolli et al., 1997, 14; Cestarolli, 2005, 120). Varios trabajos sobre primera alimentación evidencian el efecto de la dieta y corroboran lo descrito por Camacho et al., 2011; sin embargo, aunque resultados alentadores se han reportado usando en la primera alimentación dietas formuladas, la alimentación principal con organismos vivos como *Artemia* sp. y rotíferos, es aún aceptada por su calidad como la mejor estrategia disponible en la larvicultura de muchas especies (Aragão et al., 2004). En este sentido, cualidades como movimiento y color que estimulan su captura; mayor permanencia en la columna de agua (flotabilidad) y la no afectación de la calidad de la misma (Barrera et al., 2003) son, entre otras, características que favorecen su uso como primer alimento.

Otras características importantes del alimento vivo son sus propiedades atractantes, que actúan como estimulantes de la actividad alimenticia (Kolkovski et al., 1997) y su composición nutricional (Aragão et al., 2004, 430). En este sentido, se conoce que las larvas de peces poseen una gran proporción de aminoácidos libres (AaL) y que estos son una fuente importante de energía desde el desarrollo embrionario hasta la apertura de la boca (Portella et al., 2013, 427; Rønnestad et al., 1999, 205), a su vez, el alimento que la larva atrapa en el medio natural (zooplancton) presenta altos niveles de AaL (Helland et al., 2003, 224), de esta manera el contenido y la calidad de estas sustancias es probablemente esencial durante este período crítico cuando la larva cambia su dieta endógena a exógena (Kolkovski, 2008, 21). Por ejemplo, en larvas de *Piaractus brachyomus* de 36 HPE, se evidenció significativamente que los peces tratados con alimento vivo (*Artemia* sp y zooplancton silvestre) presentaron mejor desempeño que los tratados con alimento concentrado (David-Ruales et al., 2011, 51); en otro ensayo con larvas de *Rhamdia sebæ* de 72 HPE, también se encontraron resultados similares con el uso de alimento vivo (David-Ruales et al., 2009, 9). De modo similar, larvas de *Pimelodus grosskopfii* alimentadas con nauplios de artemia presentaron los mejores resultados como primera alimentación (Valbuena et al., 2013, 3521) comparadas con cladóceros y copépodos. En este mismo sentido, larvas de *Clarias gariepinus* al inicio de la alimentación exógena presentaron resultados con diferencias significativas utilizando *Artemia* sp. en comparación con la dieta comercial (Segner y Verreth, 1995, 389). El trabajo de Sales (2011) hace un análisis de los trabajos reportados con el uso de alimento vivo vs. dieta seca y

concluye que las larvas alimentadas con alimento inerte tienen 2,5 veces más probabilidad de morir que las que se alimentan con el alimento vivo (Sales, 2011, 1224). Coincidiendo con lo anterior, otro autor menciona que la utilización de alimento vivo es fundamental, en vista del aporte de enzimas exógenas, las cuales juegan un papel muy importante como iniciadores o activadores de la acción enzimática endógena (Person, 1989, 627).

Aunque haya evidencias de los beneficios del uso de alimento vivo como base para la primera alimentación de larvas, se ha demostrado que esta estrategia es costosa y a menudo no provee las características de estabilidad, seguridad y calidad nutricional requerida (Drossou et al., 2006, 480). Como respuesta a la inquietud que genera el uso específico de dieta viva por los costos de mantenimiento, se ha propuesto realizar protocolos de coalimentación que también incluyen larvas forrajeras y la formulación de microdietas con o sin enriquecimiento, en un periodo que se llama transición hasta el acostumbramiento a dieta seca. En larvas de grandes bagres el uso de alimento vivo (larvas forrajeras) en coalimentación con dietas secas también ha sido exitoso. Por ejemplo, en primera alimentación de *Leiarius marmoratus* (Ramírez-Merlano et al., 2010, 51), en larvas de *Pseudoplatystoma* sp. (Castañeda-Álvarez, 2009, 36; Castañeda-Álvarez, et al. 2014, 199; Marciales-Caro et al., 2011, 184), así como en larvas de *Brycon moorei* (David-Ruales & Castañeda-Álvarez, 2014, 184).

Por otro lado, el uso de dietas formuladas es una buena elección en la medida de su practicidad y costo. En protocolos de alimentación de larvas de *Piaractus mesopotamicus*, teniendo en cuenta la ontogenia del sistema digestivo, se encontraron excelentes resultados en el desarrollo larval usando dieta formulada en coalimentación con nauplios de artemia (Jomori et al., 2008, 374; 2005, 179; 2003, 281). Cuando se realiza acostumbramiento temprano a dieta seca, sin tener en cuenta el desarrollo del sistema digestivo, los resultados son variables, incluso suplementando la dieta con enzimas exógenas como en el caso de larvas de *P. mesopotamicus* (Tesser et al., 2006, 2213), o utilizando varios tipos de materias primas para elaborar las microdietas, para el caso de larvas de *Stizostedion vitreum* (Guthrie et al., 2000, 154). Probablemente esos resultados se deban a la baja palatabilidad, a la baja actividad enzimática y a la ausencia de actividad tipo pepsina (ausencia de estómago) en tempranas etapas del desarrollo larval (Kolkovski

2001, 184); aunque la hidrólisis proteica no es regulada únicamente por la pepsina, ya que también se lleva a cabo por enzimas pancreáticas e intestinales (Cahu & Zambonino Infante, 2001, 165), probablemente sea menos específica. Por lo tanto, para asegurar el tiempo exacto de la transición, se debe manejar un periodo de coalimentación, con enriquecimiento del alimento vivo (Kolkovski et al., 2000, 84), utilizando enzimas exógenas, con conocimiento e integración de las características de la ontogenia del tracto digestivo. En este sentido, es fundamental reconocer la presencia de glándulas gástricas (estómago funcional) que aseguren la actividad de la pepsina en la hidrólisis proteica. Así, utilizando varios protocolos de alimentación en larvas de *Salminus brasiliensis*, fue encontrado que existía, a partir del quinto día, la actividad de proteasa ácida y que por lo tanto desde ese momento sería factible el inicio de dieta seca (Vega-Orellana et al., 2006, 489). En otro reporte con larvas de *Rhamdia quelen*, donde se estudió el desarrollo morfológico del sistema digestivo y de la actividad de las enzimas proteolíticas, los autores concluyeron que esta especie es capaz de digerir dieta inerte al inicio de la alimentación exógena (Silveira et al., 2013, 1589).

Aspectos digestivos y enzimas

El conocimiento de la diferenciación histomorfológica de las glándulas del tracto digestivo y de los órganos accesorios, junto con los estudios funcionales sobre los procesos de digestión, absorción y transporte de nutrientes durante el desarrollo de las larvas, es esencial para la comprensión de la fisiología nutricional y digestiva de esta etapa de desarrollo. De esta manera, se cree que los tipos de digestión responsables del proceso digestivo son: la digestión que se da en los pliegues intestinales (digestión cavital) como mecanismo principal de la hidrólisis de biopolímeros y la digestión de membrana, que se encarga del estado intermedio y final de la hidrólisis de los nutrientes para promover su paso a los diferentes sistemas de transporte intracelular, sin embargo, en los estados tempranos de desarrollo larval (larva vitelínica), la digestión de membrana es el mecanismo predominante en la hidrólisis de nutrientes (Kuz'mina, 2008, 89). Se conoce que la ontogenia anatómica y funcional del tracto digestivo es similar en la mayoría de los teleosteos, teniendo en cuenta las diferencias que se dan entre larvas de tipo altricial, precocial, con estómago y sin esta cavidad; sin embargo existen importantes variaciones interespecíficas que se relacionan, principalmente, con el tiempo de

aparición de algunos tejidos, de la actividad enzimática y probablemente la mayor diferencia sea el tiempo en el que el estómago se desarrolla. El momento en el que las glándulas gástricas aparecen y son funcionales puede variar entre algunas semanas o meses, dependiendo de la especie. Estas diferencias pueden ser adaptaciones en la evolución, principalmente por el tipo de dieta que se presenta en el medio natural (Rønnestad et al., 2013, S64). En condiciones de cultivo esta información es esencial para el establecimiento de prácticas apropiadas de alimentación y protocolos para sincronizar la cría de larvas (López-Vásquez et al., 2009, 1621).

La digestión de los principales nutrientes en larvas es un proceso poco conocido que se enfoca, básicamente, en el intestino medio y en el tercio posterior del tracto digestivo. El componente proteico es absorbido en las células epiteliales del intestino posterior, principalmente por pinocitosis por medio de las intramicrovellosidades de la membrana plasmática de los enterocitos, poco se conoce de la absorción de carbohidratos (Person, 1989, 626).

En general, las enzimas digestivas que hidrolizan proteínas, carbohidratos y lípidos, son secretadas dentro del lumen del canal alimentario, originadas de la mucosa gástrica, los ciegos pilóricos, el páncreas y la mucosa intestinal. Así, proteasas tipo pepsina, secretadas por la mucosa gástrica, presentan una óptima actividad a pH bajo, resultado de la secreción de HCl, de la misma mucosa (Western y Jennings, 1970, 882). Los ciegos pilóricos, que forman una extensión del intestino, secretan una variedad de enzimas tipo lipasa, carbohidrasas y proteinasas; esencialmente las mismas enzimas que en el intestino medio actúan en un pH neutral y/o ligeramente alcalino; el jugo pancreático es especialmente rico en tripsina (una proteasa con actividad óptima en pH ligeramente alcalino), además de amilasa, maltasa y lipasa (Portella & Dabrowsky, 2008, 252); el papel que juega cada uno de estos órganos en la producción total de enzimas digestivas varía considerablemente con la especie (Kapoor et al., 1976, 130).

Varios autores afirman que la acción enzimática es un proceso gradual en el que ciertas enzimas presentan su máxima actividad dependiendo del estado de desarrollo de la larva. En un estado más avanzado, en presencia del estómago funcional y por la acción de la pepsina, se facilita la hidrólisis completa de proteínas (péptidos y aminoácidos) y, en el intestino medio y posterior, enzimas pancreáticas e intestinales y otros complejos

enzimáticos hacen que la digestión sea completa (Álvarez-González et al., 2005, 376; Gisbert et al., 2009, 384; Toledo-Solís et al., 2015, 271; Zacarías-Soto et al., 2013, 1334). Otros autores indican que, en las primeras etapas de desarrollo de larvas altriciales o precociales, las enzimas proteolíticas del páncreas son particularmente significantes, así la afinidad por uniones peptídicas involucra aminoácidos (aa) específicos, por ejemplo, lisina y arginina son catalizados por la tripsina y tirosina y fenilalanina por la quimotripsina; las cuales actúan en conjunto con exopeptidasas (carboxipeptidasas A y B), dando como resultado aa libres y pequeños péptidos que son hidrolizados por aminopeptidasas de los enterocitos, o por peptidasas intracelulares mediante transportadores peptídicos de membrana tipo PepT1 (Abolfathi et al., 2012, 168; Applebaum & Holt, 2003, 1162; Buentello et al., 2011, 207; Cara et al., 2007, 1801; Castañeda-Álvarez, 2009, 36; Darías et al., 2007, 374; Falcón-Hidalgo et al., 2011, 137; Galaviz et al., 2011, 164; Kuz'mina, 1996, 29; Kvåle et al., 2007, 461; Pérez-Casanova et al., 2006, 381; Silveira et al., 2013, 1584; Suzer et al., 2007, 472; Vega-Orellana et al., 2006, 488; Xiong et al., 2011, 58; Yúfera & Darías, 2007, 57); teniendo en cuenta que este tipo de enzimas son secretadas como proenzimas, las cuales son activadas en el lumen intestinal por enteroquinasas (Ogiwara & Takahashi, 2007, 7021).

La digestión lipídica en larvas y la identificación de enzimas lipolíticas específicas permanece poco estudiada. Varios autores reportan que la principal lipasa en teleósteos es la Lipasa Dependiente de Sales Biliares (BAL, por sus siglas en inglés), llamada también Hidrolasa-Carboxil-Ester; la cual actúa hidrolizando preferencialmente ácidos grasos poliinsaturados (Gjellesvik et al., 1992, 127; Olsen & Ringø, 1997, 10); ha sido identificada en *Scophthalmus maximus* (Hoehne-Reitan et al., 2001, 739); en *Gadus morhua* (Sæle et al., 2010, 254); en *Melanogrammus aeglefinus* (Pérez-Casanova et al., 2006, 386) y en *Pseudopleuronectes americanus* (Murray et al., 2003, 819). La actividad de la Fosfolipasa 2 α (PLA2), también se ha reportado en *Moorone saxatilis* (Ozkizilcik et al., 1996, 633); en *Dicentrarchus labrax* (Zambonino Infante & Cahu, 1999, 1197) y en la especie *Hippoglossus hippoglossus* (Evans et al., 1998, 372).

La principal carbohidrasa identificada en larvas de peces es la α -amilasa, que hidroliza uniones glucosídicas α 1-4, del glucógeno y los almidones, para producir maltosa y oligosacáridos ramificados. Se han reportado estudios en la

especie *Dentex dentex* (Gisbert et al., 2009, 384); en *Seriola lalandi* (Chen et al., 2006, 267); en *Moorone saxatilis* (Ozkizilcik et al., 1996, 634) y en larvas de *Sciaenops ocellatus* (Lazo et al., 2000, 186). La tabla 2 resume los trabajos sobre actividad enzimática en algunas especies de agua dulce.

Tabla 2. Principales características del desarrollo temprano de algunos peces del neotrópico

Especie	T °C	Enzimas						Referencia
		T	QT	A	L	LAP	P	
<i>Oreochromis niloticus</i>	27	X						Drossou et al., 2006, 482
<i>O. niloticus</i> x <i>O. aureus</i>	26	X		X	X			Jun-sheng et al., 2006, 299
<i>Oreochromis mossambicus</i>	28	X	X				X	Lo & Weng, 2006, 1408
<i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	30	X	X	X	X			Chakrabarti et al., 2006, 697
<i>Cirrhinus mrigala</i>	28	X	X	X	X			Chakrabarti & Rathore, 2010, 572
<i>Catla catla</i>	28	X	X	X	X			Rathore et al., 2005, 100
<i>Perca fluviatilis</i>	18	X	X	X	X	X	X	Cuvier-Péres & Kestemont 2001, 282
<i>Symphysodon aequifasciatus</i>	25	X	X	X	X			Chong et al., 2002, 666
<i>Salmo caspius</i>	9	X	X	X	X			Zamani et al., 2009, 934
<i>Labeo rohita</i>	28	X	X	X	X			Chakrabarti et al., 2006, 38
<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	29	X	X	X	X		X	López-Ramírez et al., 2011, 201
<i>Petenia splendida</i>	29	X	X	X	X		X	Uscanga-Martínez et al., 2011, 672
<i>Centropomus undecimalis</i>	29	X	X	X	X	X	X	Jiménez-Martínez et al., 2012, 445
<i>Atractosteus tristoechus</i>	28	X	X	X	X		X	Comabella et al., 2006, 152
<i>O. bonarensis</i> , <i>O. hatcheri</i>	24	X	X	X	X	X	X	Toledo-Cuevas et al., 2011, 781
<i>Limia vittata</i> – <i>Gambusia punctata</i> *	SD	X	X	X				Falcón-Hidalgo et al., 2011, 138
<i>Labeo rohita</i>	29	X	X	X	X		X	Chakrabarti et al., 2006, 38
<i>Brycon orbignyanus</i> *	27	X	X				X	García-Carreño et al., 2002, 346

Convenciones: *juveniles- SD, sin dato - T, Tripsina; QT, Quimotripsina; A, Amilasa; L, Lipasa; LAP, Fosfolipasa Activada por Sales Biliares; P, Pepsina y FA, Fosfatasa Alcalina. Fuente: datos de las referencias.

Alta especificidad de las enzimas digestivas ha sido encontrada al inicio de la alimentación exógena, esto sugiere que el proceso de producción enzimático es iniciado por mecanismos genéticos subyacentes más que por factores inducidos, por ejemplo la dieta; sin embargo la composición y cantidad de la dieta puede influenciar la maduración del sistema digestivo, como un disparador del inicio o incremento de la actividad de algunas enzimas digestivas (Pérez-Casanova et al., 2006, 398). Probablemente el nivel de proteína en la dieta y el tamaño de las moléculas, con una adecuada cantidad de aa libres y pequeños péptidos (di y tripéptidos), se requieren como estímulo primario para activar la Colecistoquinina (CCK) y, por lo

tanto, la liberación del tripsinógeno del páncreas y su posterior conversión a tripsina (Cahu et al., 2004, 301). Se ha demostrado que, dietas compuestas por proteínas nativas o aquellas que incluyen un porcentaje moderado de hidrolizados proteicos (alrededor del 14%), activan la secreción de tripsina y cuando los niveles de hidrolizados son superiores al 40% su actividad se reduce, lo que sugiere la existencia de mecanismos que controlan la liberación de CKK, sensitivos a la hidrólisis de la tripsina y mediado por la secreción pancreática en respuesta al consumo proteico (Cahu et al., 2004, 301).

Finalmente, es importante mencionar que aún existe controversia en torno a si enzimas exógenas que provienen de las presas vivas podrían directamente ayudar en la digestión de la larva, activar zimógenos o contribuir con algún tipo de hormonas digestivas. Los estudios parecen indicar que la cantidad de enzimas producidas por la mayoría de las larvas de peces son suficientes para digerir apropiadamente el alimento vivo y, probablemente, dietas artificiales y el grado de contribución de las enzimas exógenas no indican ser importantes, al menos cuantitativamente (Kurokawa et al., 1998, 498).

Conclusiones y perspectivas

Aunque numerosa información ha sido generada para algunas especies (modelo *Danio rerio*), todavía se conoce muy poco de los patrones de desarrollo ontogénico para larvas de especies nativas del neotrópico, así como también sobre la influencia de las dietas (microdietas), el posible uso de iniciadores (atractantes, hidrolizados, inmunoestimulantes) en la asimilación de nutrientes y sobrevivencia larval. Incluso muy poco se conoce sobre los requerimientos nutricionales en estados tempranos de desarrollo. De manera general, escasos datos se registran sobre la influencia de hormonas en el control endocrino y la regulación de la actividad digestiva en etapas tempranas, así mismo, muy poco se conoce sobre la asimilación de lípidos y las rutas metabólicas asociadas a esta asimilación, incluso el papel de los carbohidratos en el desarrollo larval es aún desconocido; muy poco se conoce de órganos sensoriales y su participación en la primera alimentación. Nada se conoce de la influencia de la microbiota acompañante en estados tempranos de desarrollo, que puede tener una gran influencia en la expresión enzimática de larvas altriciales. Para bien, en la actualidad existen muchas técnicas biotecnológicas que podrían servir de herramienta para realizar análisis que permitan incrementar el conocimiento sobre la etapa larval.

Se espera entonces que los interesados en el desarrollo de la acuicultura revisen la información que se produce y la apliquen para ampliar el conocimiento y manejo de las especies neotropicales, no solo con fines comerciales en acuicultura, también con fines ecológicos tendientes a preservar estas especies.

Referencias

- Abolfathi, M.; Hajimoradloo, A.; Ghorbani, R. & Zamani, A. (2012). Effect of starvation and refeeding on digestive enzyme activities in juvenile roach, *Rutilus rutilus caspicus*. *Comp. Biochem. Physiol. Part A Mol. Integr. Physiol.*, 161(2), 166–173. doi:10.1016/j.cbpa.2011.10.020
- Álvarez-González, C.A.; Cervantes-Trujano, M.; Tovar-Ramírez, D.; Conklin, D.E.; Nolasco, H.; Gisbert, E. & Piedrahíta, R. (2005). Development of Digestive Enzymes in California Halibut *Paralichthys californicus* Larvae. *Fish Physiol. Biochem.*, 31, 83–93. doi:10.1007/s10695-006-0003-8
- Applebaum, S.L. & Holt, G.J. (2003). The digestive protease, chymotrypsin, as an indicator of nutritional condition in larval red drum (*Sciaenops ocellatus*). *Mar. Biol.*, 142, 1159–1167. doi:10.1007/s00227-003-1041-8
- Aragão, C.; Conceição, L.E.; Dinis, M.T. & Fyhn, H.-J. (2004). Amino acid pools of rotifers and *Artemia* under different conditions: nutritional implications for fish larvae. *Aquaculture*, 234, 429–445. doi:10.1016/j.aquaculture.2004.01.025
- Arias-Castellanos, J.A. (2006). Estado actual del conocimiento sobre el yamú *Brycon amazonicus*. *Rev. Colomb. Ciencias Pecu.*, 19, 125–133.
- Arias-Gallo, M.; Jiménez-Segura, L.F. y Dorado, M. del P. (2010). Desarrollo larval de *Prochilodus magdalenae* (Steindachner, 1879) (pisces: prochilodontidae), río Magdalena, Colombia. *Actual Biológicas*, 32, 199–208.
- Atencio-García, V.; Pertuz-Buelvas, V.M.; Pérez-Espitia, F.; Ortiz-Mestra, R. y Pardo-Carrasco, S.C. (2010). Manejo de la primera alimentación de dorada *Brycon sinuensis* ofreciendo larvas de bocachico *Prochilodus magdalenae*. *Rev. Colomb. Ciencias Pecu.*, 23, 317–324.
- Balon, E.K. (1986). Types of feeding in the ontogeny of fishes and the life-history model. *Environ. Biol. Fishes*, 16, 11–24. doi:10.1007/BF00005156
- Balon, E.K. (1981). Saltatory Processes and Altricial to Precocial Forms in the Ontogeny of Fishes. *Am. Zool.*, 21, 573–596.
- Barrera, C.; De Lara Andrade, R.; Castro, G.; Castro Mej, J. y Malpica Anchez, A.S. (2003). Alimento vivo en la acuicultura. *Contactos*, 48, 27–33.
- Buentello, J.A.; Pohlenz, C.; Margulies, D.; Scholey, V.P.; Wexler, J.B.; Tovar-Ramírez, D.; Neill, W.H.; Hinojosa-Baltazar, P. & Gatlin, D.M. (2011). A preliminary study of digestive enzyme activities and amino acid composition of early juvenile yellowfin tuna (*Thunnus albacares*). *Aquaculture*, 312, 205–211. doi:10.1016/j.aquaculture.2010.12.027
- Cahu, C.; Rønnestad, I.; Grangier, V. & Zambonino Infante, J.L. (2004). Expression and activities of pancreatic enzymes in developing sea bass larvae (*Dicentrarchus labrax*) in relation to intact and hydrolyzed dietary protein; involvement of cholecystokinin. *Aquacultur.*, 238, 295–308. doi:10.1016/j.aquaculture.2004.04.013
- Cahu, C. & Zambonino Infante, J. (2001). Substitution of live food by formulated diets in marine fish larvae. *Aquaculture*, 200, 161–180. doi:10.1016/S0044-8486(01)00699-8
- Camacho, S.; Carmona, R.; Llorente, J.I.; Sanz, A.; García-Gallego, M.; Domezain, A.; Domínguez, N. & Ostos-Garrido, M. V. (2011). Stomach development in the sturgeon *Acipenser naccarii*: histoenzymatic and ultrastructural analysis. *J. Appl. Ichthyol.*, 27, 693–700. doi:10.1111/j.1439-0426.2010.01581.x
- Cara, B.; Moyano, F.J.; Zambonino, J.L. & Fauvel, C. (2007). Trypsin and chymotrypsin as indicators of nutritional status of post-weaned sea bass larvae. *J. Fish Biol.*, 70, 1798–1808. doi:10.1111/j.1095-8649.2007.01457.x
- Castañeda-Álvarez, G.D. (2009). Desarrollo de la actividad de la tripsina, quimotripsina, proteasa ácida, lipasa y amilasa en la etapa larval de *Pseudoplatystoma fasciatum* alimentadas con *Artemia salina*. Recuperado de: https://www.uaq.mx/investigacion/difusion/veranos/memorias-2007/30_6UAQCordovaTorres.pdf
- Castañeda-Álvarez, G.D.; Gutiérrez-Espinoza, M.C. y Santamaría-Pérez, F.R. (2014). Alimentación de alevinos de bagre rayado, *Pseudoplatystoma metaense* (Buitrago-Suárez y Burr 2007): cambio a dieta inerte. *Orinoquia*, 18(2), 198-202
- Cestaroli, M.A. (2005). Larvicultura do pintado *Pseudoplatystoma coruscans* (Agassiz, 1829): aspectos da alimentação inicial e do desenvolvimento de estruturas sensoriais. *Aleph. Universidade Estadual Paulista*.
- Cestaroli, M.; Portella, M. & Rojas, N. (1997). Efeito do nível de alimentação e do tipo de alimento na sobrevivência e no desempenho inicial de larvas de Curimatá *Prochilodus scrofa* (Steindachner, 1881). *Boletim Instituto de Pesca*, 24, 119-129.
- Chakrabarti, R. & Rathore, R.M. (2010). Ontogenic changes in the digestive enzyme patterns and characterization of proteases in Indian major carp *Cirrhinus mrigala*. *Aquac. Nutr.*, 16, 569–581. doi:10.1111/j.1365-2095.2009.00694.x

- Chakrabarti, R.; Rathore, R.M. & Kumar, S. (2006). Study of digestive enzyme activities and partial characterization of digestive proteases in a freshwater teleost, *Labeo rohita*, during early ontogeny. *Aquac. Nutr.* 12, 35–43. doi:10.1111/j.1365-2095.2006.00379.x
- Chen, B.N.; Qin, J.G.; Kumar, M.S.; Hutchinson, W.G. & Clarke, S.M. (2006). Ontogenetic development of digestive enzymes in yellowtail kingfish *Seriola lalandi* larvae. *Aquaculture*, 260, 264–271. doi:10.1016/j.aquaculture.2006.06.021
- Chong, A.; Hashim, R.; Lee, L.-C. & Ali, A. bin. (2002). Characterization of protease activity in developing discus *Symphysodon aequifasciata* larva. *Aquac. Res.*, 33, 663–672. doi:10.1046/j.1365-2109.2002.00702.x
- Comabella, Y.; Mendoza, R.; Aguilera, C.; Carrillo, O.; Hurtado, A. & García-Galano, T. (2006). Digestive enzyme activity during early larval development of the Cuban gar *Atractosteus tristoechus*. *Fish Physiol. Biochem.*, 32, 147–157. doi:10.1007/s10695-006-0007-4
- Clavijo-Ayala, J. A. (2013). Desenvolvimento Pós-Eclosão de acará-disco *Symphysodon discus* (Heckel, 1840) (Perciformes: Cichlidae). (Thesis). Sao Paulo State University. Brazil.
- Cuenca-Soria, C.A.; Álvarez-González, C.A.; Ortiz-Galindo, J.L.; Tovar-Ramírez, D.; Guerrero-Zárate, R.; Aguilar-Hernández, S.; Perera-García, M.A.; Hernández-Gómez, R. & Gisbert, E. (2013). Histological development of the digestive system of Mayan cichlid *Cichlasoma urophthalmus* (Günther 1862). *J. Appl. Ichthyol.*, 29, 1304–1312. doi:10.1111/jai.12307
- Cuvier-Péres, A.; Kestemont, P. (2001). Development of some digestive enzymes in Eurasian perch larvae *Perca fluviatilis*. *Fish Physiol. Biochem.*, 24, 279–285. doi:10.1023/A:1015033300526
- Dabrowski, K. (1984). The feeding of fish larvae : present « state of the art » and perspectives. *Reprod. Nutr. Dévelop.*, 24, 807–833.
- Darias, M.J.; Murray, H.M.; Gallant, J.W.; Douglas, S.E.; Yúfera, M. & Martínez-Rodríguez, G. (2007). Ontogeny of pepsinogen and gastric proton pump expression in red porgy (*Pagrus pagrus*): Determination of stomach functionality. *Aquaculture*, 270, 369–378. doi:10.1016/j.aquaculture.2007.04.045
- David-Ruales, C.A. & Castañeda-Álvarez, G.D. (2014). Recirculation system for larviculture stage of *Brycon moorei* Evaluation of a recirculation system for *Dorada* (*Brycon moorei*-Steindachner 1878) larvae in the Magdalena River. *Rev. CES Med. Vet. y Zootec.*, 9, 179–189.
- David-Ruales, C.A.; Zapata-Berruecos, B. & Vásquez-Torres, W. (2009). Efectos de la primera alimentación en larvas de *Rhamdia* sobre la ganancia de peso y longitud. *Rev. Lasallista Investig.*, 6, 7–13.
- David-Ruales, C.; Lenis-Sucerquia, G.; Castañeda-Álvarez, G.D.; Lopera, A. & Restrepo, L.F. (2011). Initial diet composition affects weight gain and total length of Pacu (*Piaractus brachyomus*) larvae. *Rev. Colomb. Ciencias Pecu.*, 24, 48–53.
- Díaz-Olarte, J.; Marciales-Caro, L.; Cristancho-Vásquez, F. y Cruz-Casallas, P. (2010). Comparación del desarrollo embrionario de *Piaractus brachyomus* (Serrasalmidae) y *Pseudoplatystoma* sp. (Pimelodidae). *Int. J. Morphol.*, 28(4), 1193-1204
- Dou, S.; Masuda, R.; Tanaka, M. & Tsukamoto, K. (2002). Feeding resumption, morphological changes and mortality during starvation in Japanese flounder larvae. *J. Fish Biol.*, 60, 1363–1380. doi:10.1111/j.1095-8649.2002.tb02432.x
- Dou, S.Z.; Masuda, R.; Tanaka, M. & Tsukamoto, K. (2005). Effects of temperature and delayed initial feeding on the survival and growth of Japanese flounder larvae. *J. Fish Biol.*, 66, 362–377. doi:10.1111/j.0022-1112.2005.00601.x
- Drossou, A.; Ueberschär, B.; Rosenthal, H. & Herzog, K.-H. (2006). Ontogenetic development of the proteolytic digestion activities in larvae of *Oreochromis niloticus* fed with different diets. *Aquaculture*, 256, 479–488. doi:10.1016/j.aquaculture.2006.01.038
- Evans, R.P.; Parrish, C.C.; Zhu, P.; Brown, J.A. & Davis, P.J. (1998). Changes in phospholipase A 2 activity and lipid content during early development of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). *Mar. Biol.*, 130, 369–376. doi:10.1007/s002270050257
- Falcón-Hidalgo, B.; Forrellat-Barrios, A.; Farnés, O.C. & Hernández, K.U. (2011). Digestive enzymes of two freshwater fishes (*Limia vittata* and *Gambusia punctata*) with different dietary preferences at three developmental stages. *Comp. Biochem. Physiol. Part B Biochem. Mol. Biol.*, 158, 136–141. doi:10.1016/j.cbpb.2010.10.009
- Faustino, F. (2010). Desenvolvimento embrionário e larval de *Brycon gouldingi* (Teleostei, Characidae). São Paulo: Universidad Estadual Paulista.
- Faustino, F.; Makino, L.C.; Neumann, E. & Nakaghi, L.S.O. (2015). Morphological and morphometric aspects of early life stages of piabanha *Brycon gouldingi* (Characidae). *J. Fish Biol.*, 86, 1491–1506. doi:10.1111/jfb.12652
- Galaviz, M.A.; García-Gasca, A.; Drawbridge, M.; Álvarez-González, C.A. & López, L.M. (2011). Ontogeny of the digestive tract and enzymatic activity in white seabass,

- Atractoscion nobilis, larvae. *Aquaculture*, 318, 162–168. doi:10.1016/j.aquaculture.2011.05.014
- García-Carreño, F.L.; Albuquerque-Cavalcanti, C.; Navarrete del Toro, M.A. & Zaniboni-Filho, E. (2002). Digestive proteinases of *Brycon orbignyanus* (Characidae, Teleostei): Characteristics and effects of protein quality. *Comp. Biochem. Physiol. B Biochem. Mol. Biol.*, 132, 343–352. doi:10.1016/S1096-4959(02)00038-6
- Gisbert, E.; Giménez, G.; Fernández, I.; Kotzamanis, Y. & Estévez, A. (2009). Development of digestive enzymes in common dentex *Dentex dentex* during early ontogeny. *Aquaculture*, 287, 381–387. doi:10.1016/j.aquaculture.2008.10.039
- Gjellesvik, D.R.; Lombardo, D. & Walther, B.T. (1992). Pancreatic bile salt dependent lipase from cod (*Gadus morhua*): purification and properties. *Biochim. Biophys. Acta*, 1124, 123–34.
- Gomes, B.V.C.; Scarpelli, R.S.; Arantes, F.P.; Sato, Y.; Bazzoli, N. & Rizzo, E. (2007). Comparative oocyte morphology and early development in three species of trahiras from the São Francisco River basin, Brazil. *J. Fish Biol.*, 70, 1412–1429. doi:10.1111/j.1095-8649.2007.01420.x
- Govoni, J.J.; Boehlert, G.W. & Watanabe, Y. (1986). The physiology of digestion in fish larvae. *Environ. Biol. Fishes* 16, 59–77. doi:10.1007/BF00005160
- Guthrie, R. & Langdon, B. (2000). Acceptability of various microparticulate diets to first-feeding walleye *Stizostedion vitreum* larvae. *Aquac. Nutr.*, 6, 153–158. doi:10.1046/j.1365-2095.2000.00104.x
- Hall, B.K. & Wake, M.H. (1999). Introduction: Larval Development, Evolution, and Ecology, In B. K. Hall & M. H. Wake (eds.). *The Origin and Evolution of Larval Forms*. (1–19). Berkeley: Academic Press.
- Helland, S.; Terjesen, B.F. & Berg, L. (2003). Free amino acid and protein content in the planktonic copepod *Temora longicornis* compared to *Artemia franciscana*. *Aquaculture*, 215, 213–228. doi:10.1016/S0044-8486(02)00043-1
- Hoehne-Reitan, K.; Kjørsvik, E. & Gjellesvik, D.R. (2001). Development of bile salt-dependent lipase in larval turbot. *J. Fish Biol.*, 58, 737–745. doi:10.1111/j.1095-8649.2001.tb00526.x
- Holmberg, A.; Schwerte, T.; Pelster, B. & Holmgren, S. (2004). Ontogeny of the gut motility control system in zebrafish *Danio rerio* embryos and larvae. *J. Exp. Biol.*, 207, 4085–4094. doi:10.1242/jeb.01260
- Jiménez-Martínez, L.D.; Álvarez-González, C.A.; Tovar-Ramírez, D.; Gaxiola, G.; Sánchez-Zamora, A.; Moyano, F.J.; Alarcón, F.J.; Márquez-Couturier, G.; Gisbert, E.; Contreras-Sánchez, W.M.; Perales-García, N.; Arias-Rodríguez, L.; Indy, J.R.; Páramo-Delgadillo, S. & Palomino-Albarrán, I.G. (2012). Digestive enzyme activities during early ontogeny in Common snook (*Centropomus undecimalis*). *Fish Physiol. Biochem.*, 38, 441–454. doi:10.1007/s10695-011-9525-9
- Jomori, R.K.; Carneiro, D.J.; Malheiros, E.B. & Portella, M.C. (2003). Growth and survival of pacu *Piaractus mesopotamicus* (Holmberg, 1887) juveniles reared in ponds or at different initial larviculture periods indoors. *Aquaculture*, 221, 277–287. doi:10.1016/S0044-8486(03)00069-3
- Jomori, R.K.; Carneiro, D.J.; Martins, M.I. & Portella, M.C. (2005). Economic evaluation of *Piaractus mesopotamicus* juvenile production in different rearing systems. *Aquaculture*, 243, 175–183. doi:10.1016/j.aquaculture.2004.09.034
- Jomori, R.K.; Ducatti, C.; Carneiro, D.J. & Portella, M.C. (2008). Stable carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) isotopes as natural indicators of live and dry food in *Piaractus mesopotamicus* (Holmberg, 1887) larval tissue. *Aquac. Res.*, 39, 370–381. doi:10.1111/j.1365-2109.2007.01760.x
- Jun-sheng, L.; Jian-lin, L. & Ting-ting, W. (2006). Ontogeny of protease, amylase and lipase in the alimentary tract of hybrid Juvenile tilapia (*Oreochromis niloticus* × *Oreochromis aureus*). *Fish Physiol. Biochem.*, 32, 295–303. doi:10.1007/s10695-006-9106-5
- Kamisaka, Y.; Jordal, A.-E.O.; Edvardsen, R.B.; Kryvi, H.; Otterlei, E. & Rønnestad, I. (2010). A case report on the distended gut syndrome (DGS) in cultured larvae of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Aquaculture*, 309, 38–48. doi:10.1016/j.aquaculture.2010.09.006
- Kapoor, B.G.; Smit, H. & Verighina, I.A. (1976). The Alimentary Canal and Digestion in Teleosts. *Adv. Mar. Biol.*, 13, 109-239. doi:10.1016/S0065-2881(08)60281-3
- Kingsolver, J.G. & Huey, R.B. (1998). Evolutionary Analyses of Morphological and Physiological Plasticity in Thermally Variable Environments. *Am. Zool.*, 38, 545–560.
- Kolkovski, S. (2008). Advances in Marine Fish Larvae Diets, in: L. Cruz-Suárez. D. Ricque-Marie. M. Tapia-Salazar. M. Nieto-López. D. Villareal-Cavazos. J. Lazo. y M. Viana. (Eds.), *Avances en nutrición acuícola IX-IX Simposio Internacional de Nutrición Acuícola (20–45)*. Monterrey: Universidad Autónoma de Nuevo León.
- Kolkovski, S. (2001). Digestive enzymes in fish larvae and juveniles—implications and applications to formulated diets. *Aquaculture*, 200, 181–201. doi:10.1016/S0044-8486(01)00700-1

- Kolkovski, S.; Czesny, S. & Dabrowski, K. (2000). Use of Krill Hydrolysate as a Feed Attractant for Fish Larvae and Juveniles. *J. World Aquac. Soc.*, 31, 81–88. doi:10.1111/j.1749-7345.2000.tb00701.x
- Kolkovski, S.; Koven, W. & Tandler, A. (1997). The mode of action of *Artemia* in enhancing utilization of microdiet by gilthead seabream *Sparus aurata* larvae. *Aquaculture*, 155, 193–205. doi:10.1016/S0044-8486(97)00117-8
- Kurokawa, T.; Shiraiishi, M. & Suzuki, T. (1998). Quantification of exogenous protease derived from zooplankton in the intestine of Japanese sardine (*Sardinops melanotictus*) larvae. *Aquaculture*, 161, 491–499. doi:10.1016/S0044-8486(97)00296-2
- Kuz'mina, V.V. (1996). Influence of age on digestive enzyme activity in some freshwater teleosts. *Aquaculture*, 148, 25–37. doi:10.1016/S0044-8486(96)01370-1
- Kuz'mina, V. V. (2008). Classical and Modern Concepts in Fish Digestion, in: Cyrino, J.E.P., Bureau, D.P., Kapoor, B. (Eds.), *Feeding and Digestive Functions of Fishes*. (594), Jersey Plymouth: CRC Press Taylor & Francis Group.
- Kvåle, A.; Mangor-Jensen, A.; Moren, M.; Espe, M. & Hamre, K. (2007). Development and characterisation of some intestinal enzymes in Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) and Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) larvae. *Aquaculture*, 264, 457–468. doi:10.1016/j.aquaculture.2006.12.024
- Lazo, J. (2000). Ontogeny of pancreatic enzymes in larval red drum *Sciaenops ocellatus*. *Aquac. Nutr.*, 6, 183–192. doi:10.1046/j.1365-2095.2000.00124.x
- Lo, M. J. & Weng, C.F. (2006). Developmental regulation of gastric pepsin and pancreatic serine protease in larvae of the euryhaline teleost, *Oreochromis mossambicus*. *Aquaculture*, 261, 1403–1412. doi:10.1016/j.aquaculture.2006.09.016
- López-Ramírez, G.; Cuenca-Soria, C.A.; Álvarez-González, C.A.; Tovar-Ramírez, D.; Ortiz-Galindo, J.L.; Perales-García, N.; Márquez-Couturier, G.; Arias-Rodríguez, L.; Indy, J.R.; Contreras-Sánchez, W.M.; Gisbert, E. & Moyano, F.J. (2011). Development of digestive enzymes in larvae of Mayan cichlid *Cichlasoma urophthalmus*. *Fish Physiol. Biochem.*, 37, 197–208. doi:10.1007/s10695-010-9431-6
- López-Vásquez, K.; Castro-Pérez, C.A. & Val, A.L. (2009). Digestive enzymes of eight amazonian teleosts with different feeding habits. *J. Fish Biol.*, 74, 1620–1628. doi:10.1111/j.1095-8649.2009.02196.x
- Maldonado-Ocampo, J.; Ortega-Lara, A.; Usma-Oviedo, J.; Galvis-Vergara, G.; Villa-Navarro, F.; Vásquez-Gamboa, L.; Prada-Pedreras, S. y Ardila-Rodríguez, C. (2005). Peces de los Andes de Colombia. Guía de campo. Bogotá: Ramos López Editorial.
- Marciales-Caro, L.; Cruz-Casallas, N.; Díaz-Olarte, J.; Medina-Robles, V. & Cruz-Casallas, P. (2011). Adaptation to a commercial diet alters post-larvae growth and development of striped catfish (*Pseudoplatystoma* sp) and yaque (*Leiarius marmoratus*). *Rev. Colomb. Ciencias Pecu.*, 24, 179–190.
- Mai, M.G. (2009). Estudos da ontogenia e da alimentação inicial de larvas de peixes, com ênfase em dourado *Salminus brasiliensis* (Characiformes, Characidae). São Carlos: Universidade Federal de São Carlos.
- Mendes de Freitas, T. (2015). Capacidade digestiva durante a ontogenia de larvas de pacu, *Piaractus mesopotamicus*. (Tese doutorado). Universidade Estadual Paulista: São Pablo.
- Merino, M.; Bonilla, S. y Bages, F. (2013). Diagnóstico del estado de la acuicultura en Colombia. Plan nacional de desarrollo de la acuicultura sostenible en Colombia (AUNAP-FAO). Bogotá: Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural.
- Micale, V.; Di Giancamillo, A.; Domeneghini, C.; Mylonas, C.; Nomikos, N.; Papadakis, I. & Muglia, U. (2008). Ontogeny of the digestive tract in sharpnose sea bream *Diplodus puntazzo* (Cetti, 1777). *Histol Histopathol*, 23, 1077–1091.
- Mojica, J.; Usma, R.; Álvarez-León, R. y Lasso, C. (Eds.). (2012). Libro rojo de peces dulceacuicolas de Colombia. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Murray, H.M.; Gallant, J.W.; Perez-Casanova, J.C.; Johnson, S.C. & Douglas, S.E. (2003). Ontogeny of lipase expression in winter flounder. *J. Fish Biol.*, 62, 816–833. doi:10.1046/j.1095-8649.2003.00067.x
- Neumann, E. (2008). Desenvolvimento inicial de jatuarana, *brycon amazonicus* (teleostei, characidae). São Pablo: Universidade estadual paulista.
- Ng, A.N.; de Jong-Curtain, T.A.; Mawdsley, D.J.; White, S.J.; Shin, J.; Appel, B.; Dong, P.; Stainier, D. & Heath, J.K. (2005). Formation of the digestive system in zebrafish: III. Intestinal epithelium morphogenesis. *Dev. Biol.*, 286, 114–135. doi:10.1016/j.ydbio.2005.07.013
- Ogiwara, K. & Takahashi, T. (2007). Specificity of the medaka enteropeptidase serine protease and its usefulness as a biotechnological tool for fusion-protein cleavage. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 104, 7021–7026. doi:10.1073/pnas.0610447104

- Olarte, J.D.; Marciales-Caro, L.J.; Cristancho Vásquez, F. & Cruz-Casallas, P.E. (2010). Comparación del Desarrollo Embrionario de *Piaractus brachyomus* (Serrasalminae) y *Pseudoplatystoma* sp. (Pimelodidae) Comparison of the Embryonic Development of *Piaractus brachyomus* (Serrasalminae) and *Pseudoplatystoma* sp. (Pimelodidae). *Int. J. Morphol.*, 28, 1193–1204.
- Olaya-Nieto, C.; Segura-Guevara, F.; Tordecilla-Petro, G. & Appeldoorn, R. (2007). Estimación de los parámetros biológicos básicos de peces comerciales del río Sinú– Fase II. Informe final.
- Olsen, R.E. & Ringø, E. (1997). Lipid digestibility in fish: a review. *Recent Res. Dev. Lipid Res.*, 1, 199–264.
- Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. (FAO). (2016). The state of the world fisheries and aquaculture. Rome: FAO, Publishing Management Service.
- Osman, A.G.M.; Wuertz, S.; Mekki, I.A.; Verreth, J. & Kirschbaum, F. (2008). Early development of the African catfish *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822), focusing on the ontogeny of selected organs. *J. Appl. Ichthyol.*, 24, 187–195. doi:10.1111/j.1439-0426.2007.01018.x
- Ostaszewska, T.; Dabrowski, K.; Hliwa, P.; Gomółka, P. & Kwasek, K. (2008). Nutritional regulation of intestine morphology in larval cyprinid fish, silver bream (*Vimba vimba*). *Aquac. Res.*, 39, 1268–1278. doi:10.1111/j.1365-2109.2008.01989.x
- Ozkizilcik, S.; Chu, F. & Place, A.R. (1996). Ontogenetic changes of lipolytic enzymes in striped bass (*Morone saxatilis*). *Comp. Biochem. Physiol. Part B Biochem. Mol. Biol.*, 113, 631–637. doi:10.1016/0305-0491(95)02094-2
- Pérez-Casanova, J.C.; Murray, H.M.; Gallant, J.W.; Ross, N.W.; Douglas, S.E.; Johnson, S.C. (2006). Development of the digestive capacity in larvae of haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) and Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Aquaculture*, 251, 377–401. doi:10.1016/j.aquaculture.2005.06.007
- Person, L. (1989). Early weaning of marine fish larvae onto microdiets: Constraints and perspectives. (Conference). 20 Feb - 4 Mar 1989. Recuperado de: <https://pdfs.semanticscholar.org/c935/307e8cd95fa7143cca00421ffe28ff2bdfb3.pdf>
- Pittman, K.; Yúfera, M.; Pavlidis, M.; Geffen, A.J.; Koven, W.; Ribeiro, L.; Zambonino-Infante, J.L. & Tandler, A. (2013). Fantastically plastic: fish larvae equipped for a new world. *Rev. Aquac.*, 5, S224–S267. doi:10.1111/raq.12034
- Portella, M.C.; Takata, R.; Leitão, N.J.; Menossi, O.C.; Kwasek, K. & Dabrowski, K. (2013). Free Amino Acids in Pacu, *Piaractus mesopotamicus*, Eggs and Larvae. *J. World Aquac. Soc.*, 44, 425–434. doi:10.1111/jwas.12034
- Portella, M.C. & Dabrowski, K. (2008). Diets, Physiology, Biochemistry and Digestive Tract Development of Freshwater Fish Larvae, in: J. Cyrino, D. Bureau, B. Kapoor. (Eds.). *Feeding and Digestive Functions of Fishes* (594). Jersey Plymouth: CRC Press Taylor & Francis Group.
- Ramírez-Merlano, J.; Otero-Paternina, A.; Corredor-Santamaría, W.; Medina-Robles, V.M.; Cruz-Casallas, P.E. y Velasco-Santamaría, Y. (2010). Utilización de organismos vivos como primera alimentación de larvas de yaque (*Leiarius marmoratus*) bajo condiciones de laboratorio. *Rev. Orinoquia*, 14, 45–58.
- Rathore, R.M.; Kumar, S. & Chakrabarti, R. (2005). Digestive enzyme patterns and evaluation of protease classes in *Catla catla* (Family: Cyprinidae) during early developmental stages. *Comp. Biochem. Physiol. Part B Biochem. Mol. Biol.*, 142, 98–106. doi:10.1016/j.cbpc.2005.06.007
- Reynalte-Tataje, D.; Zaniboni-Filho, E. & Esquivel, J. (2004). Embryonic and larvae development of piracanjuba, *Brycon orbignyanus* Valenciennes, 1849 (Pisces, Characidae). *Acta Sci. Biol. Sci.*, 26, 67–71.
- Ribeiro, C.R.; Leme Dos Santos, H.S. & Bolzan, A.A. (1995). Estudo comparativo da embriogênese de peixes ósseos (PACU, *Piaractus mesopotamicus*; TAMBAQUI, *Colossoma macropomum* e HÍBRIDO TAMBACU). *Revista Brasileira de Biologia*, 55, 65-78.
- Rønnestad, I.; Thorsen, A. & Finn, R.N. (1999). Fish larval nutrition: a review of recent advances in the roles of amino acids. *Aquaculture*, 177, 201–216. doi:10.1016/S0044-8486(99)00082-4
- Rønnestad, I.; Yúfera, M.; Ueberschär, B.; Ribeiro, L.; Sæle, Ø.; Boglione, C.; Sæle, Ø. & Boglione, C. (2013). Feeding behaviour and digestive physiology in larval fish: current knowledge, and gaps and bottlenecks in research. *Rev. Aquac.*, 5, S59–S98. doi:10.1111/raq.12010
- Sæle, Ø.; Nordgreen, A.; Olsvik, P.A. & Hamre, K. (2010). Characterization and expression of digestive neutral lipases during ontogeny of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Comp. Biochem. Physiol. Part A Mol. Integr. Physiol.*, 157, 252–259. doi:10.1016/j.cbpa.2010.07.003
- Sales, J. (2011). First feeding of freshwater fish larvae with live feed versus compound diets: a meta-analysis. *Aquac.*, 19, 1217–1228. doi:10.1007/s10499-011-9424-1

- Segner, H. & Verreth, J. (1995). Metabolic enzyme activities in larvae of the African catfish, *Clarias gariepinus*: changes in relation to age and nutrition. *Fish Physiol. Biochem.*, 14, 385–398. doi:10.1007/BF00003376
- Silveira, J.; Silva, C.P.; Cargnin-Ferreira, E.; Alexandre, D.; Elias, M.A. & Fracalossi, D.M. (2013). Freshwater catfish jundiá (*Rhamdia quelen*) larvae are prepared to digest inert feed at the exogenous feeding onset: physiological and histological assessments. *Fish Physiol. Biochem.*, 39, 1581–1590. doi:10.1007/s10695-013-9810-x
- Suzer, C.; Aktülün, S.; Çoban, D.; Okan Kamacı, H.; Saka, Ş.; Fırat, K. & Albaz, A. (2007). Digestive enzyme activities in larvae of sharpnose seabream (*Diplodus puntazzo*). *Comp. Biochem. Physiol. Part A Mol. Integr. Physiol.*, 148, 470–477. doi:10.1016/j.cbpa.2007.06.418
- Tesser, M.B.; Flores-Quintana, C.I.; Carneiro, D.J.; Pizauro Junior, J.M. & Portella, M.C. (2006). Suplementação de enzimas exógenas em dieta microparticulada para larvicultura do pacu. *Rev. Bras. Zootec.*, 35, 2211–2218. doi:10.1590/S1516-35982006000800003
- Toledo-Cuevas, E.M.; Moyano López, F.J.; Ramírez, D.T.; Strüssmann, C.A.; Álvarez-González, C.A.; Martínez-Chávez, C.C. & Martínez-Palacios, C.A. (2011). Development of digestive biochemistry in the initial stages of three cultured *Atherinopsids*. *Aquac. Res.*, 42, 776–786. doi:10.1111/j.1365-2109.2011.02853.x
- Toledo-Solis, F.J.; Uscanga-Martínez, A.; Guerrero-Zárate, R.; Márquez-Couturier, G.; Martínez-García, R.; Camarillo-Coop, S.; Perales-García, N.; Rodríguez-Valencia, W.; Gómez-Gómez, M.A. & Álvarez-González, C.A. (2015). Changes on digestive enzymes during initial ontogeny in the three-spot cichlid *Cichlasoma trimaculatum*. *Fish Physiol. Biochem.*, 41, 267–279. doi:10.1007/s10695-014-0023-8
- Treviño, L.; Álvarez-González, C.A.; Perales-García, N.; Arévalo-Galán, L.; Uscanga-Martínez, A.; Márquez-Couturier, G.; Fernández, I. & Gisbert, E. (2011). A histological study of the organogenesis of the digestive system in bay snook *Petenia splendida* Günther, 1862 from hatching to the juvenile stage. *J. Appl. Ichthyol.*, 27, 73–82. doi:10.1111/j.1439-0426.2010.01608.x
- Uscanga-Martínez, A.; Perales-García, N.; Álvarez-González, C.A.; Moyano, F.J.; Tovar-Ramírez, D.; Gisbert, G.E.; Márquez-Couturier, G.; Contreras-Sánchez, W.M.; Arias-Rodríguez, L. & Indy, J.R. (2011). Changes in digestive enzyme activity during initial ontogeny of bay snook *Petenia splendida*. *Fish Physiol. Biochem.*, 37, 667–680. doi:10.1007/s10695-011-9467-2
- Valbuena-Villarreal, R.D.; Zapata-Berruecos, B.E.; David-Ruales, C. & Cruz-Casallas, P.E. (2012). Desarrollo Embrionario del capaz *Pimelodus grosskopfii* (Steindachner, 1879). *Int. J. Morphol.*, 30, 150–156. doi:10.4067/S0717-95022012000100027
- Valbuena, R.; Zapata-Berruecos, B. & Otero-Paternina, A. (2013). Evaluación de la primera alimentación en larvas de capaz *Pimelodus grosskopfii* bajo condiciones de laboratorio. *Rev. MVZ Córdoba*, 18, 3518–3524.
- Vásquez-Torres, W. (2005). A pirapitinga, reprodução e cultivo. En B. Baldisserotto & L. Carvalho-Gomes. (Eds.). *Espécies Nativas Para Piscicultura No Brasil*. Santa Maria: Universidad Federal de Santa Maria.
- Vega-Orellana, O.M.; Fracalossi, D.M. & Sugai, J.K. (2006). Dourado (*Salminus brasiliensis*) larviculture: Weaning and ontogenetic development of digestive proteinases. *Aquaculture*, 252, 484–493. doi:10.1016/j.aquaculture.2005.07.002
- Vieira, V.L.A. & Johnston, I.A. (1996). Muscle development in the tambaqui, an important Amazonian food fish. *J. Fish Biol.*, 49, 842–853. doi:10.1111/j.1095-8649.1996.tb00083.x
- Wallace, K.N., Akhter, S.; Smith, E.M.; Lorent, K. & Pack, M. (2005). Intestinal growth and differentiation in zebrafish. *Mech. Dev.*, 122, 157–173. doi:10.1016/j.mod.2004.10.009
- Wallace, K.N. & Pack, M. (2003). Unique and conserved aspects of gut development in zebrafish. *Dev. Biol.*, 255, 12–29. doi:10.1016/S0012-1606(02)00034-9
- Webb, J.F. (1999). Larvae in Fish Development and Evolution. In B. K. Hall & M. Wake (eds.). *The Origin and Evolution of Larval Forms*. (109-158). Berkeley: Academic Press.
- Western, J.R. & Jennings, J. (1970). Histochemical demonstration of hydrochloric acid in the gastric tubules of teleosts using an in vivo prussian blue technique. *Comp. Biochem. Physiol.*, 35, 879–884. doi:10.1016/0010-406X(70)90083-6
- Wijkström, U.N. (2003). Short and long-term prospects for consumption of fish. *Veterinary Research Communications*, 27 (suppl. 1), 461-468.
- Xiong, D.M.; Xie, C.X.; Zhang, H.J. & Liu, H.P. (2011). Digestive enzymes along digestive tract of a carnivorous fish *Glyptosternum maculatum* (Sisoridae, Siluriformes). *J. Anim. Physiol. Anim. Nutr. (Berl.)*, 95, 56–64. doi:10.1111/j.1439-0396.2009.00984.x
- Yúfera, M. & Darias, M.J. (2007). The onset of exogenous feeding in marine fish larvae. *Aquaculture*, 268, 53–63. doi:10.1016/j.aquaculture.2007.04.050
- Zacarías-Soto, M.; Barón-Sevilla, B. & Lazo, J.P. (2013).

Ontogeny and distribution of alkaline and acid phosphatases in the digestive system of California halibut larvae (*Paralichthys californicus*). *Fish Physiol. Biochem.*, 39, 1331–1339. doi:10.1007/s10695-013-9787-5

Zamani, A.; Hajimoradloo, A.; Madani, R. & Farhangi, M. (2009). Assessment of digestive enzymes activity during the fry development of the endangered Caspian brown trout *Salmo caspius*. *J. Fish Biol.*, 75, 932–937. doi:10.1111/j.1095-8649.2009.02348.x

Zambonino Infante, J.L. & Cahu, C.L. (1999). High dietary lipid levels enhance digestive tract maturation and improve *dicentrarchus labrax* larval development. *J. Nutr.*, 129, 1195–200.