



Investigación e Innovación en Nutrición Acuícola

**Editores: Lucía Elizabeth Cruz Suárez,
Mireya Tapia Salazar, Martha Guadalupe
Nieto López, David A. Villarreal Cavazos,
Julián Gamboa Delgado, y Carlos A.
Martínez Palacios**

Investigación e Innovación en Nutrición Acuícola
2022, Monterrey, Nuevo León, México

Editores: Lucía Elizabeth Cruz Suárez, Mireya Tapia Salazar, Martha Guadalupe Nieto López, David Alonso Villarreal Cavazos, Julián Gamboa Delgado y Carlos A. Martínez Palacios.

Programa Maricultura
Facultad de Ciencias Biológicas
Universidad Autónoma de Nuevo León 2022

Copias disponibles en:
Universidad Autónoma de Nuevo León
Facultad de Ciencias Biológicas
Programa Maricultura
Cd. Universitaria
San Nicolás de los Garza, Nuevo León
C.P. 66455
Tel.+Fax. 818352 6380
E-mail: lucia.cruzsr@uanl.edu.mx

Para citar alguna parte de ésta obra siga el siguiente estilo:

- Autores del escrito. 2022. Nombre del artículo. Editores: Lucía Elizabeth Cruz Suárez, Mireya Tapia Salazar, Martha Guadalupe Nieto López, David Alonso Villarreal Cavazos, Julián Gamboa Delgado y Carlos A. Martínez Palacios. Investigación e innovación en nutrición acuícola, Universidad Autónoma de Nuevo León, San Nicolás de los Garza, Nuevo León, México, pp.473 ISBN: 978-607-27-1732-9. El cuidado de la presente edición, así como su realización estuvo a cargo de los editores.

La reproducción total o parcial de ésta obra requiere la autorización escrita por los titulares del derecho de autor.

Los editores hacemos extensivo nuestro profundo agradecimiento:

- A las personas que colaboraron en la edición técnica de estas memorias

Directorio

Dr. Santos Guzmán López
Rector

Dr. Juan Paura García
Secretario. General

Dr. Celso José Garza Acuña
Secretario extensión y cultura

Lic. Antonio Ramos Revillas
Director de Editorial Universitaria

Dr. José Ignacio González Rojas
Director de la Facultad de Ciencias Biológicas

Editores

Lucía Elizabeth Cruz Suárez, Denis Ricque Marie, Mireya Tapia Salazar, Martha Guadalupe Nieto López, David Alonso Villarreal Cavazos, Julián Gamboa Delgado, y Carlos A. Martínez Palacios.

Dirección de edición: Programa Maricultura, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León, Dra. Lucía Elizabeth Cruz Suárez, Av. Universidad S/N, Ciudad Universitaria, San Nicolás de los Garza, Nuevo León, C.P. 66455
Email: elicruz@hotmail.com, lucia.cruzsr@uanl.edu.mx
Teléfonos: 52 8183526380

Primera edición 2022. ©Universidad Autónoma de Nuevo León. ©L. Elizabeth Cruz Suárez, ©Mireya Tapia Salazar, ©Martha Guadalupe Nieto López, ©David Alonso Villarreal Cavazos, ©Julián Gamboa Delgado, ©Carlos A. Martínez Palacios.

ISBN:978-607-27-1732-9. El cuidado y edición estuvo a cargo de los editores. El contenido es responsabilidad de los autores.

Párrafo legal: Reservado todos los derechos conforme a la ley. Prohibida la reproducción total o parcial de la obra sin previa autorización por escrito del titular propietario y editor de la obra.

Habilidad de Tres Especies de Peces Tropicales de Hábitos Carnívoros para Utilizar Carbohidratos: Robalo blanco (*Centropomus undecimalis*), Mero rojo (*Epinephelus morio*) y Pargo canané (*Ocyurus chrysurus*)

Martín Arenas, Alvaro Barreto, Gabriela Gaxiola

Unidad Multidisciplinaria de docencia e Investigación (UMDI) Sisal, Facultad de Ciencias,

UNAM, México. E-mail: arenas.pardo@gmail.com, alvarobarreto09@gmail.com

mggc@ciencias.unam.mx

Resumen

El robalo blanco (*Centropomus undecimalis*), mero rojo (*Epinephelus morio*) y pargo canané (*Ocyurus chrysurus*) son peces de hábitos carnívoros con potencial para ser cultivados, son importantes comercial y recreativamente en el Golfo de México. Los avances en la investigación sobre los requerimientos nutricionales para el desarrollo de alimentos balanceados en estas especies reportan un alto requerimiento de proteína en el alimento (40-50%). Por lo tanto, la habilidad de estas especies de peces para utilizar carbohidratos (20%, almidón) ha sido objeto de estudio. Indicadores de eficiencia alimenticia, utilización metabólica y regulación del metabolismo digestivo e intermediario de la glucosa son discutidos en este escrito. El robalo blanco y pargo canané se adaptan digestivamente a los carbohidratos, pero no el mero rojo. El pargo canané experimenta condiciones agudas de hiperglucemia en estado postprandial en comparación con las otras especies. Las tres especies de peces exhiben un incremento en el potencial de glucolisis y reducción del potencial de gluconeogénesis después de consumir carbohidratos. El aprovechamiento nutricional de los carbohidratos por las tres especies se encuentra estrechamente relacionado con la activación de la enzima glucoquinasa (GK) o hexoquinasa IV. La concentración de carbohidratos en el alimento es un factor determinante en la activación de la enzima GK. El robalo blanco presenta una mayor habilidad para aprovechar nutricionalmente los carbohidratos en comparación con el mero rojo y pargo canané.

Palabras clave: peces carnívoros, carbohidratos, metabolismo digestivo e intermediario.

1. Introducción

La proteína es por lo general el mayor componente dietético en la formulación de alimentos balanceados para peces en la acuicultura, particularmente para las especies con hábitos carnívoros (Hua *et al.*, 2019). La demanda de proteína en los alimentos balanceados por los peces varía entre 24 y 70%, dependiendo de la etapa de vida, nivel trófico, salinidad y temperatura del agua (Olivateles *et al.*, 2020). En peces, la proteína además de ser necesaria para propósitos plásticos (crecimiento, mantenimiento, reparación de tejido), síntesis de enzimas, hormonas y otros metabolitos, cumplen funciones energéticas (NRC, 2011). La proteína es considerada el sustrato primario de los peces para la obtención de energía, aproximadamente el 80% de la producción total de adenosín trifosfato (ATP) en peces proviene del catabolismo de proteína (Cowey & Walton, 1988; Jia *et al.*, 2017). El uso de la proteína con fines energéticos por los peces en la acuicultura es indeseable debido a su alto costo en comparación con otros componentes dietéticos altamente energéticos como son los lípidos y carbohidratos (NRC, 2011). Por otra parte, la liberación de amonio, producto directo del catabolismo de la proteína, impacta negativamente el medio ambiente, debido a que es uno de los principales componentes nitrogenados responsables de la eutrofización del agua (Van Waarde, 1983). El catabolismo de proteína con fines energéticos es inevitable en peces, pero puede reducirse con un nivel de inclusión apropiado de energía digestible no proteica reemplazado por carbohidratos, un efecto comúnmente referido como ahorro de proteína (NRC, 2011).

2. Generalidades del uso de carbohidratos en peces

Los carbohidratos son la fuente de energía dietética más barata en vertebrados terrestres (Wilson, 1994). En peces, no existe un requerimiento de carbohidratos debido a su eficiente habilidad para sintetizar glucosa a partir de precursores de origen proteínico y lipídico (glicerol, piruvato, aminoácidos y lactato (Enes *et al.*, 2009). Por otra parte, en algunos peces se ha observado que un nivel de inclusión adecuado de carbohidratos en la formulación de alimentos balanceados reduce el catabolismo de proteína con fines energéticos (ahorro de proteína), lo cual a su vez promueve la retención de proteína con fines de crecimiento (NRC, 2011). Sin embargo, la habilidad de los peces para utilizar los carbohidratos es limitada con respecto a los vertebrados terrestres (Panserat *et al.*, 2014), estos experimentan prolongados periodos de hiperglicemia después de consumir carbohidratos, especialmente las especies con hábitos carnívoros, a pesar de poseer un sistema

homeostático de glucosa activo (Polakof *et al.*, 2012). Las bases fisiológicas de la aparente intolerancia de glucosa en los peces es un tema polémico complicado por la extrema diversidad de hábitos alimenticios, hábitats, características anatómicas y fisiológicas (Kamalam *et al.*, 2017). (Varias hipótesis) han sido propuestas varias hipótesis para tratar de explicar la baja habilidad de algunos peces para utilizar la glucosa de origen dietético en comparación con otros vertebrados: 1) una baja potencia de la glucosa como secretagogo de insulina en comparación con los aminoácidos (Mommsen & Plisetskaya, 1991); 2) una baja fosforilación de glucosa en tejidos sensibles a la insulina como lo es el musculo blanco (pobre transporte de glucosa) (Navarro *et al.*, 1999; West *et al.*, 1993); (3) la ausencia de inhibición de la producción de glucosa endógena (gluconeogénesis) (Enes *et al.*, 2009; Panserat *et al.*, 2001). Polakof *et al.* (2012) sugieren que la relativa habilidad de los peces para utilizar los carbohidratos con respecto a otros vertebrados se encuentra estrechamente relacionado con su estilo de vida ectotérmico (una baja tasa metabólica y un metabolismo adaptado a largos periodos de ayuno).

3. Habilidad de los peces para utilizar carbohidratos en función de sus hábitos alimenticios

La relativa habilidad de los peces para utilizar los carbohidratos como fuente de energía varía ampliamente entre especies, pero depende de sus hábitos alimenticios (Stone, 2003; Wilson, 1994). Los peces con hábitos herbívoros y omnívoros pueden tolerar porcentajes de inclusión de carbohidratos en el alimento entre 20 y 42%, sin efectos adversos en su crecimiento o supervivencia, mientras que los porcentajes de inclusión de carbohidratos en especies con hábitos carnívoros puede variar entre 6 y 32% (Kamalam *et al.*, 2017). Los peces con hábitos herbívoros y omnívoros en comparación con los carnívoros presentan una mayor actividad de las enzimas α amilasa, sacarasa y maltasa (Harpaz & Uni, 1999; Hidalgo *et al.*, 1999), mayor tasa de absorción de glucosa en el intestino (Buddington *et al.*, 1987), mayores receptores de insulina en el músculo esquelético (Párrizas *et al.*, 1994), mejor regulación de la síntesis de glucosa endógena (gluconeogénesis) (Enes *et al.*, 2006, 2008; Panserat *et al.*, 2001) y una mayor velocidad de respuesta en la inducción de la enzima hepática glucoquinasa (GK) o hexoquinasa IV (HK IV) después de consumir carbohidratos (Boonanuntanasarn *et al.*, 2018; Panserat *et al.*, 2001; Ren *et al.*, 2015), lo que posiblemente explica el mejor control de la glucosa postprandial en las especies herbívoras y omnívoras, respecto a las carnívoras (Furuichi & Yone, 1981; Panserat *et al.*, 2000).

4. Descripción de las especies de estudio

4.1. Robalo blanco *C. undecimalis*.

Taxonomía

La familia *Centropomidae* se encuentra constituida por 13 especies, representadas por un solo género *Centropomus*, la cual está confinada en la zona tropical y subtropical de América. Habita ambientes costeros, salobres y dulceacuícolas, en el Atlántico Occidental se encuentran las especies: *C. undecimalis*, *C. irae*, *C. mexicanus*, *C. paralellus*, *C. poeyi*, *C. pectinatus* y *C. ensiferus*; por otra parte, en el Pacífico Oriental encontramos a *C. viridis*, *C. unionensis*, *C. robalito*, *C. medius*, *C. armatus* y *C. nigrescens* (Carvalho-Filho *et al.*, 2019; Rivas, 1986).

A continuación, se desglosa la descripción taxonómica de la familia *Centropomidae* y género *Centropomus* (Nelson, 2006).

Phylum	Chordata
Clase	Actinopterygii
Orden	Perciformes
Familia	Centropomidae
Género	<i>Centropomus</i>
Especie	<i>C. undecimalis</i> (Bloch, 1792)

Ecología

El robalo blanco es una especie hermafrodita protándrica (Taylor *et al.*, 1998), eurihalina (Perez-Pinzón & Lutz, 1991) y estenoterma (Gilmore *et al.*, 1978), la cual se distribuye geográficamente desde Carolina del Norte, Estados Unidos hasta Rio de Janeiro, Brasil, incluyendo las Bahamas, el Golfo de México y algunas islas de las Antillas. Su abundancia y distribución tiene una estrecha relación con la presencia de ambientes costeros, salobres y dulceacuícolas donde la fluctuación de salinidad va de 0 hasta 45 ppm, la salinidad es un factor importante en su distribución (Rivas, 1986).

Es un depredador visual, de hábitos carnívoros con tendencia piscívora (McMichael *et al.*, 1989), se considera un depredador oportunista debido a su alimentación en el medio natural, el cual comprende 48 taxones dentro de los cuales encontramos organismos pelágicos, demersales y bentónicos (Blewett *et al.*, 2006).

Situación pesquera

En México, las capturas de robalo blanco se reportan en conjunto con el robalo prieto (*C. poeyi*) y chucumite (*C. parallelus*), los estados con mayor captura son Campeche (33.7 %) Tabasco (28.1 %) y Veracruz (31.2 %), los estados con las menores capturas son Tamaulipas (3.3 %), Quintana Roo (1.3 %) y Yucatán (2.4 %) (SAGARPA, 2017). La pesca del robalo blanco es una de las pesquerías riverseñas más importantes en México, la cual se encuentra regulada bajo la NOM-037-PESC-2004 (SAGARPA, 2007). Sin embargo, a pesar de que existe un plan de manejo sobre la pesquería de robalos, Caballero-Chávez (2012) indica que desde el 2001 las poblaciones de robalo blanco se encuentran en estado de sobreexplotación.

4.2.Mero rojo *Epinephelus morio*

Taxonomía

El género *Epinephelus* lo componen más de 100 especies, las cuales habitan zonas tropicales y subtropicales en los mares de todo el planeta, se les encuentra asociado a condiciones de salinidades marinas

A continuación, se desglosa la clasificación taxonómica del género *Epinephelus* (Nelson, 2006).

Phylum	Chordata
Clase	Actinopterygii
Orden	Perciformes
Familia	Serranidae
Género	<i>Epinephelus</i>
Especie	<i>E. morio</i> (Valenciennes, 1828)

Ecología

El mero rojo es un pez hermafrodita secuencial con inversión hermafrodita protogínica que se distribuye desde Massachussets en EUA hasta Río de Janeiro en Brasil, sin embargo, las poblaciones más grandes de esta especie se encuentran localizadas en el Banco de Campeche, México (Giménez-Hurtado *et al.*, 2005). Su distribución espacial se encuentra asociada a la presencia de zonas de arrecifes y fondos rocosos (Moe, 1969). El mero rojo es de hábitos carnívoros, su dieta en el medio natural comprende principalmente crustáceos del tipo brachyura y estomatópodos, con menor frecuencia peces, moluscos y camarones (Brulé & Canché, 1992).

Situación pesquera

En México, particularmente en el Banco de Campeche es considerado la especie de escama más importante en explotación por flota de altura y riverena (SAGARPA, 2017). Sin embargo, desde 1986 al 2000 la captura comercial de esta especie decreció de 14, 410 a 9, 797 toneladas anuales (Giménez-Hurtado *et al.*, 2005). Arreguín-Sánchez & Arcos-Huitrón (2011) catalogó la pesca de esta especie en estado de máximo aprovechamiento con tendencia a sobrepesca. Posteriormente, en el año 2015 se publicó la NOM-065-SAG/PESC-2014 con el objetivo de regular el aprovechamiento de las especies de mero y especies asociadas en aguas de jurisdicción federal del litoral del Golfo de México y Mar Caribe, la cual establece una talla mínima de captura de 36.3 cm para el mero rojo, talla de primera madurez y reversión sexual. Recientemente, Echazabal-Salazar *et al.* (2021) reportaron que la pesquería de esta especie ha pasado de un estado de sobrepesca a sobreexplotación desde 1984 a 2014.

4.3.Pargo canané *Ocyurus chrysurus*

Taxonomía

La familia Lutjanidae está conformada por ciento y cinco especies, setenta géneros, los cuales están organizados en cuatro subfamilias. Su distribución geográfica comprende el océano Atlántico, Índico y Pacífico. Habitan zonas tropicales y subtropicales, se les encuentra en condiciones de salinidad dulce acuícolas, salobres y marinas (Cummings, 2004; de La Morinière *et al.*, 2002).

A continuación, se desglosa la clasificación taxonómica de la familia Lutjanidae y el género *Ocyurus* (Nelson, 2006).

Phylum	Chordata
Clase	Actinopterygii
Orden	Perciformes
Familia	Lutjanidea
Género	<i>Ocyurus</i>
Especie	<i>O. chrysurus</i> (Bloch, 1791)

Ecología

El pargo canané se distribuye geográficamente desde Massachusetts, Estados Unidos hasta el sureste de Brasil, es una especie de importancia comercial en el Caribe (Cumings, 2004) (Figura 5). Durante su ciclo de vida habita diferentes ambientes costeros, tamaños de tallas de 2.5 cm hasta 25 cm ocupan zonas de manglares y pastos marinos (Nagelkerken & van der Velde, 2004), por otra parte, tamaños de tallas de 25 cm hasta 35 cm ocupan zonas de arrecifes, donde alcanzan su madurez sexual y llevan a cabo su reproducción (de La Morinière *et al.*, 2002; Verweij *et al.*, 2008). El pargo canané es considerado un depredador de tipo zooplanctivo y zoobentivo, su presa principal está compuesta por peneidos, los peces son considerados como presas secundarias dentro de sus hábitos alimenticios (Rincón-Sandoval *et al.*, 2009).

Situación pesquera

Por otra parte, el pargo canané se encuentra en la lista roja de especies amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN por sus siglas en inglés), catalogado como “Data deficient” (Lindeman *et al.*, 2016). En México no existe un plan de manejo pesquero para esta especie. Brulé *et al.* (2008) señalan que el complejo mero-pargo, entre ellas el pargo canané, constituyen el componente principal de la pesquería de escama del estado de Yucatán. El pargo canané es considerado como pesca incidental o de acompañamiento en las pesquerías de otras especies marinas (SAGARPA, 2017), no obstante, esta pesquería se encuentra en una fase de explotación creciente (Arcos-Huitrón & Arreguín-Sánchez, 2011; Brulé *et al.*, 2008), lo anterior es alarmante debido a la ausencia de una regulación de pesca del recurso.

5. Avances en la nutrición del robalo blanco, mero rojo y pargo canané

El establecimiento de los requerimientos nutricionales en las tres especies de peces ha sido relativamente explorado, particularmente la etapa de engorda. Los requerimientos de proteína en el alimento balanceado reportados para las tres especies son relativamente similares: $\geq 50\%$ para robalo blanco y pargo canané (Concha-Frías *et al.*, 2018; Enriquez, 2018; Gracia-López *et al.*, 2003; Tucker, 1987) y $\geq 47\%$ para el mero rojo (Silva, 2017). A través de estudios de digestibilidad *in vitro* e *in vivo* se han identificaron harinas de origen vegetal y animal terrestre con potencial para ser sustitutos de la harina de pescado en la formulación de alimentos balanceados para las tres especies, entre las cuales destacan las harinas procedentes de subproductos avícolas (Barreto-Altamirano, 2016; Lemus *et al.*, 2018; Silva *et al.*, 2014; Silvão & Nunes, 2017). Por otra parte, en robalo blanco y mero rojo a través de un diseño bifactorial en el cual se combinaron dos niveles de proteína (aprox. 40 y 50%) con dos niveles de lípidos (aprox. 6 y 12%) en el alimento, con un mínimo contenido de carbohidratos digeribles (2%), se reportó que independientemente del nivel de proteína, el crecimiento en ambas especies fue similar cuando se alimentaron con 12% lípidos, indicando que tanto el robalo blanco como el mero rojo son capaces de reducir el catabolismo de aminoácidos con fines energético por lípidos (Arenas *et al.*, 2021a; Silva, 2017). Sin embargo, cuando se utilizó el mismo modelo nutricional con pargo canané, independientemente del contenido de lípidos, el mayor crecimiento se obtuvo cuando se alimentó con un contenido de proteína de 50% en el alimento, indicando que el metabolismo de esta especie depende altamente de la proteína (Arenas *et al.*, 2021b).

6. Nutrición de los carbohidratos en el robalo blanco, mero rojo y pargo canané

La capacidad de los peces para utilizar carbohidratos como fuente de energía depende de la compleja interacción de factores biológicos, dietéticos y ambientales (Kamalam *et al.*, 2017). A pesar de que los hábitos alimenticios (factor biológico: herbívoros > omnívoros > carnívoros) son considerados la determinante primaria en la habilidad de los peces para utilizar carbohidratos (Furuichi & Yone, 1981; Panserat *et al.*, 2000), se han reportado algunas variaciones en la habilidad del robalo blanco, mero rojo y pargo canané para utilizar carbohidratos, tres especies de hábitos carnívoros con distribución tropical-subtropical (Brulé & Canché, 1992; McMichael *et al.*, 1989; Rincón-Sandoval *et al.*, 2009).

Enzimas digestivas

La existencia de enzimas digestivas carbohidrasas, particularmente la presencia α amilasa ha sido descrita en robalo blanco, pargo canané y mero rojo, en este último ha sido reportada adicionalmente la α glucosidasa (Ahumada-Hernández *et al.*, 2014; Castillo, Callejas, *et al.*, 2018; Jimenez-Martinez *et al.*, 2012), principales enzimas encargadas de hidrolizar los enlaces alfa glucosídicos de oligosacáridos y polisacáridos (Krogdahl *et al.*, 2005). Se ha sugerido, que la actividad de las enzimas digestivas carbohidrasas se encuentra estrechamente relacionado con los hábitos alimenticios de los peces (Fernández *et al.*, 2001; Kuz'mina *et al.*, 1996). Arenas *et al.* (2021c) reportaron que la actividad *in vitro* de la enzima α amilasa en ciegos pilóricos e intestino en el pargo canané (aprox. .0.8 U/mg proteína) fue aproximadamente del doble comparado con robalo blanco (aprox. .0.4 U/mg proteína), mientras que Castillo (2018a) reportó una actividad en α amilasa utilizando el mismo método de evaluación *in vitro*, tres veces más alta en mero rojo (aprox. 2.6 U/ mg proteína) que la registrada en pargo canané. Lo anterior sugiere que el mero rojo presenta un sistema digestivo más adaptado a la digestión de carbohidratos, por el contrario, el robalo blanco posee un sistema digestivo menos adaptado a la digestión de estos nutrientes, catalogando al pargo canané en un nivel intermedio respecto a las dos especies.

Glucosa en plasma

En términos generales, la eficiencia de un organismo (vertebrados) para utilizar carbohidratos es definida por la velocidad en la que es capaz de incorporar glucosa a su torrente sanguíneo a partir de la digestión, así como de eliminarla del mismo (Polakof *et al.*, 2012). Las pruebas de tolerancia de glucosa en peces son una práctica común para evaluar su capacidad para utilizar glucosa. En mero rojo, después de una administración oral con 1.7 gramos de glucosa por kilogramo de peso húmedo, se observaron dos picos de glucosa en plasma de 5.6 (100.9 mg/dL) y 6.4 (115.3 mg/dL) mM/L, a las 2 y 12 horas respectivamente. Después de 24 horas los valores de glucosa en plasma retornaron a la concentración basal, 2.4 mM/L (43.2 mg/dL) (Castillo *et al.*, 2018b). El periodo de duración de la respuesta glicémica en el mero rojo fue similar a la reportada para *Sparus aurata* y *Dicentrarchus labrax*, después de una administración intraperitoneal de 1 gramo de glucosa por kilogramo de peso húmedo (Peres *et al.*, 1999). Lo anterior sugiere que la velocidad en la que el mero rojo metaboliza la glucosa es similar a la reportada en otros peces carnívoros.

En robalo blanco y pargo canané aún no se han reportado pruebas de tolerancia de glucosa, pero recientemente Arenas *et al.* (2021c) a través de un estudio comparativo reportaron la respuesta glicémica de estas especies después de consumir una dieta rica en carbohidratos, 20% (almidón de maíz). En robalo blanco el máximo pico en la concentración de glucosa en plasma fue de 8 mM/L (144.3 mg/dL) y se registró 6 horas después de consumir la dieta rica en carbohidratos, mientras que en pargo canané fue hasta las 9 horas con un valor de concentración de 14 mM/L (252.2 mg/dL). En ambas especies los valores de glucosa retornaron a concentraciones basales después de 12 horas. El comportamiento glucémico registrado en robalo blanco fue similar al reportado por Enes *et al.* (2011) en *D. labrax* alimentado con un porcentaje (20%) y fuente (almidón de maíz) similar de carbohidratos en el alimento. Lo anterior indica que el robalo blanco posee mecanismos de homeostasis de glucosa más eficiente que el pargo canané y similar al de otros peces carnívoros.

Metabolismo intermediario

En vertebrados, el hígado desempeña un papel central en la regulación de numerosos procesos del metabolismo intermediario en respuesta al estado nutricional (Walton & Cowey, 1982). Las enzimas hexoquinasas (I, II, III y VI) juegan un papel clave en la homeostasis de la glucosa en el hígado y en menor medida en otros tejidos, debido a que son responsables de catalizar la primera reacción de la vía de glucólisis (fosforilación de glucosa a glucosa-6 fosfato), ruta metabólica donde la glucosa es degradada. La hexoquinasa IV o glucocinasa (GK) es inducida por acción de la insulina y desempeña un papel central como sensor de glucosa en la regulación de la homeostasis de la glucosa después de consumir carbohidratos, mientras que las hexoquinasas (HK) I, II y III permiten que se lleve a cabo la fosforilación de la glucosa en condiciones de ayuno (Panserat *et al.*, 2014). La GK a diferencia del resto de isoformas, se caracteriza por su baja afinidad por la glucosa (K_m 10 mM) y por no ser inhibida por su producto (glucosa-6 fosfato) (Iynedjian, 2009). Durante mucho tiempo se creyó que la limitada habilidad de los peces para utilizar los carbohidratos se debía a una ausencia en la inducción de la enzima GK (Wilson, 1994). Sin embargo, a principios del siglo XXI se demostró que esta teoría era errónea y que la enzima GK si puede ser inducida por carbohidratos en peces (Caseras *et al.*, 2000; Panserat *et al.*, 2000). En algunos peces, particularmente carnívoros (p.ej. *Dentex dentex*, *D. labrax*, *Micropterus salmoides*, *Trachinotus ovatus*), aparentemente la inducción de la enzima GK es dependiente del nivel de carbohidratos en el alimento, se ha observado que porcentajes de inclusión $\geq 20\%$ generan una

inducible expresión bioquímica y expresión génica de esta enzima respecto a niveles de inclusión inferiores (Enes *et al.*, 2010; Lin *et al.*, 2018; Pérez-Jiménez *et al.*, 2015; Zhou *et al.*, 2015). Lo anterior sugiere que el efecto secretagogo de insulina por parte de los carbohidratos depende de la concentración en la que estos se encuentran en el alimento (Enes *et al.*, 2010).

La regulación nutricional de la enzima hepática GK por efecto de los carbohidratos ha sido utilizada como un indicador de la habilidad de los peces para metabolizar estos nutrientes (Panserat *et al.*, 2014). En este sentido, se ha evaluado la habilidad del robalo blanco, mero rojo y pargo canané para metabolizar carbohidratos. En mero rojo un nivel de inclusión de carbohidratos (almidón de maíz) en el alimento del 15% (almidón de maíz) respecto a 0%, no generó una respuesta bioquímica de la enzima hepática GK (Castillo *et al.*, 2018b), sin embargo, un nivel de inclusión de carbohidratos de 20% resultó en una inducible actividad bioquímica de esta enzima (Castillo *et al.*, 2018c), indicando que la inducción de la GK en ésta está en función del nivel de carbohidratos en el alimento. Similar al mero rojo, en robalo blanco se reportó que un nivel de inclusión de carbohidratos en el alimento del 20% (almidón de maíz) generó una inducción bioquímica y además génica de la enzima hepática GK, pero esto no en pargo canané (Arenas *et al.*, 2021c). La ausencia de inducción de la enzima GK en pargo canané sugieren un bajo efecto secretagogo de insulina por parte de los carbohidratos, lo cual además podría explicar la elevada hiperglucemia en esta especie después de consumir carbohidratos en comparación al robalo blanco y mero rojo.

La ruta de la pentosa fosfato y la glucogénesis son rutas metabólicas que contribuyen a mantener la homeostasis de la glucosa en estado postprandial a partir de la conversión de la glucosa a glucosa 6-fosfato, reacción que es catalizada por la enzima GK (Iynedjian, 2009). En la ruta de la pentosa fosfato se producen ribosas para la biosíntesis de nucleótidos y ácidos nucleicos, también se genera NADPH, coenzima necesaria en el metabolismo anabólico, particularmente para la síntesis de ácidos grasos (lipogénesis) (Mayes & Bender, 2003). En la glucogénesis se sintetiza glucógeno, un polisacárido de reserva energética formado por cadenas de glucosa. En peces carnívoros, la ruta de la pentosa fosfato es más eficaz en el control de la glucemia postprandial que la glucogénesis, en otras palabras, los peces carnívoros presentan mayor eficiencia en convertir la glucosa dietética en lípidos que en glucógeno (Panserat *et al.*, 2009). En robalo blanco, mero rojo y pargo canané, se ha reportado una dependencia positiva de las enzimas hepáticas claves de la ruta de la ruta pentosa fosfato (p. ej. Glucosa 6-fosfato deshidrogenasa, G6PDH; 6-fosfoluconato deshidrogenasa,

6PGDH) y glucogénesis (glucógeno) hacia la activación de la enzima hepática GK (Arenas *et al.* 2021c; Castillo *et al.* 2018b y 2018c).

En peces carnívoros como *D. labrax* (Enes *et al.*, 2006), *E. coioides* (H. Liu *et al.*, 2020) y *Oncorhynchus mykiss* (Panserat *et al.*, 2009), se ha reportado que a pesar de presentar una rápida adaptación a la presencia de carbohidratos en el alimento por incremento del potencial de las enzimas claves involucradas en la ruta de glucólisis (p.ej. fosfofructoquinasa-1, PFK-1; piruvato quinasa, PK), exhiben una alta y persistente actividad de las enzimas claves involucradas en la vía de gluconeogénesis (p.ej. Fructosa-1,6-bisfosfatas, FBPasa; glucosa-6-fosfatasa, G6Pasa; fosfoenolpiruvato carboxiquinasa, PEPCCK), lo anterior indica una baja capacidad de estas especies para regular la síntesis de glucosa en presencia de glucosa dietética. En contraste, una reducción en la actividad de FBPasa y un incremento en la actividad de PK en hígado fue reportada en robalo blanco, mero rojo y pargo canané después de ser alimentados con carbohidratos (Arenas *et al.* 2021c; Castillo *et al.* 2018b y 2018c), indicando que los mecanismos implicados en el control de la gluconeogénesis en estas especies son sensibles a la fosforilación de la glucosa dietética.

En peces, se asume que los aminoácidos son los principales sustratos utilizados en la gluconeogénesis (Cowey, 1995; Jia *et al.*, 2017). Los cambios del potencial bioquímico o génico de las enzimas claves involucradas en el catabolismo de aminoácidos (p. ej. Alanina aminotransferasa, ALT; aspartato aminotransferasa, ASAT; glutamato deshidrogenasa, GDH) y gluconeogénesis en nutrición de peces son utilizados para enfatizar el rol de las proteínas y lípidos como sustratos gluconeogénicos (Cowey *et al.*, 1981). En los estudios de nutrición de carbohidratos en robalo blanco y pargo canané han sido evaluadas, los resultados reportados muestran que a pesar de que el potencial de gluconeogénesis (actividad bioquímica de FBPasa) decreció cuando los peces fueron alimentados con carbohidratos (20%, almidón de maíz), el catabolismo de aminoácidos (actividad bioquímica de ALT) permaneció constante (Arenas *et al.*, 2021c). Lo anterior sugiere que un sustrato de la gluconeogénesis alterno a los aminoácidos es deprimido metabólicamente en presencia de glucosa dietética en ambas especies de peces, glicerol (lípidos). Efecto de ahorro de proteína por carbohidratos.

El ahorro de proteína es el proceso por el cual los peces obtienen energía de nutrientes distintos a las proteínas, tales como lípidos y carbohidratos (NRC, 2011). El efecto de ahorro de proteína en peces es sencillo de identificar a través de indicadores de crecimiento o de eficiencia alimenticia. El incremento en la tasa de crecimiento y eficiencia alimenticia generalmente se encuentra asociado

a una mayor canalización de proteínas a la producción de tejido que en energía, dado que la energía es obtenida por un nutriente alternativo (Arenas *et al.*, 2021a; Arenas *et al.*, 2021b). La inclusión de carbohidratos digeribles en el alimento (20%, almidón de maíz) en robalo blanco mejoró la eficiencia alimenticia (p.ej. Factor de conversión alimenticia, FCA; tasa de eficiencia proteica, TEP) versus un alimento sin carbohidratos digeribles (0%) (Arenas *et al.*, 2021c). En mero rojo y pargo canané la presencia de carbohidratos en el alimento, 20 y 15% (almidón de maíz), respectivamente, no generó un efecto de ahorro de proteína en ambas especies de peces (Arenas *et al.*, 2021c; Castillo *et al.*, 2018b). Estos resultados indican que el robalo blanco presenta una mayor habilidad para utilizar carbohidratos como sustratos energéticos que el mero rojo y pargo canané. Complejidad molecular de los carbohidratos.

Las de fuentes de carbohidratos de alta complejidad molecular (p. ej. Dextrinas y almidones) suelen utilizarse más en la formulación de alimentos para peces carnívoros que las de baja complejidad molecular (p. ej. Glucosa y maltosa). Los carbohidratos de baja complejidad molecular provocan elevadas y prolongadas condiciones de glucemia en los peces después de consumirlos (Deng *et al.*, 2001). Por otra parte, en algunos peces carnívoros se ha reportado una baja eficiencia en el aprovechamiento de carbohidratos de baja complejidad molecular, lo cual es atribuido a una rápida absorción y eliminación antes de poder ser metabolizados por estos (Cui *et al.*, 2010; Lee *et al.*, 2003). La absorción de carbohidratos complejos como los almidones es lenta, debido a que tienen que ser digeridos antes de poder ser absorbidos y metabolizados. Sin embargo, el grado de polimerización y tamaño de partícula en los almidones es un factor determinante para su aprovechamiento por los peces (Liu *et al.*, 2014; Peres & Oliva-Teles, 2002).

Los almidones están compuestos por dos moléculas, amilosa y amilopectina. La amilosa es una molécula lineal que se encuentran unidas por enlaces glucosídicos α 1-4, mientras que la amilopectina es una molécula ramificada unida por enlaces glucosídicos α 1-4 y α 1-6. Castillo *et al.* (2018c) reportaron un mejor crecimiento en mero rojo cuando fue alimentado con almidón de maíz waxi (99% amilopectina) comparado con almidón de maíz nativo crudo (73% amilopectina), almidón de papa crudo (78% amilopectina) y almidón de papa pregelatinizado (78% amilopectina). La eficiencia en la utilización del almidón de maíz wax fue atribuido a su menor tamaño de partícula en comparación del resto de almidones, sin embargo, una mayor superficie de hidrólisis por la enzima α glucosidasa sobre los enlaces glucosídicos α 1-6 no puede ser descartada (mayor disponibilidad de glucosa).

7. Conclusiones

El robalo blanco, mero rojo y pargo canané presentan diferentes mecanismos fisiológicos de adaptación a la presencia de carbohidratos en el alimento. Naturalmente, el mero rojo presenta mayor potencial digestivo de la enzima α amilasa que el pargo canané, este último al robalo blanco. En contraste con el mero rojo, el robalo blanco y pargo canané son capaces de adaptarse digestivamente a la presencia de carbohidratos en el alimento por un incremento en el potencial digestivo de α -amilasa. Sin embargo, la baja habilidad del pargo canané para mantener la homeostasis de la glucosa en estado postprandial, así como la ausencia de un efecto de ahorro de proteína por carbohidratos en esta especie y mero rojo, el potencial digestivo no debe ser considerado como un estimador de la habilidad de los peces para metabolizar o utilizar carbohidratos.

Por otra parte, a pesar de que las tres especies de peces son capaces de adaptarse metabólicamente a la presencia de carbohidratos en el alimento por incremento del potencial de glucólisis y reducción del potencial de gluconeogénesis, pero el aprovechamiento nutricional de los carbohidratos entre especies se encuentra estrechamente relacionado con la activación de la enzima GK, aparentemente el almacenamiento de este nutriente por glucogénesis y la vía de la pentosa fosfato es un factor determinante en su aprovechamiento como sustratos energéticos, principalmente en esta última.

8. Bibliografía

- Ahumada-Hernández, R. I., Álvarez-González, C. A., Guerrero-Zárate, R., Martínez-García, R., Camarillo-Coop, S., Sánchez-Zamora, A., Gaxiola-Cortés, M. G., Palomino-Albarrán, I. G., Tovar-Ramírez, D., & Gisbert, E. (2014). Changes of digestive enzymatic activity on yellowtail snapper (*Ocyurus chrysurus*) during initial ontogeny. *International Journal of Biology*, 6(4), 110–118. <https://doi.org/10.5539/ijb.v6n4p110>
- Arenas, M., Álvarez-González, A., Barreto, Á., Sánchez, A., Cuzon, G., & Gaxiola, G. (2021). Evaluation of protein: lipid ratio on growth, feed efficiency, and metabolic response in juvenile yellowtail snapper *Ocyurus chrysurus* (Bloch, 1791). *Latin American Journal of Aquatic Research*, 49(2), 329–341. <https://doi.org/10.3856/vol49-issue2-fulltext-2660>
- Arenas, M., Álvarez-González, A., Barreto, A., Sánchez, A., Suárez-Bautista, J., Escalante, K., & Gaxiola, G. (2021). Effect of dietary carbohydrates on growth performance, feed efficiency and glucose metabolism in common snook (*Centropomus undecimalis*) and yellowtail snapper (*Ocyurus chrysurus*) juveniles. *Aquaculture*, 543(May), 736958. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2021.736958>
- Arenas, M., Álvarez-González, C. A., Barreto, A., Sánchez-Zamora, A., Suárez-Bautista, J., Cuzon, G., & Gaxiola, G. (2021). Physiological and metabolic protein-sparing effects of dietary lipids on common snook *Centropomus undecimalis* (Bloch, 1792) juveniles. *Aquaculture Nutrition*, July 2020, 1–14. <https://doi.org/10.1111/anu.13250>
- Arreguín-Sánchez, F., & Arcos-Huitrón, E. (2011). La pesca en México: estado de la explotación y uso de los ecosistemas. *Hidrobiológica*, 21(3), 431–462. www.ecopath.org
- Barreto-Altamirano, A. F. (2016). Evaluación de la digestibilidad in vitro y aparente en distintas fuentes de proteína en juveniles de pargo canané (*Ocyurus chrysurus*). Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Blewett, D. A., Hensley, R. A., & Stevens, P. W. (2006). Feeding habits of common snook, *Centropomus undecimalis*, in Charlotte Harbor, Florida. *Gulf and Caribbean Research*, 18, 1–13. <https://doi.org/10.18785/gcr.1801.01>
- Boonanuntanasarn, S., Kumkhong, S., Yoohat, K., Plagnes-Juan, E., Burel, C., Marandel, L., & Panserat, S. (2018). Molecular responses of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) to different levels of dietary carbohydrates. *Aquaculture*, 482(September 2017), 117–123. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2017.09.032>
- Brulé, T., & Canché, L. G. R. (1992). Food habits of juveniles red groupers, *Epinephelus morio* (Valenciennes, 1828), from Campeche bank, Yucatan, Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 52(2), 772–779.
- Brulé, T., Noh-Quñones, V. E., Sánchez-Crespo, M., Colás-Marrufo, T., & Pérez-Díaz, E. (2008). Composición de las capturas comerciales del complejo mero-pargo en el sureste del Golfo de México e implicaciones para el manejo de su pesquería comercial. *Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, 61, 198–209.
- Buddington, R. K., Chen, J. W., & Diamond, J. (1987). Genetic and phenotypic adaptation of intestinal nutrient transport to diet in fish. *The Journal of Physiology*, 393(1), 261–281. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1987.sp016823>
- Caballero-Chávez, V. (2012). Evaluación de la pesquería de robalo blanco *Centropomus undecimalis* en Ciudad del Carmen, Campeche. *Ciencia Pesquera*, 20(2), 35–42.

- Carvalho-Filho, A., de Oliveira, J., Soares, C., & Araripe, J. (2019). A new species of snook, *Centropomus* (Teleostei: Centropomidae), from northern South America, with notes on the geographic distribution of other species of the genus. *Zootaxa*, 4671(1), 81–92. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4671.1.6>
- Caseras, A., Metó, I., Fernández, F., & Baanante, I. v. (2000). Glucokinase gene expression is regulated in liver of gilthead sea bream (*Sparus aurata*). *Biochimica et Biophysica Acta*, 1493, 135–141. [https://doi.org/10.1016/S0167-4781\(00\)00173-1](https://doi.org/10.1016/S0167-4781(00)00173-1)
- Castillo, A., Alvarez, A., Cuzon, G., Suárez, J., & Gaxiola, G. (2018). Glycemic response after glucose oral administration of wild juvenile red grouper *Epinephelus morio* fed two different diets. *Fish Physiology and Biochemistry*, 44(1), 219–226. <https://doi.org/10.1007/s10695-017-0426-4>
- Castillo, A., Callejas, L., Álvarez-González, C. A., Maldonado, C., Cuzon, G., & Gaxiola-Cortés, M. G. (2018). Effect of native and modified starches on nutritional and physiological performance of wild juveniles of red grouper (*Epinephelus morio*). *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, 5(15), 491–500. <https://doi.org/10.19136/era.a5n15.1548>
- Concha-Frías, B., Álvarez-González, C. A., Gaxiola, G., Chiappa, X., Martínez-garcía, R., Camarillo-Coop, S., Peña, E. D. L., & Cruz-Alvarado, F. J. (2018). Dietary protein requirement in common snook (*Centropomus undecimalis*) juveniles reared in marine and brackish water. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, 5(13), 45–54. <https://doi.org/10.19136/era.a5n13.1393>
- Cowey, C. B. (1995). Protein and amino acid requirements: A critique of methods. *Journal of Applied Ichthyology*, 11(3–4), 199–204.
- Cowey, C. B., Cooke, D. J., Matty, A. J., & Adron, J. W. (1981). Effects of quantity and quality of dietary protein on certain enzyme activities in rainbow trout. *The Journal of Nutrition*, 111(2), 336–345. <https://doi.org/10.1093/jn/111.2.336>
- Cowey, C. B., & Walton, M. J. (1988). Studies on the uptake of (14C) amino acids derived from both dietary (14C) protein and dietary (14C) amino acids by rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *Journal of Fish Biology*, 33(2), 293–305.
- Cui, X. J., Zhou, Q. C., Liang, H. O., Yang, J., & Zhao, L. M. (2010). Effects of dietary carbohydrate sources on the growth performance and hepatic carbohydrate metabolic enzyme activities of juvenile cobia (*Rachycentron canadum* Linnaeus.). *Aquaculture Research*, 42, 99–107. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2010.02574.x>
- Cummings, N. J. (2004). The biology of yellowtail, *Ocyurus chrysurus*, with emphasis on populations in the Caribbean. Sustainable Fisheries Division Contribution (SFD), 196.
- de La Morinière, E. C., Pollux, B. J. A., Nagelkerken, I., & van der Velde, G. (2002). Post-settlement life cycle migration patterns and habitat preference of coral reef fish that use seagrass and mangrove habitats as nurseries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 55(2), 309–321. <https://doi.org/10.1006/ecss.2001.0907>
- Deng, D. F., Refstie, S., & Hung, S. S. O. (2001). Glycemic and glycosuric responses in white sturgeon (*Acipenser transmontanus*) after oral administration of simple and complex carbohydrates. *Aquaculture*, 199, 107–117.
- Echazabal-Salazar, O., Morales-Bojórquez, E., & Arreguín-Sánchez, F. (2021). Biomass dynamic model for multiple data series: An improved approach for the management of the red grouper (*Epinephelus morio*) fishery of the

- Campeche Bank, Mexico. *Regional Studies in Marine Science*, 47, 101962. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2021.101962>
- Enes, P., Panserat, S., Kaushik, S., & Oliva-Teles, A. (2006). Effect of normal and waxy maize starch on growth, food utilization and hepatic glucose metabolism in European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) juveniles. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 143(1), 89–96. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2005.10.027>
- Enes, P., Panserat, S., Kaushik, S., & Oliva-Teles, A. (2008). Growth performance and metabolic utilization of diets with native and waxy maize starch by gilthead sea bream (*Sparus aurata*) juveniles. *Aquaculture*, 274, 101–108. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2007.11.009>
- Enes, P., Panserat, S., Kaushik, S., & Oliva-Teles, A. (2009). Nutritional regulation of hepatic glucose metabolism in fish. *Fish Physiology and Biochemistry*, 35(3), 519–539. <https://doi.org/10.1007/s10695-008-9259-5>
- Enes, P., Peres, H., Almeida, I., Couto, A., & Oliva-Teles, A. (2011). Growth, feed utilization, and glycemic response in European sea bass, *Dicentrarchus labrax*, juveniles fed carbohydrate of different complexities. *Journal of World Aquaculture Society*, 42, 873–879. <https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.2011.00525.x>
- Enes, P., Sanchez-Gurmaches, J., Navarro, I., Gutiérrez, J., & Oliva-Teles, A. (2010). Role of insulin and IGF-I on the regulation of glucose metabolism in European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) fed with different dietary carbohydrate levels. *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology*, 157(4), 346–353. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2010.08.006>
- Enriquez, R. M. L. (2018). Requerimiento de proteína de juveniles de pargo canané (*Ocyurus chrysurus*), utilizando harina de ave y pasta de canola como sustitutos parciales de la proteína de pescado. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Fernández, I., Moyano, F. J., Díaz, M., & Martínez, T. (2001). Characterization of α -amylase activity in five species of Mediterranean sparid fishes (Sparidae, Teleostei). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 262(1), 1–12. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(01\)00228-3](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(01)00228-3)
- Furuichi, M., & Yone, Y. (1981). Change of blood Sugar and Plasma in Glucose Tolerance Insulin Levels Test*1. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 47(6), 761–764.
- Gilmore, R. G., Billock, L. H., & Berry, F. H. (1978). Hypothermal mortality in marine fishes of south-central Florida January, 1977. *Northeast Gulf Science*, 2(2), 77–97.
- Giménez-Hurtado, E., Coyula-Pérez-Puelles, R., Lluch-Cota, S. E., González-Yañez, A. A., Moreno-García, V., & Burgos-De-La-Rosa, R. (2005). Historical biomass, fishing mortality, and recruitment trends of the Campeche Bank red grouper (*Epinephelus morio*). *Fisheries Research*, 71(3), 267–277. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2004.09.001>
- Gracia-López, V., García-Galano, T., Gaxiola-Córtés, G., & Pacheco-Campos, J. (2003). Effect of dietary protein level and commercial feeds on growth and feeding of juvenile common snook, *Centropomus undecimalis* (Bloch, 1792). *Ciencias Marinas*, 29(4B), 585–594. <https://doi.org/10.7773/cm.v29i42.198>

- Harpaz, S., & Uni, Z. (1999). Activity of intestinal mucosal brush border membrane enzymes in relation to the feeding habits of three aquaculture fish species. *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology*, 124(2), 155–160. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(99\)00106-3](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(99)00106-3)
- Hidalgo, M. C., Urea, E., & Sanz, A. (1999). Comparative study of digestive enzymes in fish with different nutritional habits. Proteolytic and amylase activities. *Aquaculture*, 170, 267–283. [https://doi.org/10.1016/s0044-8486\(98\)00413-x](https://doi.org/10.1016/s0044-8486(98)00413-x)
- Hua, K., Cobcroft, J. M., Cole, A., Condon, K., Jerry, D. R., Mangott, A., Praeger, C., Vucko, M. J., Zeng, C., Zenger, K., & Strugnell, J. M. (2019). The Future of Aquatic Protein: Implications for Protein Sources in Aquaculture Diets. In *One Earth* (Vol. 1, Issue 3, pp. 316–329). Cell Press. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2019.10.018>
- Iynedjian, P. B. (2009). Molecular physiology of mammalian glucokinase. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 66(1), 27–42. <https://doi.org/10.1007/s00018-008-8322-9>
- Jia, S., Li, X., Zheng, S., & Wu, G. (2017). Amino acids are major energy substrates for tissues of hybrid striped bass and zebrafish. *Amino Acids*, 49(12), 2053–2063. <https://doi.org/10.1007/s00726-017-2481-7>
- Jimenez-Martinez, L. D., Alvarez-González, C. A., Tovar-Ramírez, D., Gaxiola, G., Sanchez-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 Physiology and Biochemistry*, 38(2), 441–454. <https://doi.org/10.1007/s10695-011-9525-9>
- Kamalam, B. S., Medale, F., & Panserat, S. (2017). Utilisation of dietary carbohydrates in farmed fishes: New insights on influencing factors, biological limitations and future strategies. *Aquaculture*, 467, 3–27. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2016.02.007>
- Krogdahl, A., Hemre, G. I., & Mommsen, T. P. (2005). Carbohydrates in fish nutrition: digestion and absorption in postlarval stages. *Aquaculture Nutrition*, 11, 103–122. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2095.2004.00327.x>
- Kuz'mina, V. v, Golovanova, I. L., & Izvekova, G. I. (1996). Influence of Temperature and Season On Some Characteristics of Intestinal Mucosa Carbohydrases in Six Freshwater Fishes. *Biochem. Physiol*, 113(2), 255–260.
- Lee, S. M., Kim, K. D., & Lall, S. P. (2003). Utilization of glucose, maltose, dextrin and cellulose by juvenile flounder (*Paralichthys olivaceus*). *Aquaculture*, 221, 427–438. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(03\)00061-9](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(03)00061-9)
- Lemus, I., Maldonado, C., Cuzon, G., Sanchez, A., Gaxiola, G., Alvarez, A., & Guerrero, M. (2018). In Vitro and In Vivo Feedstuff Digestibility for Snook, *Centropomus undecimalis*, Juveniles. *Journal of the World Aquaculture Society*, 49(1), 205–215. <https://doi.org/10.1111/jwas.12429>
- Lin, S. M., Shi, C. M., Mu, M. M., Chen, Y. J., & Luo, L. (2018). Effect of high dietary starch levels on growth, hepatic glucose metabolism, oxidative status and immune response of juvenile largemouth bass, *Micropterus salmoides*. *Fish and Shellfish Immunology*, 78, 121–126. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2018.04.046>
- Lindeman, K., Anderson, W., Carpenter, K. E., Claro, R., Cowan, J., Padovani-Ferreira, B., Rocha, L. A., Sedberry, G., & Zapp-Sluis, M. (2016). *Ocyurus chrysurus*, yellowtail snapper. In *The IUCN Red List of Threatened Species*.

- Liu, H., Yang, J. J., Dong, X. H., Tan, B. P., Zhang, S., Chi, S. Y., Yang, Qi. H., Liu, H. Y., & Yang, Y. Z. (2020). Effects of different dietary carbohydrate-to-lipid ratios on growth, plasma biochemical indexes, digestive, and immune enzymes activities of sub-adult orange-spotted grouper *Epinephelus coioides*. *Fish Physiology and Biochemistry*. <https://doi.org/10.1007/s10695-020-00799-4>
- Liu, X. he, Ye, C. xia, Ye, J. dan, Shen, B. duan, Wang, C. yan, & Wang, A. li. (2014). Effects of dietary amylose/amylopectin ratio on growth performance, feed utilization, digestive enzymes, and postprandial metabolic responses in juvenile obscure puffer *Takifugu obscurus*. *Fish Physiology and Biochemistry*, *40*(5), 1423–1436. <https://doi.org/10.1007/s10695-014-9937-4>
- Mayes, P. A., & Bender, D. A. (2003). The pentose phosphate pathway & other ptahways of hexose metabolism. In R. K. Murray, D. K. Granner, P. A. Mayes, & V. W. Rodwell (Eds.), *Harper's illustrated biochemistry* (6th ed., p. 702). Lange Medical Books/McGraw-Hil.
- McMichael, R. H., Peters, G. R., & Parsons, G. R. (1989). Early life history of the snook *Centropomus*, in Tampa Bay, Florida. *Northeast Gulf Science*, *10*(2), 113–125.
- Moe, M. (1969). Biology of the red grouper *Epinephelus morio* (Valenciennes) from the eastern Gulf of Mexico. <https://www.researchgate.net/publication/34157325>
- Mommsen, T., & Plisetskaya, E., (1991). Insulin in fishes and agnathans: history, structure, and metabolic regulation. *Reviews in Aquatic Science*, *4*, 225–259
- Nagelkerken, I., & van der Velde, G. (2004). Are Caribbean mangroves important feeding grounds for juvenile reef fish from adjacent seagrass beds?. *Marine Ecology Progress Series*, *274*, 143–151.
- Navarro, I., Leibush, B., Moon, T. W., Plisetskaya, E. M., Baños, N., Méndez, E., Planas, J. v., & Gutiérrez, J. (1999). Insulin, insulin-like growth factor-I (IGF-I) and glucagon: The evolution of their receptors. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part B*, *122*(2), 137–153. [https://doi.org/10.1016/S0305-0491\(98\)10163-3](https://doi.org/10.1016/S0305-0491(98)10163-3)
- Nelson, J. S. (2006). *Fishes of the world* (4th ed.). y John Wiley & Sons, Inc.
- NRC. (2011). *Nutrient Riqueriments of Fish and Shrimp*. In The National Academies Press.
- Oliva-Teles, A., Couto, A., Enes, P., & Peres, H. (2020). Dietary protein requirements of fish – a meta-analysis. *Reviews in Aquaculture*, *12*(3), 1445–1477. <https://doi.org/10.1111/raq.12391>
- Panserat, S., Capilla, E., Gutierrez, J., Frappart, P. O., Vachot, C., Plagnes-Juan, E., Aguirre, P., Brèque, J., & Kaushik, S. (2001). Glucokinase is highly induced and glucose-6-phosphatase poorly repressed in liver of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) by a single meal with glucose. *Comparative Biochemistry and Physiology - B Biochemistry and Molecular Biology*, *128*(2), 275–283. [https://doi.org/10.1016/s1096-4959\(00\)00322-5](https://doi.org/10.1016/s1096-4959(00)00322-5)
- Panserat, S., Médale, F., Blin, C., Brèque, J., Vachot, C., Plagnes-Juan, E., Gomes, E., Krishnamoorthy, R., & Kaushik, S. (2000). Hepatic glucokinase is induced by dietary carbohydrates in rainbow trout, gilthead seabream, and common carp. *American Journal of Physiology. Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, *278*, R1164–R1170. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.2000.278.5.R1164>
- Panserat, S., Rideau, N., & Polakof, S. (2014). Nutritional regulation of glucokinase: a cross-species story. *Nutrition Research Reviews*, *27*, 21–47. <https://doi.org/10.1017/S0954422414000018>

- Panserat, S., Skiba-Cassy, S., Seiliez, I., Lansard, M., Plagnes-Juan, E., Vachot, C., Aguirre, P., Larroquet, L., Chavernac, G., Medale, F., Corraze, G., Kaushik, S., & Moon, T. W. (2009). Metformin improves postprandial glucose homeostasis in rainbow trout fed dietary carbohydrates: a link with the induction of hepatic lipogenic capacities?. *American Journal of Physiology - Regulatory Integrative and Comparative Physiology*, 297(3), 707–715. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.00120.2009>
- Párrizas, M., Planas, J., Plisetskaya, E. M., & Gutiérrez, J. (1994). Insulin binding and receptor tyrosine kinase activity in skeletal muscle of carnivorous and omnivorous fish. *American Journal of Physiology*, 266, R1944 – R1950. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.1994.266.6.r1944>
- Peres, H., Gonçalves, P., & Oliva-Teles, A. (1999). Glucose tolerance in gilthead seabream (*Sparus aurata*) and European seabass (*Dicentrarchus labrax*). *Aquaculture*, 179, 415–423. 10.1016/S0044-8486(99)00175-1
- Peres, H., & Oliva-Teles, A. (2002). Utilization of raw and gelatinized starch by European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) juveniles. *Aquaculture*, 205(3–4), 287–299.
- Pérez-Jiménez, A., Abellán, E., Arizcun, M., Cardenete, G., Morales, A. E., & Hidalgo, M. C. (2015). Nutritional and metabolic responses in common dentex (*Dentex dentex*) fed on different types and levels of carbohydrates. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 184, 56–64. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2015.02.002>
- Perez-Pinzón, M. A., & Lutz, P. L. (1991). Activity related cost of osmoregulation in the juvenile snook (*Centropomus undecimalis*). *Bulletin of Marine Science*, 48(1), 58–66.
- Polakof, S., Panserat, S., Soengas, J. L., & Moon, T. W. (2012). Glucose metabolism in fish: A review. *Journal of Comparative Physiology B*, 182, 1015–1045. <https://doi.org/10.1007/s00360-012-0658-7>
- Ren, M., Habte-Tsion, H. M., Xie, J., Liu, B., Zhou, Q., Ge, X., Pan, L., & Chen, R. (2015). Effects of dietary carbohydrate source on growth performance, diet digestibility and liver glucose enzyme activity in blunt snout bream, *Megalobrama amblycephala*. *Aquaculture*, 438, 75–81. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.01.008>
- Rivas, L. R. (1986). Systematic review of the perciform fishes of the genus *Centropomus*. *Copeia*, 3, 579–611. <https://doi.org/10.2307/1444940>
- SAGARPA. (2007). Modificación a la norma oficial mexicana NOM-017-PESC-1994, para regular las actividades de pesca deportivo-recreativa en las aguas de jurisdicción federal de los Estados Unidos Mexicanos, publicada el 9 de mayo de 1995. *Diario Oficial de La Federación*, 1, 59–101.
- SAGARPA. (2017). Carta Nacional Pesquera. *Diario Oficial de La Federación*.
- Silva, A. F. D. (2017). Requerimiento de proteína y energía: Efecto en el banace bioenergético en juveniles silvestres del mero rojo *Epinephelus morio* (Valenciennes 1828). Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Silva, A. F., Escalante, K., Alvarez-González, A., Guerrero-Olazarán, M., Cuzon, G., & Gaxiola, G. (2014). Testing protein digestibility in red grouper *Epinephelus morio* using in vitro and in vivo methods. *The Israeli Journal of Aquaculture-Bamidgeh*, 1–10. <http://www.siamb.org.il>

- Silvão, C. F., & Nunes, A. J. P. (2017). Effect of dietary amino acid composition from proteins alternative to fishmeal on the growth of juveniles of the common snook, *Centropomus undecimalis*. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 46(7), 569–575. <https://doi.org/10.1590/S1806-92902017000700003>
- Stone, D. A. J. (2003). Dietary carbohydrate utilization by fish. *Reviews in Fisheries Science*, 11(4), 337–369. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(94\)90363-8](https://doi.org/10.1016/0044-8486(94)90363-8)
- Taylor, R. G., Grier, H. J., & Whittington, J. A. (1998). Spawning rhythms of common snook in Florida. *Journal of Fish Biology*, 53, 502–520.
- Tucker, JR. J. W. (1987). Snook and tarpon snook culture and preliminary evaluation for commercial farming. *The Progressive Fish-Culturist*, 49, 49–57. [https://doi.org/10.1577/1548-8640\(1987\)49<49:SATSCA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8640(1987)49<49:SATSCA>2.0.CO;2)
- Van Waarde, A. (1983). Review aerobic and anaerobic ammonia production by fish. *Comparative Biochemical and Physiology*, 74(4), 675–684.
- Verweij, M. C., Nagelkerken, I., Hans, I., Ruseler, S. M., & Mason, P. R. D. (2008). Seagrass nurseries contribute to coral reef fish populations. *Limnology and Oceanography*, 53(4), 1540–1547.
- Walton, M. J., & Cowey, C. B. (1982). Aspect of intermediary metabolism in salmonid fish. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*, 73B(1), 59–79. [https://doi.org/10.1016/0016-6480\(75\)90235-X](https://doi.org/10.1016/0016-6480(75)90235-X)
- West, T. G., Arthur, P. G., Suarez, R. K., Doll, C. J., & Hochachka, P. W. (1993). In vivo utilization of glucose by heart and locomotory muscles of exercising rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Journal of Experimental Biology*, 177(1), 63–79.
- Wilson, R. P. (1994). Utilization of dietary carbohydrate by fish. *Aquaculture*, 124(1–4), 67–80. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(94\)90363-8](https://doi.org/10.1016/0044-8486(94)90363-8)
- Zhou, C., Ge, X., Niu, J., Lin, H., Huang, Z., & Tan, X. (2015). Effect of dietary carbohydrate levels on growth performance, body composition, intestinal and hepatic enzyme activities, and growth hormone gene expression of juvenile golden pompano, *Trachinotus ovatus*. In *Aquaculture* (Vol. 437). Elsevier B.V. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2014.12.016>