



UNIVERSIDAD JUÁREZ AUTÓNOMA  
DE TABASCO



DIVISIÓN ACADÉMICA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**PROGRAMACIÓN NUTRICIONAL CON ALTOS NIVELES DE CARBOHIDRATOS EN  
PEJELAGARTO (*Atractosteus tropicus*)**

TESIS PARA OBTENER EL GRADO DE:  
MAESTRO EN CIENCIAS AMBIENTALES

PRESENTA:

BIOL. SANDRA EDITH MARÍN GONZÁLEZ

BAJO LA DIRECCIÓN DE:

DRA. ROCÍO GUERRERO ZÁRATE

VILLAHERMOSA, TABASCO, JUNIO 2025

## Declaración de Autoría y Originalidad

En la Ciudad de Villahermosa, el día 04 del mes de diciembre del año 2024, el que suscribe Sandra Edith Marín González alumna del Programa de Maestría en Ciencias Ambientales con número de matrícula 212G25001, adscrito a la División Académica de Ciencias Biológicas, de la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, como autora de la Tesis presentada para la obtención del grado de Maestría y titulada PROGRAMACIÓN NUTRICIONAL CON ALTOS NIVELES DE CARBOHIDRATOS EN PEJELAGARTO (*Atractosteus tropicus*) dirigida por la Dra. Rocío Guerrero Zárate.

### DECLARO QUE:

La Tesis es una obra original que no infringe los derechos de propiedad intelectual ni los derechos de propiedad industrial u otros, de acuerdo con el ordenamiento jurídico vigente, en particular, la LEY FEDERAL DEL DERECHO DE AUTOR (Decreto por el que se reforman y adicionan diversas disposiciones de la Ley Federal del Derecho de Autor del 01 de Julio de 2020 regularizando y aclarando y armonizando las disposiciones legales vigentes sobre la materia), en particular, las disposiciones referidas al derecho de cita.

Del mismo modo, asumo frente a la Universidad cualquier responsabilidad que pudiera derivarse de la autoría o falta de originalidad o contenido de la Tesis presentada de conformidad con el ordenamiento jurídico vigente.

Villahermosa, Tabasco a 04 de diciembre 2024.



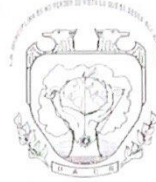
Sandra Edith Marín González

Nombre y Firma



UNIVERSIDAD JUÁREZ  
AUTÓNOMA DE TABASCO

"ESTUDIO EN LA DUDA. ACCIÓN EN LA FE"



2024  
Felipe Carrillo  
PUERTO  
MÉXICO

DIVISIÓN ACADÉMICA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS  
DIRECCIÓN

DICIEMBRE 04 DE 2024

**C. SANDRA EDITH MARÍN GONZÁLEZ**  
**PAS. DE LA MAESTRIA EN CIENCIAS AMBIENTALES**  
**P R E S E N T E**

En virtud de haber cumplido con lo establecido en los Arts. 80 al 85 del Cap. III del Reglamento de titulación de esta Universidad, tengo a bien comunicarle que se le autoriza la impresión de su Trabajo Recepcional, en la Modalidad de Tesis de Maestría en Ciencias Ambientales titulado: **"PROGRAMACIÓN NUTRICIONAL CON ALTOS NIVELES DE CARBOHIDRATOS EN PEJELAGARTO (*Atractosteus tropicus*)"**, asesorado por la Dra. Rocío Guerrero Zarate, sobre el cual sustentará su Examen de Grado, cuyo jurado integrado por la Dra. Susana Camarillo Coop, Dr. Rafael Martínez García, Dra. Rocío Guerrero Zarate, Dr. Luis Daniel Jiménez Martínez y Dra. Guadalupe Hernández Piedra.

Por lo cual puede proceder a concluir con los trámites finales para fijar la fecha de examen.

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE  
ESTUDIO EN LA DUDA. ACCIÓN EN LA FE

  
**DR. ARTURO GARRIDO MORA**  
**DIRECTOR**

U.J.A.T.  
DIVISIÓN ACADÉMICA  
DE CIENCIAS BIOLÓGICAS



DIRECCIÓN

C.c.p.- Expediente del Alumno.  
C.c.p.- Archivo

## Carta de Cesión de Derechos

Villahermosa, Tabasco a 04 de diciembre del 2024.

Por medio de la presente manifestamos haber colaborado como AUTOR(A) y/o AUTORES(RAS) en la producción, creación y/o realización de la obra denominada PROGRAMACIÓN NUTRICIONAL CON ALTOS NIVELES DE CARBOHIDRATOS EN PEJELAGARTO (*Atractosteus tropicus*).

Con fundamento en el artículo 83 de la Ley Federal del Derecho de Autor y toda vez que, la creación y/o realización de la obra antes mencionada se realizó bajo la comisión de la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco; entendemos y aceptamos el alcance del artículo en mención, de que tenemos el derecho al reconocimiento como autores de la obra, y la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco mantendrá en un 100% la titularidad de los derechos patrimoniales por un período de 20 años sobre la obra en la que colaboramos, por lo anterior, cedemos el derecho patrimonial exclusivo en favor de la Universidad.

### COLABORADORES

  
Sandra Edith Marín González

NOMBRE ALUMNA

  
Dra. Rocio Guerrero Zárate

NOMBRE DIRECTORA

### TESTIGOS

Dra. Susana Camarillo Coop



Nombre testigo 1

Dra. Guadalupe Hernández Piedra



Nombre testigo 2



UNIVERSIDAD JUÁREZ  
AUTÓNOMA DE TABASCO

"ESTUDIO EN LA DUDA. ACCIÓN EN LA FE"



2024  
Felipe Carrillo  
PUERTO

DIVISIÓN ACADÉMICA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS  
DIRECCIÓN

Villahermosa, Tabasco a 03 de diciembre de 2024

**C. SANDRA EDITH MARÍN GONZÁLEZ**

EGRESADA DE LA MAESTRÍA EN CIENCIAS AMBIENTALES  
PRESENTE

En cumplimiento de los lineamientos de la Universidad, y por instrucciones de la Dirección de Posgrado, se implementó la revisión de los trabajos recepcionales (tesis), a través de la plataforma Turnitin iThenticate para evitar el plagio e incrementar la calidad en los procesos académicos y de investigación en esta División Académica. Esta revisión se realizó en correspondencia con el Código de Ética de la Universidad, el Reglamento General de Estudios de Posgrado, el Código Institucional de Ética para la Investigación y con los requerimientos para los posgrados en el SNP-CONAHCyT.

Por este conducto, hago de su conocimiento las observaciones y el reporte de originalidad de su documento de tesis. Con el objetivo de fortalecer y enriquecer el programa de posgrado, se realizó la revisión del documento en la plataforma iThenticate, obteniendo el reporte de originalidad, el índice de similitud y se emitieron las siguientes sugerencias y recomendaciones para dar seguimiento en el documento de tesis del proyecto de investigación: **Programación nutricional con altos niveles de carbohidratos en pejelagarto (*Atractosteus tropicus*)**.

OBSERVACIONES:

1. **El índice de similitud obtenido fue de 08%**, el cual se ubica dentro del estándar de tolerancia de acuerdo a las Políticas y Lineamientos para el uso y manejo del Software Antiplagio de la UJAT. Se demuestra el nivel de originalidad del documento y de la investigación.
2. Aun que el índice de similitud obtenido indica coincidencias, estas se refieren a frases en las secciones de Introducción, justificación y métodos, principalmente. Lo anterior no demerita el documento de tesis, pero se recomienda a la sustentada y su directora de tesis revisar las oraciones identificadas con similitud y ajustarlas a una redacción propia en la medida de lo posible, e incluir las citas y referencias pertinentes conforme al formato APA vigente.
3. **Se adjunta el informe de originalidad de la tesis** obtenido a través de la herramienta Turnitin iThenticate.



UNIVERSIDAD JUÁREZ  
AUTÓNOMA DE TABASCO

"ESTUDIO EN LA DUDA. ACCIÓN EN LA FE"



2024  
Felipe Carrillo  
PUERTO

DIVISIÓN ACADÉMICA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS  
DIRECCIÓN

- Finalmente, se le solicita a la C. Sandra Edith Marín González, integrar en la versión final de tesis, este oficio y el informe de originalidad con el porcentaje de similitud de Turnitin iThenticate de acuerdo con lo señalado en los Lineamientos institucionales para la elaboración de tesis de posgrado.

Sin otro particular al cual referirme, aprovecho la oportunidad para enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE  
"ESTUDIO EN LA DUDA. ACCIÓN EN LA FE"

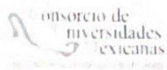
DR. ARTURO GARRIDO MORA  
DIRECTOR

U.J.A.T.  
DIVISIÓN ACADÉMICA  
DE CIENCIAS BIOLÓGICAS



DIRECCIÓN

CCP Archivo :



KM 0 5 CARR. VILLAHERMOSA-CÁRDENAS ENTRONQUE A BOSQUES DE SALOYA  
Tel. (993) 358-1500 Ext. 6400 y 6401, e-mail: direccion.daabiol@ujat.mx

Usar papel reciclado economiza energía, evita contaminación y despilfarro de agua y ayuda a conservar los bosques

# Programación nutricional con altos niveles de carbohidratos en pejelagarto (*Atractosteus tropicus*)

INFORME DE ORIGINALIDAD

8%

ÍNDICE DE SIMILITUD

FUENTES PRIMARIAS

1	<a href="http://www.fcb.uanl.mx">www.fcb.uanl.mx</a>	565 palabras — 5%
2	<a href="http://repositorioinstitucional.uabc.mx">repositorioinstitucional.uabc.mx</a>	209 palabras — 2%
3	<a href="http://ecosur.repositorioinstitucional.mx">ecosur.repositorioinstitucional.mx</a>	46 palabras — < 1%
4	Raul Lav-carrón. "Influence of cortisol on osmoregulation and energy metabolism in gillhead sea bream ( <i>Sparus aurata</i> ). <i>Journal of Experimental Zoology</i> 2009; 317: 209-13.	15 palabras — < 1%

Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.  
México

## Dedicatoria

A Dios mi principal fortaleza y guía  
en este caminar.

A mis padres Carlos y Edith por su apoyo  
Incondicional.

Con amor para mi esposo Héctor  
y nuestros hijos Esteban y Alice, por acompañarme  
y ser parte de este logro.

## Agradecimientos

Principalmente a mi Dios por acompañarme y bendecirme con su fuerza, su sabiduría, favor y gracia para permitirme concluir la maestría y continuar en este camino.

A la Dra. Rocío Guerrero Zárate por la oportunidad y su confianza de realizar este proyecto bajo su dirección, por sus enseñanzas, paciencia y tiempo, agradezco sus consejos y exhortaciones, de igual manera al Dr. Ronald por brindarme su apoyo y compartir sus conocimientos en el cuidado y realización del experimento.

A todos los Doctores que fueron parte de mi comité tutorial y Doctores revisores de mi tesis y profesores de la maestría, por sus consejos, observaciones y palabras de ánimo.

Al Consejo Nacional De Humanidades, Ciencias Y Tecnologías (CONAHCYT), por la beca otorgada.

Al Laboratorio de Fisiología en Recursos Acuáticos (LAFIRA) por permitirme trabajar en él y por el gran apoyo de mis amigos César y Graciela.

A mis padres por siempre creer en mí y motivarme a seguir adelante, pero sobre todo por su amor y dedicación constante para apoyarnos en todo tiempo.

A mi amado Héctor, por tu gran apoyo y comprensión en este tiempo en casa y con los niños, por cuidarme y preocuparte por mí. ¡Te amo!

Finalmente agradezco a mis hijos Esteban y Alice, que a pesar de ser pequeños me han comprendido por algunos momentos de ausencia en este tiempo y que con su ternura y amor también me demuestran su apoyo. ¡Los amo!

## Índice de contenido

1	PROGRAMACIÓN NUTRICIONAL CON ALTOS NIVELES DE CARBOHIDRATOS EN PEJELAGARTO ( <i>Atractosteus tropicus</i> ) .....	1
1.1	Resumen.....	1
1.2	Abstract.....	2
2	Introducción .....	3
3	Marco Teórico.....	5
3.1	<i>Atractosteus tropicus</i> .....	5
3.2	Nutrición.....	6
3.3	Uso de carbohidratos en dietas de peces.....	7
3.4	Programación nutricional en peces.....	8
4	Justificación .....	11
5	Pregunta de investigación .....	12
6	Hipótesis.....	12
7	Objetivos.....	13
7.1	Objetivo general.....	13
7.2	Objetivos específicos .....	13
8	Metodología.....	14
8.1	Organismos experimentales .....	14
8.2	Dietas experimentales .....	15
8.3	Diseño experimental .....	16
8.4	Parámetros bioquímicos plasmáticos .....	17
8.5	Actividad de enzimas digestivas .....	18
8.6	Análisis de actividad de enzimas metabólicas .....	18
8.7	Análisis de expresión genética.....	20
8.8	Análisis estadísticos.....	20
9	Resultados.....	21
9.1	Crecimiento y factor de condición .....	21
9.2	Actividad de enzimas digestivas .....	22
9.3	Niveles de metabolitos en plasma .....	23
9.4	Actividad de enzimas y expresión genes metabólicos .....	23
10	Discusión .....	25

11	Conclusión y recomendaciones.....	33
12	Referencias citadas.....	34

### Índice de tablas

Tabla 1.	Ingredientes y composición proximal de las dietas experimentales .....	15
Tabla 2.	Secuencia de oligonucleótidos usados en <i>A. tropicus</i> .....	20
Tabla 3.	Factor de condición, peso y longitud en larvas de <i>A. tropicus</i> alimentadas con las dietas experimentales CD y PrD.....	21
Tabla 4.	Factor de condición, peso y longitud en juveniles de <i>A. tropicus</i> alimentados con la dieta reto por 7 días y después de 5 horas de ayuno. ....	22
Tabla 5.	Actividad de enzimas digestivas en juveniles de <i>A. tropicus</i> alimentados con la dieta reto por 7 días y después de 5 horas de ayuno. ....	23
Tabla 6.	Parámetros bioquímicos en plasma de <i>A. tropicus</i> alimentados con la dieta reto por 7 días y después de 5 horas de ayuno. ....	23
Tabla 7.	Actividad de enzimas metabólicas de <i>A. tropicus</i> juveniles alimentados con la dieta reto por 7 días y después de 5 horas de ayuno. ....	24

### Índice de figuras

Figura 1.	Esquema de diseño experimental.....	17
Figura 2.	Expresión relativa de genes clave en la regulación del gluconeogénesis. A) Fosfoenol Piruvatocarboxiquinasa ( <i>pck</i> ), b) fructosa bifosfatasa ( <i>fbp</i> ). Medias $\pm$ DE, n=2. ....	24

Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.  
México

# PROGRAMACIÓN NUTRICIONAL CON ALTOS NIVELES DE CARBOHIDRATOS EN PEJELAGARTO (*Atractosteus tropicus*)

## 1.1 Resumen

La programación nutricional se ha convertido en un área de mucha importancia y relevancia científica, donde se ha demostrado en algunos peces un desarrollo evidente en la plasticidad por el condicionamiento nutricional en sus etapas tempranas de vida. *A. tropicus* es un pez carnívoro, con facultad de adaptación al consumo de alimento con ingredientes alternativos por lo que es un modelo ideal para estudios de programación nutricional. Este proyecto tuvo como objetivo determinar el efecto de un estímulo nutricional alto en carbohidratos aplicado en la etapa larval sobre el metabolismo de la glucosa en la etapa juvenil, analizando su química sanguínea, actividad de enzimas digestivas, actividad de enzimas metabólicas y la expresión de genes clave en la glucogénesis. Se consideraron dos fases. En la primera, las larvas de pejelagarto fueron alimentadas con una dieta control (DC) y una dieta de programación (DPr) por tres tiempos de administración diferentes 5, 9 y 13 días, terminado ese tiempo, los peces continuaron con una dieta de crecimiento, hasta alcanzar su etapa de juvenil (aprox. 4 meses). Posteriormente, los individuos fueron alimentados con una dieta reto (ChD) durante 7 días. Los resultados muestran que el estímulo temprano con carbohidratos (maltodextrina) pueden causar un efecto que permanece hasta la etapa de juvenil en el pejelagarto observado en el mayor peso y longitud de los peces juveniles provenientes de los 9 y 13 días de exposición a la dieta de programación, así como en el incremento en la actividad de las enzimas digestivas proteasas y lipasas y la modificación de los niveles de glucosa, triglicéridos y colesterol.

**Palabras clave:** pejelagarto; maltodextrina; programación nutricional; gluconeogénesis.

## 1.2 Abstract

Nutritional programming has become an area of importance and scientific relevance, where it has been demonstrated in some fishes an evident development in plasticity due to nutritional conditioning in their early life stages. *A. tropicus* is a carnivorous fish, with the ability to adapt to the consumption of food with alternative components, making it an ideal model for nutritional programming studies. The aim of this project was to determine the effect of nutritional stimulus high in carbohydrates in the larval stage on glucose metabolism in the juvenile stage, analyzing its blood chemistry, activity of digestive enzymes and carbohydrate metabolism and expression of key genes in glycogenesis. Two phases were considered. In the first phase, the larvae were fed with a control diet (CD) and a programming diet (PrD) for three different administration times: 5, 9 and 13 days, after which they continued with a growth diet until they reached the juvenile stage (approximately 4 months). Subsequently, the individuals were fed a challenge diet (ChD) for 7 days. The results show that early stimulation with carbohydrates (maltodextrin) can cause an effect that remains until the juvenile stage in tropical gar due to the greater weight and length of the juvenile fish from the 9 and 13 days of exposure to the programming diet, as well as the increase in the activity of digestive protease and lipase enzymes and the modification of glucose, triglycerides and cholesterol levels.

**Keywords:** tropical gar; maltodextrin; nutritional programming; gluconeogenesis.

## 2 Introducción

La alimentación tiene una relevancia económica en acuicultura, por ello optimizar el uso de nutrientes puede reducir su costo y promover un rápido crecimiento en la mayoría de los peces cultivados. El uso de carbohidratos en las dietas provee de energía utilizable, mejorando el aprovechamiento de proteínas y lípidos dietéticos particularmente en peces herbívoros y omnívoros. De esa manera, los lípidos y proteínas se canalizan para proporcionar aminoácidos y ácidos grasos indispensables para un favorable crecimiento y condiciones de salud (Fang et al., 2014; Gong et al., 2015; Guerrero-Zárate et al., 2019).

El uso de los hidratos de carbono en la alimentación es la forma menos costosa de obtener energía para el hombre y animales domésticos, por otra parte, el metabolismo y su regulación en peces es poco conocido. Pero es importante mencionar que algunas especies de peces tienen una tasa de crecimiento reducida al implementar dietas sin carbohidratos (Wilson 1994).

La programación nutricional, ha sido ampliamente estudiada en mamíferos como modelos para la comprensión de enfermedades como el síndrome metabólico o diabetes (Rocha et al. 2016a). En los últimos años, el concepto de programación nutricional atrae cada vez la más atención en acuicultura, puntualmente en el contexto de las sustituciones de harina de pescado por ingredientes alternativos y más particularmente por carbohidratos (Hu et al. 2018).

Se ha demostrado en estudios previos, que los peces exhiben una gran plasticidad durante sus etapas tempranas de vida ante estímulos ambientales, dentro del que se encuentran los factores nutricionales (Fang et al. 2014; Gong et al. 2015; Rocha et al. 2016b; Liang et al. 2017). Por lo cual se ha propuesto que la programación nutricional temprana es una forma de modificar las respuestas del metabolismo durante la vida posterior, entonces la alta ingesta de carbohidratos durante el inicio de la alimentación puede alterar la regulación de las rutas metabólicas en la vida posterior, esto se ha demostrado en especies como el esturión siberiano (Gong et al. 2015; Liang et al. 2017).

En cuanto a las investigaciones acerca de la programación del metabolismo por carbohidratos la mayoría se han enfocado en peces teleósteos, y de entre los peces ancestrales solo se ha investigado a los esturiones. Mientras que en los lepisosteidos ha sido poco estudiada la forma en que la programación nutricional pudiera regular su metabolismo Guerrero-Zárte et al. (2019, 2021) realizaron un estudio en el pejelagarto donde se utilizó almidón de maíz en dietas para la etapa larval, los resultados muestran que la concentración de carbohidratos y lípidos en la dieta suministrada en etapas tempranas de vida del pejelagarto modifico de manera permanente las concentraciones de glucosa y triglicéridos en la etapa juvenil.

En este sentido, el pejelagarto (*Atractosteus tropicus*) es una especie dulceacuícola nativa de importancia económica y cultural, es un pez carnívoro que tiene un gran potencial en acuicultura, pero su cultivo se ha visto limitado por algunos factores, uno de ellos, la producción de alimentos específicos para la especie en la etapa larvaria (Frias-Quintana et al. 2010).

En México se encuentran dos especies de Lepisosteidos: el catán (*Atractosteus spatula*) que se distribuye por el Golfo de México desde Florida, Estados Unidos hasta Veracruz, México y el pejelagarto (*Atractosteus tropicus*) que habita en el Sureste de México y Centro América (Miller et al. 2009).

Un estudio realizado en *Lepisosteus oculatus* reveló la importancia de esta familia tras secuenciar su genoma, como un organismo modelo para investigaciones en fisiología y genética, esto debido a que no experimentaron la duplicación total de su genoma, que es común a los teleósteos, (Ts3R) y a que conservan genes onólogos de las duplicaciones VGD1 y VGD2; que fueron recíprocamente perdidos en los tetrápodos y teleósteos (Braasch et al. 2016).

Por ello, los lepisosteidos como *A. tropicus*, constituyen un modelo ideal para los estudios de programación nutricional, por lo que este proyecto pretende determinar el efecto de un estímulo nutricional alto en carbohidratos en la etapa larval sobre el metabolismo de la glucosa en la etapa juvenil. Para tal fin, se consideraron dos fases. La primera, donde las larvas de pejelagarto fueron alimentadas con una dieta control (DC) y una dieta de

programación (DPr) por tres tiempos de administración diferentes y terminado ese tiempo, continuaron con una dieta de crecimiento, hasta que alcanzaron su etapa de juvenil (aprox. 4 meses). Posteriormente, los individuos fueron alimentados con una dieta reto alta en carbohidratos (ChD) durante 7 días. Al cabo de esta segunda etapa, se evaluaron los niveles de química sanguínea, actividad de enzimas digestivas (proteasas ácidas y alcalinas, lipasas y amilasas), actividad de enzimas metabólicas (HK, GK, FBPase, PK y PEPCK) y expresión de genes clave en la glucogénesis (*pck*, *fbp* y *g6p*). Siendo así uno de los primeros estudios de programación nutricional en lepisosteidos.

### 3 Marco Teórico

#### 3.1 *Atractosteus tropicus*

Los lepisosteidos o gars como se les conoce, han habitado la Tierra desde la era mesozoica, se han registrado fósiles en Europa, Asia y América, actualmente solo en América existen especies vivientes (Arias-Rodríguez et al. 2009). Sin embargo, se ha detectado que los volúmenes de captura se redujeron como consecuencia de la desaparición de zonas de desove, contaminación, pesca indiscriminada, entre otros (Méndez-Marin et al. 2012).

La familia Lepisosteidae comprende siete especies, clasificadas en dos géneros: Lepisosteus y Atractosteus (Wright et al. 2012). México cuenta con dos especies una es el catán (*Atractosteus spatula*) que se distribuye por el Golfo de México desde Florida, Estados Unidos hasta Veracruz, México, la otra es el pejelagarto (*Atractosteus tropicus*) que pertenece al Sureste mexicano y Centro América (Miller et al. 2009).

En México la acuicultura tiene un gran potencial en las especies nativas, entre ellas el pejelagarto. El pejelagarto (*Atractosteus tropicus*) es una especie dulceacuícola con importancia económica y cultural. Es un pez carnívoro (Reséndez y Salvadores 1983) pero se ha demostrado que admite en sus dietas ingredientes como subproductos animales y vegetales (Frías-Quintana et al. 2010; Guerrero-Zárate et al. 2024). Su producción pesquera llegó a alcanzar las 300 toneladas al año pero esta ha ido

disminuyendo año tras año, por otro lado la producción a escala comercial se ha visto limitada por factores como, un rendimiento constante en la producción de huevos y la producción de juveniles de buena calidad(Frías-Quintana et al. 2017).

En Tabasco, México el pejelagarto (*A. tropicus*) tiene una importancia sociocultural muy grande. Por ello se han realizado varias investigaciones para conocer la biología de la especie y desarrollar las condiciones necesarias para su cultivo, sin embargo, hay varios aspectos de su fisiología que aún no han sido estudiados, lo mismo sucede con el resto de las especies de la familia Lepisosteidae.

### **3.2 Nutrición**

En el área de la alimentación y nutrición, investigaciones realizadas en *A. tropicus* lo han catalogado como carnívoro, con una facultad de adaptación al consumo de alimento con componentes alternativos(Frías-Quintana et al. 2010); (Guerrero-Zárate et al. 2014a).

En este punto se ha trabajado en mejorar la supervivencia en larvas al implementar presas vivas durante los primeros días de vida para disminuir la mortalidad, sin embargo, al proporcionar dietas balanceadas en los días posteriores se ha observado un comportamiento de canibalismo en una parte de la población y en la otra parte rechazo al alimento artificial al iniciar el periodo de deshabitación al alimento vivo(Frías-Quintana et al. 2010, 2017; Saenz de Rodrigáñez et al. 2018).

Así mismo, el uso de alimento vivo ayuda a obtener una mejor tasa de supervivencia y de crecimiento en la etapa larval, aunque esto conlleva desventajas como un elevado costo en su producción, de ahí la importancia de crear alternativas que ayuden a reducir el uso de alimento vivo durante la etapa larval(Frías-Quintana et al. 2017; Saenz de Rodrigáñez et al. 2018). Por ello, se busca el mejoramiento constante en la elaboración de alimentos específicos con los requerimientos nutricionales necesarios, tanto para la etapa larval como para las otras etapas de desarrollo, contribuyendo así a mejorar el crecimiento y supervivencia (Frías-Quintana et al. 2010, 2017; Guerrero-Zárate et al. 2014; Saenz de Rodrigáñez et al. 2018).

Un reciente análisis sobre el costo-beneficio en la producción de juveniles de *A. tropicus* comparando diversas estrategias de alimentación, durante la etapa larval, dio como resultado que una dieta experimental con almidón de maíz y un destete gradual con nauplios de *Artemia sp.* es la mejor opción en cuanto a costo-beneficio, sin embargo, los autores sugieren continuar con estudios experimentales para mejorar la técnica de producción (Álvarez-González et al. 2021).

### 3.3 Uso de carbohidratos en dietas de peces

Los estudios realizados en peces teleósteos han demostrado que de manera general son intolerantes a la glucosa, este término clínico usado en mamíferos se refiere a que una carga de glucosa causa una hiperglucemia persistente. En los teleósteos esta hiperglucemia puede coincidir con una hiperinsulinemia transitoria, las investigaciones sugieren que es el estímulo de glucosa la causa principal de la hiperglucemia, ya que aunque la insulina plasmática es elevada en relación con los mamíferos no es adecuado explicar la hiperglucemia persistente en los peces basado en los niveles fijados para otra especie (Moon 2001).

Así mismo, en una investigación realizada en el lenguado senegalés (*Solea senegalensis*) se observó una respuesta metabólica favorable, ya que los niveles de glucógeno en el hígado se redujeron notablemente en los peces hipoglucémicos, lo que permite para esta especie la implementación de carbohidratos en sus dietas debido a que tienen la capacidad de restablecer la homeostasis de la glucosa regulando las rutas metabólicas implicadas en la utilización de los carbohidratos como respuesta ante diferentes condiciones glucémicas, siendo así los carbohidratos una de las fuentes de energía no proteica útiles para la formulación de sus dietas, no obstante, como se ha demostrado en otras especies, hay que considerar que existe un nivel de inclusión máximo (Conde-Sieira et al. 2015).

En el pejelagarto (*Atractosteus tropicus*) se realizó un estudio con el objetivo de sustituir las proteínas por carbohidratos en las dietas para la especie. Para ello, se llevó a cabo un experimento con tres dietas con diferentes concentraciones de almidón de papa al

tiempo que se reducía el contenido de proteína. Los resultados obtenidos mostraron que la dieta con mayor porcentaje de almidón propició un aumento en el crecimiento, la supervivencia y promovió un aumento en la actividad de enzimas digestivas, de igual manera aminoró el canibalismo que usualmente se presenta en las larvas (Frías-Quintana et al. 2017).

Para el 2019 se evaluaron las proporciones de carbohidratos/lípidos en el crecimiento y respuesta metabólica en juveniles de *A. tropicus*, para ello se elaboraron 5 dietas con niveles diferentes en carbohidratos/lípidos. Se observó que no se ve afectada la supervivencia, los índices de crecimiento y la glucosa plasmática en los tratamientos (CHO/L, 0.75, 1.28, 2.10, 2.52, 4.63). Los autores concluyen que el pejelagarto desarrolla una capacidad de metabolizar considerablemente la glucosa con la adición de una proporción de CHO/L de 2.10 (Guerrero-Zárate et al. 2019b).

### **3.4 Programación nutricional en peces**

La programación nutricional, se estudia ampliamente en mamíferos modelo para la comprensión de enfermedades como el síndrome metabólico o la diabetes (Rocha et al. 2016a). En los últimos años, el concepto de programación metabólica atrae cada vez más la atención en acuicultura, puntualmente en el contexto de las sustituciones de harina de pescado por ingredientes alternativos y particularmente en los carbohidratos (Hu et al. 2018).

Se ha demostrado en estudios, que los peces exhiben un desarrollo evidente en la plasticidad para el condicionamiento nutricional en sus etapas tempranas de vida (Fang et al. 2014; Gong et al. 2015). Es por ello que se ha sugerido que la programación nutricional puede ser una forma de modificar las respuestas del metabolismo y que una alta ingesta de carbohidratos durante etapas tempranas de desarrollo pueden alterar la regulación del metabolismo de carbohidratos en la vida posterior, esto se ha demostrado en especies como el esturión siberiano (Gong et al. 2015; Liang et al. 2017).

En el 2014 se realizó un estudio en el pez cebra (*Dario rerio*) para determinar los probables efectos en el metabolismo mediante la programación nutricional con dietas

altas en carbohidratos, durante cuatro fases ontogénicas. Como resultado se obtuvo que los estímulos con carbohidratos beneficiaron el peso corporal en la primera alimentación a corto plazo, las dietas produjeron una reducción en los niveles de glucosa en los peces adultos, en cuanto a la expresión de genes fue regulada diferencialmente por la programación temprana. Este estudio indica que es posible cambiar las funciones fisiológicas a largo plazo por medio de una programación nutricional temprana (Fang et al. 2014).

De igual manera para la trucha arcoíris, se muestran datos donde un corto estímulo hiperglúcido-hipoprotéico en la primera alimentación, puede tener un efecto a largo plazo en la expresión de genes involucrados en el uso de la glucosa en el músculo, como también en la microbiota. Sin embargo, se menciona que no produjo un efecto positivo metabólico a largo plazo (Geurden et al. 2014) .

Otro estudio realizado en peces cebra (*Danio rerio*), tenían como objetivo valorar el efecto a largo plazo de una inyección de glucosa en el saco vitelino (estímulo temprano) sobre el metabolismo de carbohidratos y expresión génica, se determinó que la inyección temprana redujo el contenido de glucosa en el tejido visceral de los peces. Además, los autores describieron que la fase embrionaria tardía es un periodo de elevada plasticidad genética en esta especie (Rocha et al. 2015).

En *Sparus aurata* se realizó un estudio de programación nutricional por medio de la alimentación de las larvas con un alto contenido de glucosa, evaluándose los efectos en el metabolismo. Se encontró que los peces toleraron el estímulo en la etapa larval sin afectar su crecimiento y supervivencia. Durante esta fase, los estímulos con glucosa provocaron respuestas a nivel molecular, sin embargo, estas se perdieron a lo largo del tiempo. Por ellos los autores sugirieron realizar nuevas investigaciones probando que los estímulos constantes puedan fijar el efecto de los carbohidratos hasta la etapa adulta (Rocha et al. 2016b).

Conclusiones semejantes fueron planteadas por Zambonino-Infante et al. (2019) quienes sugieren que el condicionamiento nutricional podría no ser permanente y tender a

desaparecer con el tiempo. Por lo tanto, las estrategias de condicionamiento nutricional de las larvas de peces marinos deberían tener este aspecto y considerar la aplicación de un condicionamiento regular, para evaluar si se logra la estabilización del fenotipo.

Por otro lado, en un estudio realizado en salmones (*salmón salar*) diploides y triploides, se evaluaron los efectos de la programación nutricional sobre el metabolismo hepático para encontrar daños metabólicos y su asociación con la ploidía. Se encontró que la relación entre dieta y ploidía tuvo impacto en el transcriptoma hepático del salmón, alterando la expresión de genes involucrados en procesos metabólicos, además, se observó la posibilidad de programar al salmón triploide más que al salmón diploide, ya que sus requerimientos nutricionales varían (Vera et al. 2017).

El primer estudio sobre programación nutricional en pejelagarto muestra que la dosis de carbohidratos (22%CHO) en la dieta del pejelagarto en la etapa larval modifica la concentración de glucosa y triglicéridos en los peces juveniles en comparación con el grupo de peces alimentados a una menor dosis de carbohidratos y después de ser sometidos a una prueba de tolerancia de glucosa, sugiriendo una probable programación nutricional mejorando así la utilización de carbohidratos (Guerrero et al., 2021).

#### 4 Justificación

El presente estudio de programación nutricional temprana mediante una dieta alta en carbohidratos da la oportunidad de conocer el efecto prolongado de un estímulo nutricional aplicado durante diferentes periodos de tiempo del desarrollo larvario sobre el metabolismo del pejelagarto (*A. tropicus*). Para ello la evaluación de variables como parámetros de bioquímica sanguínea, actividad de enzimas digestivas, actividad de enzimas clave en la regulación del metabolismo intermediario que pueden estar implicadas en la utilización de la glucosa y la expresión de genes clave en la glucogénesis, esto debido a que se ha señalado que algunas de peces carnívoros, como la trucha, no son eficientes en regular esta ruta metabólica, siendo una posible causa de la hiperglicemia posprandial. Así mismo, el hecho de realizar los estudios en una especie de la familia Lepisosteidae brinda la posibilidad de estudiar la expresión de estos genes sin los efectos de la sub y neo funcionalización que precede a las duplicaciones genómicas, lo que puede interferir diferencialmente en la regulación genética, tal como se ha descrito recientemente para la enzima gluconeogénica G6Pasa en la trucha.

Por ello la información obtenida en este estudio será de gran importancia, en primer lugar, para comprobar la existencia de un efecto a largo plazo del estímulo nutricional y en segundo lugar para evaluar el efecto del tiempo de exposición a las dietas revelando la ventana crítica de tiempo en el que los organismos presentan mayor plasticidad y susceptibilidad ante estímulos nutricionales. Esta información se suma a las escasas investigaciones sobre la programación nutricional en peces y el conocimiento de la regulación del metabolismo energético en el pejelagarto, lo que no solo puede aplicarse en las investigaciones de optimización de dietas para peces, sino también en estudios biomédicos relacionados con programación nutricional o en estudios acerca de la plasticidad metabólica en peces ancestrales.

## 5 Pregunta de investigación

¿El estímulo nutricional mediante altos niveles de maltodextrina durante diferentes periodos de tiempo en la etapa larval en el pejelagarto *Atractosteus tropicus*, puede producir un efecto en la química sanguínea, actividad de enzimas digestivas y metabólicas y en la regulación de la expresión de genes clave en la glucogénesis que permanezca hasta la etapa juvenil?

## 6 Hipótesis

Si se sabe que dietas con altos niveles de almidón en larvas de pejelagarto pueden producir un efecto en la química sanguínea en la etapa juvenil entonces la maltodextrina puede producir un efecto de programación nutricional que permanezca hasta la etapa juvenil regulando de manera favorable su metabolismo y expresión de genes.

## 7 Objetivos

### 7.1 Objetivo general

Determinar si un estímulo nutricional aplicado en la etapa larval produce un efecto en la utilización de carbohidratos durante la etapa juvenil en el pejelagarto *Atractosteus tropicus*.

### 7.2 Objetivos específicos

- Examinar los perfiles de química sanguínea de pejelagartos juveniles sometidos a una dieta alta en carbohidratos (ChD) y previamente tratados con las dietas experimentales (DC, DPr).
- Analizar la actividad de enzimas digestivas (proteasas ácidas y alcalinas, lipasas y amilasa) en pejelagartos juveniles sometidos a una dieta alta en carbohidratos (ChD) y previamente tratados con las dietas experimentales (DC, DPr).
- Determinar la actividad de enzimas del metabolismo de carbohidratos (HK, GK, FBPase, PK, PEPCK y G6PDH) en pejelagartos juveniles sometidos a una dieta alta en carbohidratos (ChD) y previamente tratados con las dietas experimentales (DC, DPr).
- Comparar la expresión de genes clave en la glucogénesis (*pck*, *fbp* y *g6p*) en juveniles de pejelagartos sometidos a una dieta alta en carbohidratos (ChD) y previamente tratados con las dietas experimentales (DC, DPr).

## 8 Metodología

### 8.1 Organismos experimentales

Las larvas de *A. tropicus* se obtuvieron a partir del lote de los reproductores del Laboratorio de Acuicultura Tropical, División Académica de Ciencias Biológicas, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, México. El desove fue inducido con una hembra de *A. tropicus* (2.8kg) y seis machos con un peso promedio de (1.5kg), mediante una inyección intraperitoneal con la hormona GnRH (0.35 µg / Kg de peso). Los reproductores se colocaron en un estanque de 9000L con un sustrato artificial para la adherencia de los huevos, posterior al desove se separó a los reproductores para mantener solos a los huevos hasta su eclosión. Para la primera etapa del bioensayo, una vez que las larvas comenzaron a nadar libremente (3 días después de la eclosión, dph), se transfirieron a tanques cónicos de 10 litros con un sistema de recirculación, utilizando un total de 150 peces por unidad experimental. Una vez que se dio la apertura de la boca a los 4 dph, se inició la alimentación exógena.

En la segunda etapa los peces fueron transferidos a tanques circulares de 70 litros en un sistema de recirculación con filtración mecánica y biológica. El sistema contó con temperatura controlada ( $28.58 \pm 1.52^{\circ}\text{C}$ ), el pH del agua fue de ( $8.17 \pm 0.27$ , medidor de pH ST10, Ohaus, Parsippany, NJ), oxígeno ( $6.15 \pm 0.57$  mg/l), nitrato ( $6.93 \pm 4.23$  mg/l), nitrito ( $14.20 \pm 12.38$  mg/l), amonio ( $0.06 \pm 0.03$  mg/l).

Al iniciar la alimentación exógena las larvas fueron adaptadas a las dietas experimentales en coalimentación con nauplios de *Artemia sp.* (Golden Sun) durante los primeros 10 días, posteriormente se mantuvieron solo con las dietas experimentales. Durante esta etapa la alimentación se proporcionó manualmente 6 veces al día cada 2 horas (8:00, 10:00, 12:00, 14:00, 16:00 y 18:00 horas) a saciedad.

## 8.2 Dietas experimentales

Se formularon dos dietas con diferente proporción de maltodextrina, una fue la dieta de programación (PrD), la segunda fue la dieta reto (ChD). Como dieta control se usó un alimento comercial convencionalmente utilizado en el cultivo del pejelagarto durante su larvicultivo (Tabla 1). Para la elaboración de las dietas experimentales, los ingredientes secos fueron molidos, tamizados y mezclados durante 15 min, a esta mezcla se añadió la premezcla de vitaminas y minerales y se mezcló durante 15 min más. Posteriormente se agregaron lentamente los ingredientes líquidos y se mezcló por 15 min y finalmente se añadió agua destilada y se mezcló por 15 min. Las mezclas fueron peletizadas y secadas a 50°C por 6 h. Después fueron trituradas para cubrir el rango de tamaño de partícula requerido durante la crianza larvaria. Las dietas fueron almacenadas en refrigeración a 20°C.

Tabla 1. Ingredientes y composición proximal de las dietas experimentales

<b>Ingredientes (g/Kg)</b>	<b>Dieta control</b>	<b>Dieta de programación (PrD, 50% MD)</b>	<b>Dieta reto (ChD, 35% MD)</b>
Harina de sardina <sup>1</sup>		340	495
Aceite de pescado <sup>1</sup>		85	80
Lecitina de soya <sup>2</sup>		40	40.4
Maltodextrina (MD) <sup>3</sup>		500	349.6
Gelatina sin sabor		20	20
Premezcla de vitaminas y minerales <sup>4</sup>		10	10
Vitamina C		5	5
<b>Composición proximal (%)</b>			
Humedad	12	8.41	8.51
Proteínas	42	23.96	33.55
Lípidos	15	4.63	6.51
Ceniza	12.5	5.68	7.29
Fibra	2.5	7.43	4.94
Carbohidratos	16	57.32	44.14

<sup>1</sup>Proteínas Marinas y Agropecuarias, S.A. de C.V., <sup>2</sup>Royalty Natural., <sup>3</sup>Food Technologies Trading, A-01-02, <sup>4</sup>Rovimix Premix,

### 8.3 Diseño experimental

Este estudio fue realizado en dos etapas: La primera en el periodo larval de *A. tropicus*, para lo cual se suministró una dieta alta en carbohidratos (maltodextrina) (PrD, 50%) y una dieta control (CD) para trucha. El experimento fue completamente aleatorizado de un factor, donde se consideró el tiempo de suministro de las dietas durante 5, 9 y 13 días de alimentación (FD) a partir de la apertura de la boca de las larvas (4 días después de la eclosión, dph). Cada tratamiento se realizó por triplicado, con un total de 12 unidades experimentales. Al finalizar cada periodo de alimentación se tomaron muestras de 16 individuos por unidad experimental para registrar los datos de crecimiento en la etapa larval. Para la segunda etapa del experimento, los peces restantes de cada unidad experimental fueron alimentados con la CD (trucha Silver cup pedregal) por un periodo de cuatro meses. Al finalizar este tiempo, se tomaron 4 peces, peso promedio (31.25g) de cada tratamiento de la etapa 1, los cuales fueron alimentados con una nueva dieta experimental por un periodo de 7 días (Figura 1), la dieta reto contenía una menor proporción de maltodextrina (ChD, 35%) que la dieta de programación. Al finalizar la alimentación con la ChD, los peces fueron anestesiados con aceite de clavo (0.1 ml/L), medidos y pesados con una balanza digital y un ictiómetro. Además, se tomaron muestras de sangre de cada pez para el análisis de química sanguínea mediante una punción en la vena caudal e inmediatamente fueron sacrificados (desnucados) para obtener muestras de estómago e intestino para determinar la actividad de enzimas digestivas, así como de hígado donde una porción se utilizó para los análisis de actividad de enzimas metabólicas y otra porción para expresión de genes. Las muestras para actividad enzimática digestiva y metabólica fueron conservadas a -80 °C en un ultra congelador mientras que las muestras para expresión genómica se preservaron en RNAlater hasta su análisis.

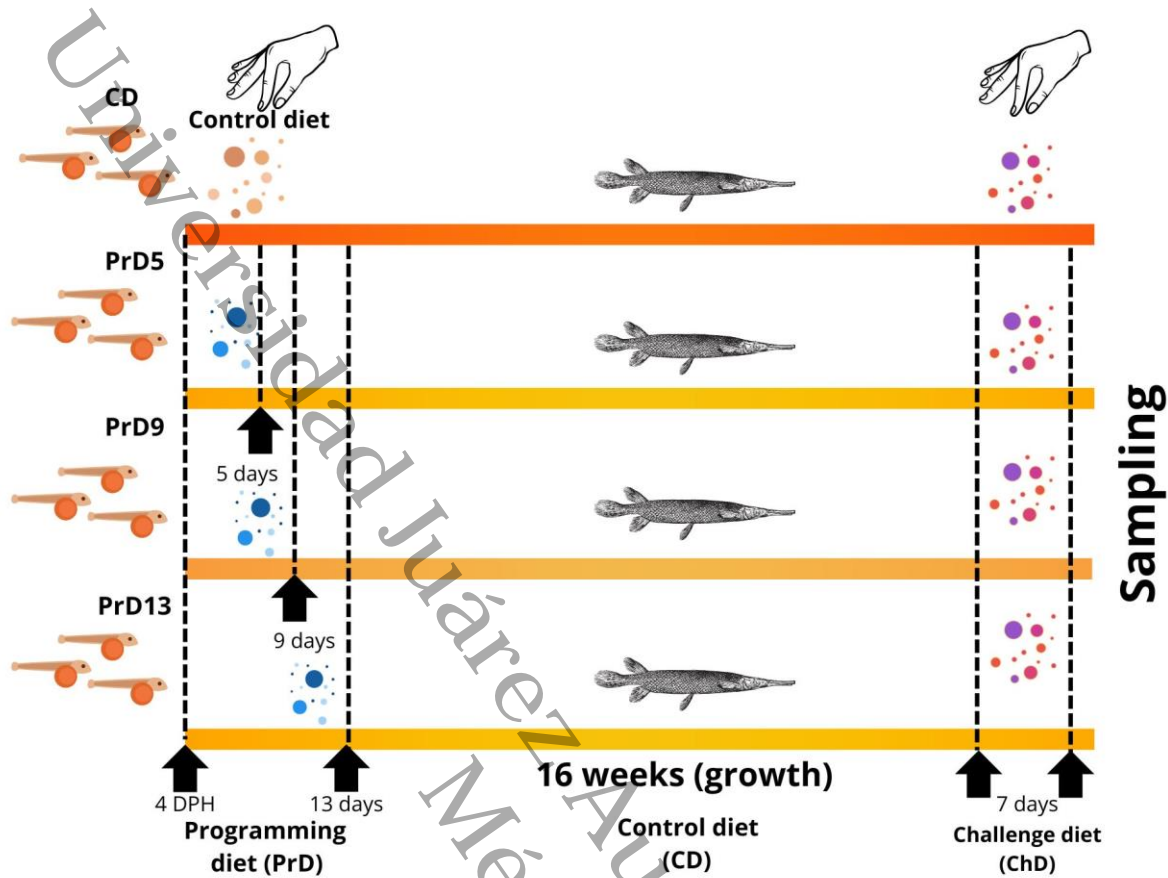


Figura 1. Esquema de diseño experimental

#### 8.4 Parámetros bioquímicos plasmáticos

Los metabolitos plasmáticos de los juveniles de pejelagarto se analizaron utilizando kits comerciales de Pointe Scientific (Michigan, EE.UU.) adaptados a un lector de microplacas (xMark™ Microplate Absorbance Spectrophotometer, Bio-Rad, California, EE.UU.). La glucosa se determinó por el método con glucosa oxidasa (G7521), los triglicéridos con la enzima fosfato oxidasa (T7532) y el colesterol mediante las enzimas colesterol esterasa y colesterol oxidasa (C7510). Todos los ensayos se realizaron por triplicado.

## 8.5 Actividad de enzimas digestivas

Se tomaron 4 muestras de intestino y estómago por unidad experimental para los análisis enzimáticos. Las muestras de intestino se homogenizaron en una solución buffer de Tris-HCl 30 mM + CaCl<sub>2</sub> 12.5 mM pH 7.5. Las muestras de estómago se homogenizaron en la solución de Glicina-HCl a 100 mM a pH 2. Ambas muestras en una relación 1:2 (por gramo de tejido 2ml de buffer). Posteriormente se maceraron con un homogenizador de tejidos (Ultra Turrax IKA T18 Basic) y se centrifugaron a 10 000 X g por 15 min a 4 °C. Se recuperó el sobrenadante y se separaron en alícuotas para congelarse a -80 °C hasta su posterior utilización. La concentración de proteína soluble se evaluó mediante la técnica de Bradford (1976) usando como estándar una curva patrón de albúmina de bovina sérica (Bio-Rad). La actividad de proteasa alcalina se determinó por el método Walter (1984) con caseína grado Hammarsten al 0.5% con tampón Tris-HCL 100mM+CaCL<sub>2</sub> 10mM pH9, para la proteasa ácida se utilizó el método de Anson (1938) con hemoglobina al 1% con tampón glicina HCL 100 mM a pH 2, en lipasas se usó el método de Versaw (1989) y en  $\alpha$ -amilasa se aplicó el método descrito por Robyt y Whelan (1968).

## 8.6 Análisis de actividad de enzimas metabólicas

Se tomó una muestra congelada de hígado (aprox. 500 mg) y fue homogenizada con un tampón 50 mM Tris (pH 7.6), 5 mM EDTA, 2 mM 1,4 dithiothreitol (DTT), y un cocktail inhibidor de proteasas (Conde-Sieira et al. 2015). El homogenado se centrifugó a 900 x g por 10 min, el sobrenadante se recuperó y se dividió en dos alícuotas. Una utilizada para las actividades hexoquinasa (EC 2.7.1.1; HK), glucoquinasa (EC 2.7.1.2; GK) y fructosa-1, 6-bifosfatasa (EC 3.1.3.11; FBPase) y la glucosa-6-fosfato deshidrogenasa (EC1.1.1.49; G6PD). La segunda utilizada para la actividad piruvato quinasa (EC 2.7.1.40; PK) (Kirchner et al. 2003).

Las actividades HK y GK fueron medidas usando 50 mM imidazole (pH 8), 7 mM ATP, 5 mM MgCl<sub>2</sub>, 2 mM NADP, 0.15 U mL<sup>-1</sup>, G6PD, 0.1 U mL<sup>-1</sup> 6-fosfogluconato

dehidrogenasa y 1 mM de glucosa (excepto para los controles) (Borrebaek and Waagbo 1993; Tranulis et al. 1996; Sangiao-Alvarellos et al. 2003). FBPase se determinó usando 85 mM imidazole (pH 7.7), 0.5 mM NADP, 5 mM MgCl<sub>2</sub>, 2 U mL<sup>-1</sup> G6PD, 2 U mL<sup>-1</sup> fosfoglucosa isomerasa, y 1 mM fructosa-1, 6-bifosfatasa (excepto para los controles).

La actividad de la G6PD fue medida utilizando 78 mmol/L de imidazol (pH 7.7), 5 mmol/L de MgCl<sub>2</sub>, 0.5 mmol/L de NADP, 1 mmol/L de glucosa-6-fosfato (excepto los controles; Sangiao-Alvarellos et al., 2003).

La actividad PK se midió como lo describen (Laiz-Carrión et al. 2003) utilizando 50 mM imidazole-HCl (pH 7.4), 5 mM MgCl<sub>2</sub>, 100 mM KCl, 0.15 mM NADH, 1 mM ADP, 2 mM PEP (excepto para los controles) y 2 U de lactato deshidrogenasa.

Para medir la actividad fosfoenol piruvato carboxiquinasa (EC 4.1.1.32; PEPCK) una fracción de hígado (500 mg) fue homogenizado con un tampón (10 mM ácido 4-(2-hidroxietil)-1-piperazina-etanosulfónico (HEPES), 250 mM sacarosa, 1 mM DTT). El homogenado se centrifugó a 900 × g por 10 min, el sobrenadante se recuperó y centrifugó a 10 000 × g por 20 min. Se recuperó la fase citosólica y se dividió en alícuotas (Kirchner et al. 2003). La actividad PEPCKc se determinó usando 50 mM Tris-HCl (7.5), 1 mM MnCl<sub>2</sub>, 20 mM NaHCO<sub>3</sub>, 0.3 mM NADH, 1.5 mM PEP, 2 U malato deshidrogenasa, y 0.2 mM de deoxiguanosina 5'- difosfato (dGDP, omitida en los controles) (Petrescu et al. 1979; Polakof et al. 2008).

Las actividades enzimáticas se determinaron utilizando un lector de microplacas xMark™ Microplate Absorbance Spectrophotometer (Bio-Rad, Hercules, CA). Las reacciones enzimáticas fueron medidas a 37 °C por el incremento o decremento en la absorbancia del NAD(P)H a 340 nm. Todas las actividades enzimáticas fueron expresadas por mg de proteína soluble en el tejido hepático. La concentración de proteínas de cada tipo de extracto se calculó usando el reactivo Quick Start™ Bradford protein assay (Bio-Rad, Hercules, CA) y una curva patrón con albúmina bovina sérica (BSA), basado en el método descrito por (Bradford 1976). Todos los ensayos fueron realizados por triplicado.

## 8.7 Análisis de expresión genética

La expresión de genes se determinó mediante el uso de PCR en tiempo real, sobre el ARN que fue extraído del tejido (hígado) en juveniles, utilizando el método de TRIzol. Se utilizaron cebadores específicos para *A. tropicus* (enzimas clave en la gluconeogénesis Fosfoenol piruvato kinasa (*pck*), fructosa bifosfataasa (*fbp*), glucosa 6 fosfatasa (*g6p*) (Tabla 2). La obtención de cDNA se realizó utilizando el kit -high-capacity cDNA inversely transcription kit (Maxima First Strand cDNA Synthesis kit, ThermoScientific). Para el análisis de expresión se normalizó utilizando el gen constitutivo 18s rRNA (*18s rrna*) considerado el segundo más estable, por el método -delta delta CT (Jiménez-Martínez et al., 2021).

Tabla 2. Secuencia de oligonucleótidos usados en *A. tropicus*.

Nombre	Forward primer (5'-3')	Reverse primer (5'-3')	Longitud del fragmento (pb)
FBP	TCGAACTTTGGTGTACGGGG	GTTGGTGAATGGAGTCGGGT	179
PCK	GGGTGTGCCCTGGTATATG	GCCGAAGTTGTAGCCGAAGA	157
G6P	GCCCGATGCCTATGAGAGAC	TGCCGTAGGTATAGGGGAGG	158
18s	GGTAACGGGGAATCAGGGTT	TCCAATTACAGGGCCTCGAA	165

## 8.8 Análisis estadísticos

Los datos en la etapa 1 se analizaron estadísticamente mediante la prueba de U de Mann-Whitney para los datos de crecimiento peso, longitud total y el factor de condición (K). Para la etapa 2 los datos de peso, longitud total, factor de condición, química sanguínea y enzimas metabólicas se analizaron estadísticamente mediante un ANOVA de una vía, con la previa verificación de los supuestos del ANOVA. Las diferencias significativas detectadas fueron analizadas mediante la prueba de Tukey para determinar las medias estadísticamente diferentes. En el caso de los datos de enzimas digestivas y expresión de genes se analizaron mediante la prueba de Kruskal-Wallis. Para los análisis se usó el programa Statistica7.

## 9 Resultados

### 9.1 Crecimiento y factor de condición

El peso y la longitud total de larvas de *A. tropicus* alimentadas con la dieta de programación (PrD, 50% de maltodextrina) fue significativamente mayor respecto a los peces alimentados con la dieta control (DC) a los 5, 9 y 13 días ( $p < 0.05$ ). El factor de condición (k) mostró diferencias significativas respecto al grupo control únicamente en las larvas alimentadas con la PrD por 13 días (PrD13) ( $p < 0.05$ ) (Tabla 3).

Tabla 3. Factor de condición, peso y longitud en larvas de *A. tropicus* alimentadas con las dietas experimentales CD y PrD.

Tratamientos	Factor de condición (K)	Peso (g)	Longitud (cm)
DC	0.37 ± 0.03	0.04±0.01 <sup>b</sup>	2.20±0.12 <sup>b</sup>
PrD5	0.37 ± 0.05	0.05±0.01 <sup>a</sup>	2.50±0.14 <sup>a</sup>
DC	0.34 ± 0.05	0.04±0.01 <sup>b</sup>	2.30±0.13 <sup>b</sup>
PrD9	0.34 ± 0.05	0.06±0.02 <sup>a</sup>	2.60±0.25 <sup>a</sup>
DC	0.31 ± 0.03 <sup>b</sup>	0.04±0.01 <sup>b</sup>	2.40±0.12 <sup>b</sup>
PrD13	0.41 ± 0.05 <sup>a</sup>	0.09±0.02 <sup>a</sup>	2.80±0.20 <sup>a</sup>

Los datos muestran las medias ± DE, n = 12. Valores con diferentes letras en la misma fila son significativamente diferentes ( $p < 0.05$ ).

En la segunda fase del experimento, el peso y longitud total de pejelagartos juveniles fueron significativamente mayores en los peces que recibieron la dieta de programación por 9 días (PrD9) ( $P < 0,05$ ), sin ser significativamente diferentes del grupo control. El factor de condición no difirió entre los grupos ( $P > 0.05$ ) (Tabla 4).

Tabla 4. Factor de condición, peso y longitud en juveniles de *A. tropicus* alimentados con la dieta reto por 7 días y después de 5 horas de ayuno.

	CD	PrD5	PrD9	PrD13
Peso(g)	32.11±11.75 <sup>ab</sup>	24.37±5.81 <sup>b</sup>	35.74±9.52 <sup>a</sup>	22.48±8.49 <sup>b</sup>
Longitud(cm)	20.41±3.24 <sup>ab</sup>	19.36±1.85 <sup>ab</sup>	21.01±2.22 <sup>a</sup>	18.02±2.14 <sup>b</sup>
Factor de condición (K)	0.30±0.16	0.33±0.05	0.32±0.15	0.37±0.04

Los datos muestran las medias ± DE, n = 12. Valores con diferentes letras en la misma fila son significativamente diferentes ( $p < 0.05$ ).

## 9.2 Actividad de enzimas digestivas

La actividad de proteasas ácidas fue significativamente diferente en los peces que recibieron las dietas de programación respecto al grupo control, siendo más alta en los peces alimentados por 9 días (PrD9) ( $P = 0.0015$ ). La actividad proteasa alcalina fue mayor en los peces alimentados con la dieta de programación por 9 días (PrD9) ( $P = 0.0050$ ), pero no difirieron del grupo control (CD) ni del PrD5. La actividad lipasa fue mayor en los peces alimentados por 9 días con la dieta de programación (PrD9) que en el grupo control ( $P = 0.0051$ ), pero no fue significativamente diferente de los otros tiempos probados. La actividad amilasa no fue diferente entre los grupos ( $P = 0.1414$ ) (Tabla 5).

Tabla 5. Actividad de enzimas digestivas en juveniles de *A. tropicus* alimentados con la dieta reto por 7 días y después de 5 horas de ayuno.

Actividad (U/mg proteína)	CD	PrD5	PrD9	PrD13
Amilasa	9.53 ± 7.10	8.42 ± 13.18	14.77 ± 3.61	17.23 ± 3.81
Proteasa ácida	5133.53±2472 .41 <sup>b</sup>	4019.46±4049. 92 <sup>ab</sup>	9722.69±1654 .72 <sup>a</sup>	9701.62±2210 .53 <sup>a</sup>
Proteasa alcalina	95.22±12.01 <sup>a</sup>	88.67±20.63 <sup>ab</sup>	118.92±49.03 <sup>a</sup>	64.55±20.48 <sup>b</sup>
Lipasa	73.92±8.41 <sup>b</sup>	83.32±11.39 <sup>ab</sup>	89.25±28.58 <sup>a</sup>	88.43±10.01 <sup>a</sup>

Los datos muestran las medias ± DE, n = 3. Valores con diferentes letras en la misma fila son significativamente diferentes (p < 0.05).

### 9.3 Niveles de metabolitos en plasma

La concentración de glucosa en sangre fue mayor en los peces alimentados por 13 días con la dieta de programación (PrD13), siendo significativamente diferente al resto de los tratamientos (P=0.004). La concentración de los triglicéridos fue mayor en los peces del grupo control y más baja en los peces del grupo PrD13 (P=0.0004). El colesterol fue mayor en los peces del grupo PrD9 (P=0.004) pero no difiere del grupo control (Tabla 6).

Tabla 6. Parámetros bioquímicos en plasma de *A. tropicus* alimentados con la dieta reto por 7 días y después de 5 horas de ayuno.

Parámetro	CD	PrD5	PrD9	PrD13
Glucosa (mg /dL)	165.46 ± 49.92 b	187.88 ± 59.53 b	182.74 ± 54.18 b	260.26 ± 90.77 a
Triglicéridos (mg/dL)	241.71 ± 52.51 a	240.89 ± 49.39 a	221.12 ± 56.53 a	160.95 ± 27.55 b
Colesterol (mg/dL)	112.34 ± 52.55 ab	104.73 ± 49.39 b	122.73 ± 56.55 a	107.12 ± 27.55 b

Los datos muestran las medias ± DE, n = 12. Valores con diferentes letras en la misma fila son significativamente diferentes (p < 0.05).

### 9.4 Actividad de enzimas y expresión genes metabólicos

La actividad de enzimas metabólicas en juveniles de *A. tropicus*, después de recibir el reto con una dieta alta en carbohidratos (maltodextrina) y 5 horas después de la última

alimentación no tuvieron diferencias significativas entre los grupos experimentales ( $P > 0.05$ ) (Tabla 7). Los análisis de expresión de los genes *pck* y *fbp* tampoco mostraron diferencias entre los grupos ( $P > 0.05$ ) (figura 2).

Tabla 7. Actividad de enzimas metabólicas de *A. tropicus* juveniles alimentados con la dieta reto por 7 días y después de 5 horas de ayuno.

Actividad (U/mg proteína)	CD	PrD5	PrD9	PrD13
<b>Glucólisis</b>				
HK (U/mg de prot)	3.79 ± 1.08	2.57 ± 2.97	4.37 ± 3.40	4.49 ± 4.06
GK (U/mg de prot)	1.17 ± 1.19	1.48 ± 2.45	2.51 ± 3.57	1.68 ± 1.84
PK (U/mg de prot)	17.75 ± 4.10	14.32 ± 8.08	16.52 ± 1.33	20.05 ± 3.65
<b>Gluconeogénesis</b>				
PEPCK (U/mg prot)	6.91 ± 3.68	7.75 ± 4.63	7.19 ± 7.18	8.01 ± 7.60
F1,6BPasa(U/mg prot)	15.29 ± 6.51	16.15 ± 7.31	23.91 ± 4.17	12.99 ± 3.61
<b>Ruta de las pentosas fosfato</b>				
G6PDH(U/mg prot)	13.40 ± 9.91	6.84 ± 3.23	23.04 ± 9.63	11.89 ± 3.37

Los datos muestran las medias ± DE, n =3.

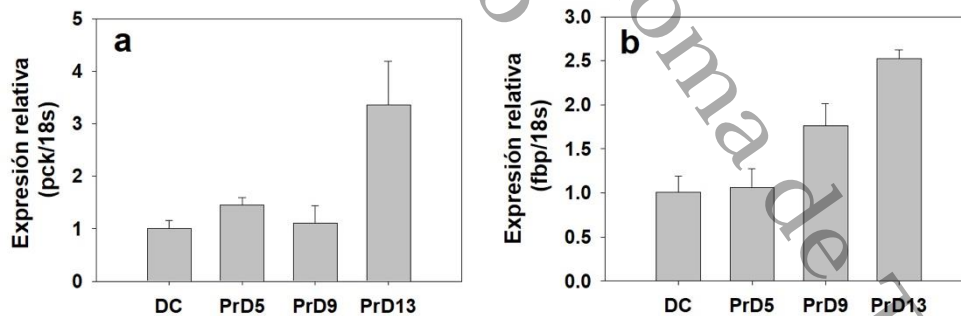


Figura 2. Expresión relativa de genes clave en la regulación del gluconeogénesis. A) Fosfoenol Piruvatocarboxiquinasa (*pck*), b) fructosa bifosfatasa (*fbp*). Medias ± DE, n=2.

## 10 Discusión

Las investigaciones acerca de carbohidratos dietarios como fuente de energía en peces se enfocan principalmente en la mejora de parámetros productivos en especies con importancia acuícola. En los últimos años, el concepto de programación nutricional atrae cada vez más la atención debido a la necesidad de sustitución de harina y aceite de pescado por ingredientes alternativos (Hu et al. 2018), siempre teniendo en cuenta que los cultivos sean sostenibles. En el pez cebra las investigaciones acerca del uso de carbohidratos responden a la necesidad de organismos modelo, principalmente en estudios biomédicos y relacionados con diabetes. Varias de estas investigaciones se han enfocado en el efecto de la programación nutricional por los nutrientes provenientes de los progenitores (Izquierdo et al. 2015; Turkmen et al. 2017; Hou et al. 2022; Kwasek et al. 2022; Naya-Català et al. 2023), mientras otros evalúan el efecto de programación nutricional inducida por lípidos, proteínas y aminoácidos (Liu et al. 2001; Hou and Fuiman 2020; Zhu et al. 2020).

En la presente investigación se estudió la potencial programación nutricional en el pejelagarto para determinar la existencia de un efecto en un periodo largo de tiempo, cuando los organismos alcanzaron la etapa juvenil. Debido a la importancia económica y biológica que representan las especies de la familia Lepisosteidae, los resultados aquí reportados pueden ser utilizados con fines acuícolas o biomédicos.

El análisis biométrico de las larvas de *A. tropicus* mostró que los peces que recibieron la dieta de programación (57% de carbohidratos, 23% proteína y 4.63% de lípidos) tuvieron un mayor peso y longitud que las que se alimentaron con la dieta control (42% proteína y 15% de lípidos), en todos los tiempos de exposición a la dieta de programación. El factor de condición solo mostró diferencias entre los grupos a los 13 días de exposición (17dph).

Resultados semejantes se encontraron en el pez cebra, los peces que recibieron la dieta de programación (60% maltodextrina) entre 3-8 dph tuvieron mayor peso que el grupo control, estos grupos correspondían a peces alimentados desde la primera alimentación justo al finalizar la absorción del saco vitelino (FF-3) y en la primera alimentación 2 días

después de la absorción del saco vitelino (FF-5). Otros dos grupos que fueron alimentados con la dieta de programación después de que absorbieron el saco vitelino mostraron el efecto contrario, menor crecimiento que los del grupo control. La longitud total de los peces alimentados con dieta de programación fue menor respecto al control. El factor de condición fue mayor para el grupo FF-5 (Fang et al. 2014). Lo anterior sustenta que la fase ontogénica del desarrollo y el tiempo de exposición a la dieta de programación es relevante, al existir una ventana crítica en la que hay mayor plasticidad dependiente de los nutrientes.

Otro aspecto importante es que la complejidad del carbohidrato usado puede influir en su utilización y repercutir en el metabolismo Zhou et al. (2022) reportaron que en tilapias (*Oreochromis niloticus*) de 4.5 g alimentadas por 8 semanas con carbohidratos de diferente complejidad; almidón, sacarosa (disacárido), fructosa y glucosa (monosacáridos), se observó que el crecimiento y utilización de alimento disminuye en los grupos alimentados con monosacáridos, además de causar resistencia a la insulina y desórdenes en el metabolismo de la glucosa (hiperglicemia) observándose mejores resultados con los disacáridos y polisacáridos. En *Dentex dentex* se probaron dietas con tres tipos de carbohidratos, almidón pregelatinizado, dextrina y maltodextrina, y tres niveles (12, 18 y 24%). Se comprobó que la fuente de carbohidratos influía más que su nivel. El mejor efecto ahorrador de proteína lo mostró la maltodextrina y los mejores índices de utilización del alimento se obtuvieron con una inclusión del 18% (Pérez-Jiménez et al. 2015).

En estudios previos de larvas de *A. tropicus*, el efecto de almidón de maíz en las dietas sustituyendo 15% de celulosa (relleno de la dieta) mejoró el crecimiento (Frías-Quintana et al. 2016). En otro estudio donde se evaluó el efecto del almidón de papa sustituyendo proteínas, se observó un mejor crecimiento con 28% de almidón (Frías-Quintana et al. 2017a). En la presente investigación se utilizó maltodextrina como fuente de carbohidratos. Las maltodextrinas son producto de la hidrólisis de almidón y contienen bajas concentraciones de maltosa y dextrinas (Mollan and ÇLelik 1996), por lo que son consideradas oligosacáridos que pueden ser más fácilmente asimilados por los peces, aun cuando su capacidad digestiva para carbohidratos no sea eficiente. Tomando juntos

estos resultados se observa que tanto los almidones como la maltodextrina mejoran el peso de las larvas cuando se incluyen en dietas para pejelagarto.

En un estudio de programación nutricional realizado con pez cebra, las diferencias en peso y longitud observadas en la primera fase del experimento (larvas), desaparecen en los peces adultos. No obstante, el factor de condición permanece mayor para los peces del grupo FF-5 (Fang et al. 2014b). Resultados semejantes en cuanto al peso fueron reportados en *European sea bass* (Zambonino-Infante et al. 2019b). Sin embargo, en la tilapia (*O. niloticus*), durante la primera fase del experimento de programación nutricional las crías que recibieron la dieta con menor nivel de proteínas y más alto nivel de carbohidratos (24.71/54.09 %) tuvieron el menor peso, pero después del estímulo mejoró su desempeño en el crecimiento y en la semana 36 no mostraron diferencias en cuanto al peso respecto a los peces que recibieron una dieta alta en proteínas y baja en carbohidratos (49.26/16.67%) (Kumkhong et al. 2020).

En nuestro estudio, después que las larvas fueron sometidas a un estímulo nutricional con maltodextrina y transcurridas 16 semanas de suministrarles la dieta control (Trucha, El Pedregal, Silver Cup), se separaron 4 pejelagartos juveniles por unidad experimental y todos los grupos fueron sometidos a una dieta reto alta en carbohidratos (44%) durante 7 días. Al finalizar este periodo se realizó una biometría. El mayor peso se observó en los peces alimentados con la dieta de programación por 9 días ( $35.74 \pm 9.52\text{g}$ ) en su etapa larval, respecto a los que la consumieron por 5 y 13 días ( $24.37 \pm 5.81\text{g}$  y  $22.48 \pm 8.49\text{g}$ ). No se encontraron diferencias respecto al control. La longitud, también fue mayor en los peces que en estado larval consumieron la dieta durante 9 días. Se puede observar que la respuesta a largo plazo ante un estímulo por carbohidratos en etapas tempranas es variable entre las especies de peces, sobre todo porque los tiempos de crecimiento evaluados son diferentes entre las investigaciones. Pero se ha propuesto que algunas especies muestran evidencia de un mecanismo compensatorio en el crecimiento (Kumkhong et al. 2020), por lo que resulta interesante evaluar como varía el crecimiento de los pejelagartos en las diferentes etapas del protocolo de programación nutricional.

Frías-Quintana et al. (2015) determinaron la actividad de proteasas ácidas, proteasas alcalinas, lipasas y amilasas durante la ontogenia de *A. tropicus* desde 0 hasta 30 días después de la eclosión (dph). La actividad de proteasas alcalinas, lipasas y amilasa se detecta desde el inicio del desarrollo larval y tiende a incrementarse conforme el organismo se acerca a la etapa juvenil (30 dph), mientras la actividad proteasa ácida se detecta a los 5 dph, cuando se inicia la alimentación exógena y se incrementa hasta los 30 dph.

En este sentido, investigaciones realizadas en larvas de pejelagarto con almidón de papa como sustituto de proteínas, mostró que la actividad de proteasas ácidas y alcalinas, aunque es variable tiende a disminuir al incrementar el contenido de almidón. Resultados semejantes se describen al alimentar a las larvas con almidón de maíz como fuente de carbohidratos digeribles en las dietas, excepto que la actividad proteasa ácida se incrementa con la mayor inclusión de carbohidratos (Frías-Quintana et al. 2016). En nuestra investigación, la actividad proteasas fue significativamente diferente entre los grupos, aunque la determinación de actividades se realizó en juveniles previamente expuestos a un estímulo nutricional con maltodextrina y después de 16 semanas de que recibieron el estímulo nutricional. La actividad proteasa ácida y alcalina se incrementó en los peces que consumieron la dieta de programación por 9 días durante su desarrollo larval.

La actividad lipasa también se incrementó en los juveniles de pejelagarto como resultado de la dieta que recibieron en su etapa larval. La actividad lipasa fue mayor en los peces que consumieron la dieta de programación por 5, 9 o 13 días, respecto al grupo control. Resultados semejantes fueron hallados por Frías-Quintana et al., (2016) cuando evaluaron almidón de maíz y almidón de papa (Frías-Quintana et al. 2017a) en dietas para larvas de pejelagarto. No obstante, en esta investigación encontramos por primera vez que el efecto permanece hasta la etapa juvenil cuando los peces son expuestos nuevamente a dietas altas en carbohidratos.

En un estudio de programación nutricional realizado en pejelagartos juveniles que recibieron dietas con diferentes proporciones de carbohidratos (almidón) y lípidos (CHO/L) durante 45 días, no encontraron diferencias en la actividad de las enzimas

digestivas entre los grupos, aunque en la actividad de proteasas alcalinas y lipasas se observa una tendencia a incrementarse conforme aumenta la CHO/L (Guerrero-Zárate et al. 2019).

Lo anterior es relevante porque estas enzimas se encargan de hidrolizar dos de los grupos de macronutrientes con mayor costo dentro de la formulación de alimentos acuícolas, las proteínas y los lípidos. El incremento de la actividad de proteasas y las lipasas digestivas contribuye a la disponibilidad de aminoácidos, ácidos grasos y glicerol, lo que puede causar una mejora en la utilización del alimento. Al diseñar la dieta de programación con un alto porcentaje de carbohidratos conlleva reducir el contenido de proteínas y lípidos dietarios. Aparentemente, la restricción de estos macronutrientes en la dieta durante un periodo crítico de desarrollo de las larvas (9 y 17 dph) mejora la respuesta de los organismos cuando son juveniles y afrontaron el reto de una dieta alta en carbohidratos pero con un contenido menor de proteínas y lípidos (33% y 6.5% de lípidos) en comparación con los peces del grupo control que recibieron niveles de proteínas y lípidos cercanos a los requerimientos de la especie (Jesus-Contreras 2008; Huerta-Ortiz et al. 2018).

Contrario a lo esperado, en la presente investigación la actividad amilasa no mostró diferencia significativa entre los grupos, aunque sí se observa una tendencia a su incremento con el consumo de la dieta de programación por 9 y 13 días. Frías-Quintana et al. (2016) reportan que en larvas de pejelagarto la actividad amilasa se incrementa al alimentarlas con 28% de almidón de papa durante 30 días. Obtuvieron resultados semejantes al sustituir 15% de celulosa en las dietas por almidón de maíz (Frías-Quintana et al. 2016). Sin embargo, en juveniles de pejelagarto no se han observado diferencias en la actividad amilasas al proporcionarles dietas con diferentes proporciones de CHOL/L (Guerrero-Zárate et al. 2019).

Después de que todos los grupos de peces consumieron la dieta reto, se observaron diferencias en la concentración de glucosa, triglicéridos y colesterol en el plasma que pueden relacionarse con el tiempo que recibieron la dieta de programación. El nivel de glucosa fue más alto en los peces que recibieron la dieta de programación por 13 días, el resto de los grupos no tuvieron diferencias entre ellos. El nivel de triglicéridos fue

menor en el grupo PrD13, el resto de los grupos tuvo un nivel mayor sin diferencias entre ellos. El nivel de colesterol fue mayor en el grupo control y los peces que consumieron la dieta de programación por 9 días (PrD9).

En acuerdo con estos resultados, un estudio previo en larvas de *A. tropicus* alimentadas con diferentes proporciones de CHO/L (0.75, 2.10 y 4.73) durante 73 días, seguido de 24 días con dieta control y una prueba de tolerancia a la glucosa mediante una inyección intraperitoneal de dextrosa, se describió que los peces juveniles mostraron diferencias significativas en los niveles de glucosa. El menor nivel de glucosa se observó en los peces que consumieron la dieta con una proporción CHO/L 2.10 (CHO 22.5/L 10.7), mientras el mayor nivel fue para los que consumieron la dieta CHO/L 4.73 (CHO 28.9/L 6.2). El tiempo transcurrido desde la inyección de dextrosa también fue significativamente diferente, alcanzando un pico de glucosa en plasma 1.5 h después de la inducción de hiperglicemia con las dietas 0.75 y 4.73. Se sugiere que la dieta con alta proporción de CHO/L por un tiempo prolongado puede causar daños metabólicos que incrementan los niveles de glucosa en plasma, mientras una dieta con CHO/L moderada puede mejorar la utilización de carbohidratos. La concentración de triglicéridos en *A. tropicus* juveniles disminuyó conforme se incrementó la CHO/L en el alimento de programación. El colesterol en plasma tampoco se vio afectado por la dieta (Guerrero-Zárte et al. 2021).

En *O. niloticus* se estudió el efecto de la programación nutricional por carbohidratos y proteínas en distintos periodos del protocolo de programación (durante la programación, al terminar el periodo de programación, antes del reto con carbohidratos y después del reto con carbohidratos) se observó que el efecto de la programación nutricional en los metabolitos no es observable previo a suministrar el reto con carbohidratos, no obstante, después del reto, el nivel de glucosa se eleva como resultado de la diferencia entre los periodos de tiempo evaluados y las concentraciones de proteínas/carbohidratos recibida. Por el contrario en peces cebra adultos se observó una disminución del nivel de glucosa, en los grupos que recibieron las dietas de programación, por esto se propone una adaptación metabólica a los carbohidratos (Fang et al. 2014). Así mismo, se ha descrito como resultado de dos experimentos de programación nutricional realizados con la trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*), que la regulación metabólica pueden diferir por

el tiempo de aplicación del estímulo y por la complejidad del carbohidrato utilizado (Geurden et al. 2014).

En este sentido, en la presente investigación se expusieron las larvas a la dieta de programación por un tiempo menor al que previamente habíamos probado (73 días), debido a que se sugirió que dietas altas en carbohidratos administradas por un largo periodo de tiempo podían causar afectaciones metabólicas (Guerrero-Zárate et al. 2021). Con la finalidad de encontrar la ventana crítica de plasticidad metabólica se probaron tres diferentes periodos de alimentación a partir de la primera alimentación (5, 9 y 13 días), después se evaluó si el efecto producido se mantenía hasta la etapa de juvenil. Resulta evidente que a mayor tiempo de exposición (13 días) los niveles de glucosa, triglicéridos y colesterol fueron significativamente elevados en los peces en su etapa juvenil.

A pesar de las diferencias encontradas en los niveles de metabolitos en plasma, no se observaron diferencias significativas en la actividad de enzimas clave del metabolismo de carbohidratos y lípidos, ni en la expresión de los genes *pck* y *fbp* después de que los peces recibieron la dieta reto. La presente investigación se enfocó en enzimas clave en la regulación de rutas del glucólisis, gluconeogénesis y síntesis de ácidos grasos. Así mismo, los genes *pck* y *fbp* evaluados, codifican para las enzimas fosfoenol piruvato carboxquinasa (PEPCK) y fructosa bifosfatasa (FBPasa), que son clave en la regulación de la gluconeogénesis.

Se seleccionaron estos genes debido a que se ha propuesto que los peces carnívoros, como la trucha *Oncorhynchus mykiss* (Panserat et al. 2001b, a; Kirchner et al. 2008), la lubina *Dicentrarchus labrax* (Enes et al. 2006, 2011), *Perca fluviatilis* (Borrebaek and Christophersen 2000), la dorada *Sparus aurata* (Enes et al. 2011) y la corvina amarilla *Larmichthys crocea* (Zhou et al. 2016) son deficientes en la regulación de la ruta de la gluconeogénesis, causando una baja utilización de carbohidratos y una hiperglicemia posprandial.

Por otro lado, en peces cebra adultos sometidos a un periodo de programación nutricional por medio de dietas con maltodextrina, la actividad y expresión de enzimas gluconeogénicas disminuyó (Fang et al. 2014). Resultados semejantes se reportaron en

el esturión siberiano (*Acipenser baerii*) (Gong et al. 2015) donde se describió que la ruta de la gluconeogénesis puede inhibirse a nivel transcripcional y postranscripcional al recibir carbohidratos, como resultado de proporcionar una dieta baja en proteínas y alta en carbohidratos a partir de la primera alimentación a las larvas. En el pejelagarto, se evaluaron previamente dietas con diferentes proporciones de CHO/L confirmándose una eficiente regulación de las rutas de la glucólisis y la gluconeogénesis hasta una inclusión de 23% de almidón de maíz, sin embargo, con porcentajes superiores se encontraron afectaciones a nivel metabólico debido al incremento en la actividad de las enzimas PEPCK y FBPasa (Guerrero-Zárate et al. 2019).

No obstante, en la presente investigación, no se observaron diferencias en la actividad ni expresión de estas enzimas. Es posible que el efecto del tiempo que recibieron la dieta de programación no fue suficiente para causar una modificación que permaneciera fijada hasta la etapa juvenil, llamada reversibilidad de la programación (Hou and Fuiman 2020). Resultados similares se han reportado en la trucha arcoiris, donde los efectos sobre la expresión de genes metabólicos entre ellos los que codifican para PEPCK y FBPasa no permanecen a largo plazo (Geurden et al. 2014). Por otro lado, aunque se han reportado diferencias en estas actividades enzimáticas en pejelagartos que consumían dietas con almidón de maíz, 24 h después del ayuno, en la presente investigación se utilizó maltodextrina. La maltodextrina es un oligosacárido, por lo que tiende a ser más digerible que el almidón, esto pudo influir en disminuir el tiempo en que se alcanza el pico de hiperglicemia y la depleción de glucosa en plasma por lo que a las 5 h que se realizó el muestreo estos eventos ya habían sucedido. En el pejelagarto una inyección intraperitoneal de glucosa causa un pico de hiperglicemia a las 1.5 h, mientras una dosis oral de dextrosa alcanza el pico de hiperglicemia a las 5 h, por lo que la vía y tipo de carbohidrato influyen en el tiempo en que se alcanza la hiperglicemia (comunicación personal). En este sentido estudios más profundos son requeridos.

## 11 Conclusión y recomendaciones

En conclusión, los resultados encontrados apoyan la idea de que los carbohidratos dietarios (maltodextrina) aplicados durante una ventana crítica del desarrollo larval pueden causar un efecto que permanece hasta la etapa de juvenil en el pejelagarto. Esto se puede observar en el mayor peso y longitud de los peces juveniles provenientes de los 9 y 13 días de exposición a la dieta de programación, así como en el incremento en la actividad de las enzimas digestivas proteasas y lipasas y la modificación de los niveles de glucosa, triglicéridos y colesterol. Lo que resulta interesante porque abre la posibilidad de utilizar la programación nutricional como técnica para mejorar el aprovechamiento de nutrientes y la sostenibilidad del cultivo de pejelagartos, además, tiene implicaciones biológicas para realizar estudios nutrigenómicos y biomédicos en la especie. No obstante, se requiere profundizar la investigación de la reversibilidad y periodos óptimos de muestreo de la programación nutricional a nivel metabólico y de expresión genética.

## 12 Referencias citadas

- Alvarez-González CA, David J, Carlos A (2021) Cost-benefit analysis of the production of juvenile tropical Gar “pejelagarto ” ( *Atractosteus tropicus* Gill ): comparing four feeding schemes. <https://doi.org/10.32854/agrop.v14i6.2030>
- Arias-Rodríguez L, Páramo-Delgadillo S, Contreras-Sánchez WM, Álvarez-González CA (2009) Cariotipo del pejelagarto tropical *Atractosteus tropicus* (Lepisosteiformes: Lepisosteidae) y variación cromosómica en sus larvas y adultos. *Rev Biol Trop* 57:529–539. <https://doi.org/10.15517/rbt.v57i3.5473>
- Borrebaek B, Christophersen B (2000) Hepatic glucose phosphorylating activities in perch (*Perca fluviatilis*) after different dietary treatments. *Comparative Biochemistry and Physiology - B Biochemistry and Molecular Biology* 125:387–393. [https://doi.org/10.1016/S0305-0491\(99\)00185-6](https://doi.org/10.1016/S0305-0491(99)00185-6)
- Borrebaek B, Waagbo R (1993) Adaptable hexokinase with low affinity for glucose in the liver of Atlantic salmon (*Salmo Salar*). *Comparative Biochemistry and Physiology - B Biochemistry and Molecular Biology* 106:833–836. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0305-0491\(93\)90038-7](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0305-0491(93)90038-7)
- Braasch I, Gehrke AR, Smith JJ, et al (2016) The spotted gar genome illuminates vertebrate evolution and facilitates human-teleost comparisons. 48: <https://doi.org/10.1038/ng.3526>
- Bradford MM (1976) A rapid and sensitive method for the quantitation microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. 254:248–254
- Conde-Sieira M, Soengas JL, Valente LMP (2015) Potential capacity of Senegalese sole (*Solea senegalensis*) to use carbohydrates: Metabolic responses to hypo- and hyperglycaemia. *Aquaculture* 438:59–67. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2014.12.042>
- 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 - A Molecular and Integrative Physiology* 143:89–96. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2005.10.027>
- Enes P, Panserat S, Kaushik S, Oliva-Teles A (2011) Dietary carbohydrate utilization by European Sea Bass (*Dicentrarchus labrax* L.) and gilthead sea bream (*Sparus Aurata* L.) Juveniles. *Reviews in Fisheries Science* 19:201–215. <https://doi.org/10.1080/10641262.2011.579363>

- Fang L, Liang X, Zhou Y, et al (2014) Programming effects of high-carbohydrate feeding of larvae on adult glucose metabolism in zebrafish, *Danio rerio*. 808–818. <https://doi.org/10.1017/S0007114513003243>
- Frías-Quintana C, Álvarez-González C, Márquez-Couturier G (2010) Diseño de microdietas para el cultivo de pejelagarto *Atractosteus tropicus*, Gill 1863. *Universidad y Ciencia* 26:265–282
- Frías-Quintana C, Álvarez-González C, Tovar-Ramírez D, et al (2017) Use of potato starch in diets of tropical gar (*Atractosteus tropicus*, Gill 1863) Larvae. *Fishes* 2:3. <https://doi.org/10.3390/fishes2010003>
- Frías-Quintana C, Domínguez-Lorenzo J, Álvarez-González C, et al (2016) Using cornstarch in microparticulate diets for larvicultured tropical gar (*Atractosteus tropicus*). *Fish Physiol Biochem* 42:517–528. <https://doi.org/10.1007/s10695-015-0156-4>
- Frías-Quintana C, Márquez-Couturier G, Alvarez-González C, et al (2015) Development of digestive tract and enzyme activities during the early ontogeny of the tropical gar *Atractosteus tropicus*. *Fish Physiol Biochem* 41:1075–1091. <https://doi.org/10.1007/s10695-015-0070-9>
- Geurden I, Mennigen J, Plagnes-Juan E, et al (2014) High or low dietary carbohydrate:protein ratios during first-feeding affect glucose metabolism and intestinal microbiota in juvenile rainbow trout. *Journal of Experimental Biology* 217:3396–3406. <https://doi.org/10.1242/jeb.106062>
- Gong G, Xue M, Wang J, et al (2015) The regulation of gluconeogenesis in the Siberian sturgeon (*Acipenser baerii*) affected later in life by a short-term high-glucose programming during early life. *Aquaculture* 436:127–136. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2014.10.044>
- Guerrero-Zárata ., Alvarez-González CA, Olvera-Novoa MA, et al (2014) Partial characterization of digestive proteases in tropical gar *Atractosteus tropicus* juveniles. *Fish Physiol Biochem* 40:1021–1029. <https://doi.org/10.1007/s10695-013-9902-7>
- Guerrero-Zárata R, Álvarez-González C, Jesus-Contreras R, et al (2019) Evaluation of carbohydrate / lipid ratios on growth and metabolic response in tropical gar (*Atractosteus tropicus*) juvenile. *Aquac Res* 50:1812–1823. <https://doi.org/10.1111/are.14060>
- Guerrero-Zárata R, Jesús-Contreras R, Álvarez-González CA (2021) Programación nutricional en el pejelagarto (*Atractosteus tropicus*): efecto del almidón de maíz sobre la bioquímica sanguínea. *Ciencia Latina Revista Científica Multidisciplinar* 5:11853–11867. [https://doi.org/10.37811/cl\\_rcm.v5i6.1203](https://doi.org/10.37811/cl_rcm.v5i6.1203)
- Hou Z, Fuiman LA (2020) Nutritional programming in fishes: insights from mammalian studies. *Rev Fish Biol Fish* 30:67–92. <https://doi.org/10.1007/s11160-019-09590-y>

- Hou Z, Lu X, Tiziani S, Fuiman LA (2022) Nutritional programming by maternal diet alters offspring lipid metabolism in a marine teleost. *Fish Physiol Biochem* 48:. <https://doi.org/10.1007/s10695-022-01069-1>
- Hu H, Liu J, Plagnes-Juan E, et al (2018) Programming of the glucose metabolism in rainbow trout juveniles after chronic hypoxia at hatching stage combined with a high dietary carbohydrate: Protein ratios intake at first-feeding. *Aquaculture* 488:1–8. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.01.015>
- Huerta-Ortiz M, Álvarez-González CA, Civera-Cerecedo R, et al (2018) Optimum level of dietary lipids for growth, chemical composition and apparent digestibility of lipids for *Atractosteus tropicus*. *Lat Am J Aquat Res* 46:1073–1082. <https://doi.org/10.3856/vol46-issue5-fulltext-19>
- Izquierdo MS, Turkmen S, Montero D, et al (2015) Nutritional programming through broodstock diets to improve utilization of very low fishmeal and fish oil diets in gilthead sea bream. *Aquaculture* 449:. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.03.032>
- Jesus-Contreras R (2008) Relación proteína/energía en juveniles de pejelagarto (*Atractosteus tropicus*) empleando dietas semipurificadas. Licenciatura, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco
- Kirchner S, Kaushik S, Panserat S (2003) Effect of partial substitution of dietary protein by a single gluconeogenic dispensable amino acid on hepatic glucose metabolism in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). 134:337–347
- Kirchner S, Panserat S, Lim P, et al (2008) The role of hepatic, renal and intestinal gluconeogenic enzymes in glucose homeostasis of juvenile rainbow trout. *J Comp Physiol B* 178:429–438. <https://doi.org/10.1007/s00360-007-0235-7>
- Kumkhong S, Marandel L, Plagnes-Juan E, et al (2020) Early feeding with hyperglucidic diet during fry stage exerts long-term positive effects on nutrient metabolism and growth performance in adult tilapia (*Oreochromis niloticus*). *J Nutr Sci* 9: <https://doi.org/10.1017/jns.2020.34>
- Kwasek K, Patula S, Wojno M, et al (2022) Does exposure of broodstock to dietary soybean meal affect its utilization in the offspring of Zebrafish (*Danio rerio*)? *Animals* 12: <https://doi.org/10.3390/ani12121475>
- Laiz-Carrión R, Martín Del Río M, Miguez J, et al (2003) Influence of cortisol on osmoregulation and energy metabolism in gilthead seabream *Sparus aurata*. *J Exp Zool A Comp Exp Biol* 298A:105–118. <https://doi.org/10.1002/jez.a.10256>
- Liang X, Wang J, Gong G, et al (2017) Gluconeogenesis during starvation and refeeding phase is affected by previous dietary carbohydrates levels and a glucose stimuli during early life in Siberian sturgeon (*Acipenser baerii*). *Animal Nutrition* 3:284–294. <https://doi.org/10.1016/j.aninu.2017.06.001>

- Liu Y, Yao C, Cui K, et al (2001) Nutritional programming of large yellow croaker (*Larimichthys crocea*) larvae by dietary vegetable oil: effects on growth performance, lipid metabolism and antioxidant capacity †. <https://doi.org/10.1017/S0007114>
- Méndez-Marin O, Franyutti AAH, Álvarez-González CA, et al (2012) Histología del ciclo reproductor de hembras del pejelagarto *Atractosteus tropicus* (lepisosteiformes: Lepisosteidae) entabasco, México. *Rev Biol Trop* 60:1857–1871. <https://doi.org/10.15517/rbt.v60i4.2186>
- Miller RR, Minckley WL, Norris SM, Schmitter Soto JJ (2009) Peces dulceacuícolas de México, 1ra. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, Mexico D.F.
- Mollan MJ, çLelik M (1996) Maltodextrin. In: Brittain HG (ed). Academic Press, pp 307–349
- Moon TW (2001) Glucose intolerance in teleost fish: Fact or fiction? *Comparative Biochemistry and Physiology - B Biochemistry and Molecular Biology* 129:243–249. [https://doi.org/10.1016/S1096-4959\(01\)00316-5](https://doi.org/10.1016/S1096-4959(01)00316-5)
- Naya-Català F, Belenguer A, Montero D, et al (2023) Broodstock nutritional programming differentially affects the hepatic transcriptome and genome-wide DNA methylome of farmed gilthead sea bream (*Sparus aurata*) depending on genetic background. *BMC Genomics* 24: <https://doi.org/10.1186/s12864-023-09759-7>
- Panserat S, Capilla E, Gutierrez J, et al (2001a) 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* 128:275–283. [https://doi.org/10.1016/S1096-4959\(00\)00322-5](https://doi.org/10.1016/S1096-4959(00)00322-5)
- Panserat S, Plagnes Juan E, Breque J, Kaushik S (2001b) Hepatic phosphoenolpyruvate carboxykinase gene expression is not repressed by dietary carbohydrates in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Journal of Experimental Biology* 204:359–365
- Pérez-Jiménez A, Abellán E, Arizcun M, et al (2015) Nutritional and metabolic responses in common dentex (*Dentex dentex*) fed on different types and levels of carbohydrates. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol.* <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2015.02.002>
- Petrescu I, Bojan O, Saied M, et al (1979) Determination of phosphoenolpyruvate carboxykinase activity with deoxyguanosine 5'-diphosphate as nucleotide substrate. *Anal Biochem* 96:279–281. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(79\)90582-7](https://doi.org/10.1016/0003-2697(79)90582-7)
- Polakof S, Míguez JM, Soengas JL (2008) Dietary carbohydrates induce changes in glucosensing capacity and food intake of rainbow trout. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol* 295: <https://doi.org/10.1152/ajpregu.00176.2008>

- Reséndez A, Salvadores M (1983) Contribución al conocimiento de la biología del pejelagarto *Lepisosteus tropicus* (Gill) y la tenguayaca *Petenia splendida* (Günther) del estado de Tabasco. *Biotica* 8:413–426
- Rocha F, Dias J, Engrola S, et al (2015) Glucose metabolism and gene expression in juvenile zebrafish (*Danio rerio*) challenged with a high carbohydrate diet: Effects of an acute glucose stimulus during late embryonic life. *British Journal of Nutrition* 113:403–413. <https://doi.org/10.1017/S0007114514003869>
- Rocha F, Dias J, Geurden I, et al (2016a) Dietary glucose stimulus at larval stage modifies the carbohydrate metabolic pathway in gilthead seabream (*Sparus aurata*) juveniles: An in vivo approach using <sup>14</sup>C-starch. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol* 201:189–199. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2016.07.016>
- Rocha F, Dias J, Geurden I, et al (2016b) High-glucose feeding of gilthead seabream (*Sparus aurata*) larvae: Effects on molecular and metabolic pathways. *Aquaculture* 451:241–253. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.09.015>
- Saenz de Rodrigáñez M, Aguilar-Tellez FV, Alarcón-López FJ, et al (2018) Evaluación de alimentos microencapsulados en el cultivo de larvas de pejelagarto (*Atractosteus tropicus*). *Rev Biol Trop* 66:1298. <https://doi.org/10.15517/rbt.v66i3.31727>
- Sangiao-Alvarellos S, Laiz-Carrión R, Guzman JM, et al (2003) Acclimation of *S. aurata* to various salinities alters energy metabolism of osmoregulatory and non-osmoregulatory organs. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol* 285:R897–R907. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.00161.2003>
- Tranulis MA, Dregni O, Christophersen B, et al (1996) A glucokinase-like enzyme in the liver of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Comparative Biochemistry and Physiology - B Biochemistry and Molecular Biology* 114:35–39. [https://doi.org/10.1016/0305-0491\(95\)02119-1](https://doi.org/10.1016/0305-0491(95)02119-1)
- Turkmen S, Zamorano MJ, Fernández-Palacios H, et al (2017) Parental nutritional programming and a reminder during juvenile stage affect growth, lipid metabolism and utilisation in later developmental stages of a marine teleost, the gilthead sea bream (*Sparus aurata*). *British Journal of Nutrition* 118:500–512. <https://doi.org/10.1017/S0007114517002434>
- Vera LM, Metochis C, Taylor JF, et al (2017) Early nutritional programming affects liver transcriptome in diploid and triploid Atlantic salmon, *Salmo salar*. *BMC Genomics* 18:1–15. <https://doi.org/10.1186/s12864-017-4264-7>
- Wilson RP (1994) Utilization of dietary carbohydrate by fish. *Aquaculture* 124:67–80. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(94\)90363-8](https://doi.org/10.1016/0044-8486(94)90363-8)
- Wright JJ, David SR, Near TJ (2012) Gene trees, species trees, and morphology converge on a similar phylogeny of living gars (Actinopterygii: Holostei:

Lepisosteidae), an ancient clade of ray-finned fishes. *Mol Phylogenet Evol* 63:848–856. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.02.033>

Zambonino-Infante JL, Panserat S, Servili A, et al (2019) Nutritional programming by dietary carbohydrates in European sea bass larvae: Not always what expected at juvenile stage. *Aquaculture* 501:441–447. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.11.056>

Zhou P, Wang M, Xie F, et al (2016) Effects of dietary carbohydrate to lipid ratios on growth performance, digestive enzyme and hepatic carbohydrate metabolic enzyme activities of large yellow croaker (*Larimichthys crocea*). *Aquaculture* 452:45–51. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.10.010>

Zhou WH, Wu CC, Limbu SM, et al (2022) More simple more worse: Simple carbohydrate diets cause alterations in glucose and lipid metabolism in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Aquaculture* 550: <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2021.737857>

Zhu QS, Wang J, He S, et al (2020) Early leucine programming on protein utilization and mTOR signaling by DNA methylation in zebrafish (*Danio rerio*). *Nutr Metab (Lond)* 17: <https://doi.org/10.1186/s12986-020-00487-3>

México  
Universidad Autónoma de Tabasco.

## **Principios bioéticos**

En este estudio realizado con fines experimentales y de investigación, se involucró el uso de seres vivos, asegurando el mínimo sufrimiento de los organismos, apegándonos a las normas NOM-062-ZOO-1999 y NOM-033- SAG/ZOO-2014 en cuanto al manejo de los animales, anestesia y sacrificio. De igual manera se implementaron medidas responsables en el empleo de insumos potencialmente peligrosos de acuerdo a la normativa correspondiente al manejo adecuado y eliminación de residuos NOM-087-ECOL-1995 buscando proteger el medio ambiente y la salud pública. Este estudio fue sometido al dictamen de la Comisión Institucional de Ética en Investigación (CIEI) de la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco siendo aprobado con Folio UJAT-CIEI-2025-012 afirmando el compromiso con los principios bioéticos para el bienestar animal y reduciendo el impacto ambiental.

Alojamiento de la Tesis en el Repositorio Institucional	
Título de Tesis:	PROGRAMACIÓN NUTRICIONAL CON ALTOS NIVELES DE CARBOHIDRATOS EN PEJELAGARTO ( <i>Atractosteus tropicus</i> ).
Autor(a) o autores(ras) de la Tesis:	Sandra Edith Marín González
ORCID:	<a href="https://orcid.org/0009-0002-8016-4816">https://orcid.org/0009-0002-8016-4816</a>
Resumen de la Tesis:	<p>La programación nutricional se ha convertido en un área de mucha importancia y relevancia científica, donde se ha demostrado en algunos peces un desarrollo evidente en la plasticidad por el condicionamiento nutricional en sus etapas tempranas de vida. <i>A. tropicus</i> es un pez carnívoro, con facultad de adaptación al consumo de alimento con ingredientes alternativos por lo que es un modelo ideal para estudios de programación nutricional. Este proyecto tuvo como objetivo determinar el efecto de un estímulo nutricional alto en carbohidratos aplicado en la etapa larval sobre el metabolismo de la glucosa en la etapa juvenil, analizando su química sanguínea, actividad de enzimas digestivas, actividad de enzimas metabólicas y la expresión de genes clave en la glucogénesis. Se consideraron dos fases. En la</p>

	<p>primera, las larvas de pejelagarto fueron alimentadas con una dieta control (DC) y una dieta de programación (DPr) por tres tiempos de administración diferentes 5, 9 y 13 días, terminado ese tiempo, los peces continuaron con una dieta de crecimiento, hasta alcanzar su etapa de juvenil (aprox. 4 meses). Posteriormente, los individuos fueron alimentados con una dieta reto (ChD) durante 7 días. Los resultados muestran que el estímulo temprano con carbohidratos (maltodextrina) pueden causar un efecto que permanece hasta la etapa de juvenil en el pejelagarto observado en el mayor peso y longitud de los peces juveniles provenientes de los 9 y 13 días de exposición a la dieta de programación, así como en el incremento en la actividad de las enzimas digestivas proteasas y lipasas y la modificación de los niveles de glucosa, triglicéridos y colesterol.</p>
<p>Palabras claves de la Tesis:</p>	<p><b>Palabras clave:</b> pejelagarto; maltodextrina; programación nutricional; gluconeogénesis.</p>
<p>Referencias citadas:</p>	<p>Alvarez-González CA, David J, Carlos A (2021) Cost-benefit analysis of the production of juvenile tropical Gar “pejelagarto” (<i>Atractosteus tropicus</i> Gill ): comparing four feeding schemes. <a href="https://doi.org/10.32854/agrop.v14i6.2030">https://doi.org/10.32854/agrop.v14i6.2030</a></p> <p>Arias-Rodríguez L, Páramo-Delgadillo S, Contreras-Sánchez WM, Álvarez-González CA (2009) Cariotipo del pejelagarto tropical <i>Atractosteus tropicus</i> (Lepisosteiformes: Lepisosteidae) y variación cromosómica en sus larvas y adultos. <i>Rev Biol Trop</i> 57:529–539. <a href="https://doi.org/10.15517/rbt.v57i3.5473">https://doi.org/10.15517/rbt.v57i3.5473</a></p>

Universidade Juazeiro do Norte

Borrebaek B, Christophersen B (2000) Hepatic glucose phosphorylating activities in perch (*Perca fluviatilis*) after different dietary treatments. *Comparative Biochemistry and Physiology - B Biochemistry and Molecular Biology* 125:387–393. [https://doi.org/10.1016/S0305-0491\(99\)00185-6](https://doi.org/10.1016/S0305-0491(99)00185-6)

Borrebaek B, Waagbo R (1993) Adaptable hexokinase with low affinity for glucose in the liver of Atlantic salmon (*Salmo Salar*). *Comparative Biochemistry and Physiology - B Biochemistry and Molecular Biology* 106:833–836. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0305-0491\(93\)90038-7](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0305-0491(93)90038-7)

Braasch I, Gehrke AR, Smith JJ, et al (2016) The spotted gar genome illuminates vertebrate evolution and facilitates human-teleost comparisons. 48: <https://doi.org/10.1038/ng.3526>

Bradford MM (1976) A rapid and sensitive method for the quantitation microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. 254:248–254

Conde-Sieira M, Soengas JL, Valente LMP (2015) Potential capacity of Senegalese sole (*Solea senegalensis*) to use carbohydrates: Metabolic responses to hypo- and hyper-glycaemia. *Aquaculture* 438:59–67. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2014.12.042>

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 - A Molecular and Integrative Physiology* 143:89–96. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2005.10.027>

Enes P, Panserat S, Kaushik S, Oliva-Teles A (2011) Dietary carbohydrate utilization by European Sea Bass (*Dicentrarchus labrax* L.) and gilthead sea bream (*Sparus Aurata* L.) Juveniles. *Reviews in Fisheries Science* 19:201–215. <https://doi.org/10.1080/10641262.2011.579363>

Fang L, Liang X, Zhou Y, et al (2014) Programming effects of high-carbohydrate feeding of larvae on adult glucose metabolism in zebrafish, *Danio rerio*. 808–818. <https://doi.org/10.1017/S0007114513003243>

Frías-Quintana C, Álvarez-González C, Márquez-Couturier G (2010) Diseño de microdietas para el cultivo de pejelagarto *Atractosteus tropicus*, Gill 1863. *Universidad y Ciencia* 26:265–282

Frías-Quintana C, Álvarez-González C, Tovar-Ramírez D, et al (2017) Use of potato starch in diets of tropical gar (*Atractosteus tropicus*, Gill 1863) Larvae. *Fishes* 2:3. <https://doi.org/10.3390/fishes2010003>

Frías-Quintana C, Domínguez-Lorenzo J, Álvarez-González C, et al (2016) Using cornstarch in microparticulate diets for larvicultured tropical gar (*Atractosteus tropicus*). *Fish Physiol Biochem* 42:517–528. <https://doi.org/10.1007/s10695-015-0156-4>

Frías-Quintana C, Márquez-Couturier G, Álvarez-González C, et al (2015) Development of digestive tract and enzyme activities during the early ontogeny of the tropical gar *Atractosteus tropicus*. *Fish Physiol Biochem* 41:1075–1091. <https://doi.org/10.1007/s10695-015-0070-9>

Geurden I, Mennigen J, Plagnes-Juan E, et al (2014) High or low dietary carbohydrate:protein ratios during first-feeding affect glucose metabolism and intestinal microbiota in juvenile rainbow trout. *Journal of Experimental Biology* 217:3396–3406. <https://doi.org/10.1242/jeb.106062>

Gong G, Xue M, Wang J, et al (2015) The regulation of gluconeogenesis in the Siberian sturgeon (*Acipenser baerii*) affected later in life by a short-term high-glucose programming during early life. *Aquaculture* 436:127–136. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2014.10.044>

Guerrero-Zárate ., Álvarez-González CA, Olvera-Novoa MA, et al (2014) Partial characterization of digestive proteases in tropical gar *Atractosteus tropicus* juveniles. *Fish Physiol Biochem* 40:1021–1029. <https://doi.org/10.1007/s10695-013-9902-7>

Guerrero-Zárate R, Álvarez-González C, Jesús-Contreras R, et al (2019) Evaluation of carbohydrate / lipid ratios on growth and metabolic response in tropical gar (*Atractosteus tropicus*) juvenile. *Aquac Res* 50:1812–1823. <https://doi.org/10.1111/are.14060>

Guerrero-Zárate R, Jesús-Contreras R, Álvarez-González CA (2021) Programación nutricional en

<p style="text-align: center; transform: rotate(-45deg); opacity: 0.3; font-size: 2em;">Universidad Juárez Autónoma de Tabasco</p>	<p>el pejelagarto (<i>Atractosteus tropicus</i>): efecto del almidón de maíz sobre la bioquímica sanguínea. <i>Ciencia Latina Revista Científica Multidisciplinar</i> 5:11853–11867.  <a href="https://doi.org/10.37811/cl_rcm.v5i6.1203">https://doi.org/10.37811/cl_rcm.v5i6.1203</a></p> <p>Hou Z, Fuiman LA (2020) Nutritional programming in fishes: insights from mammalian studies. <i>Rev Fish Biol Fish</i> 30:67–92.  <a href="https://doi.org/10.1007/s11160-019-09590-y">https://doi.org/10.1007/s11160-019-09590-y</a></p> <p>Hou Z, Lu X, Tiziani S, Fuiman LA (2022) Nutritional programming by maternal diet alters offspring lipid metabolism in a marine teleost. <i>Fish Physiol Biochem</i> 48:. <a href="https://doi.org/10.1007/s10695-022-01069-1">https://doi.org/10.1007/s10695-022-01069-1</a></p> <p>Hu H, Liu J, Plagnes-Juan E, et al (2018) Programming of the glucose metabolism in rainbow trout juveniles after chronic hypoxia at hatching stage combined with a high dietary carbohydrate: Protein ratios intake at first-feeding. <i>Aquaculture</i> 488:1–8.  <a href="https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.01.015">https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.01.015</a></p> <p>Huerta-Ortiz M, Álvarez-González CA, Civera-Cerecedo R, et al (2018) Optimum level of dietary lipids for growth, chemical composition and apparent digestibility of lipids for <i>Atractosteus tropicus</i>. <i>Lat Am J Aquat Res</i> 46:1073–1082.  <a href="https://doi.org/10.3856/vol46-issue5-fulltext-19">https://doi.org/10.3856/vol46-issue5-fulltext-19</a></p> <p>Izquierdo MS, Turkmen S, Montero D, et al (2015) Nutritional programming through broodstock diets to improve utilization of very low fishmeal and fish oil diets in gilthead sea bream. <i>Aquaculture</i> 449:.  <a href="https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.03.032">https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.03.032</a></p> <p>Jesus-Contreras R (2008) Relación proteína/energía en juveniles de pejelagarto (<i>Atractosteus tropicus</i>) empleando dietas semipurificadas. Licenciatura, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco</p> <p>Kirchner S, Kaushik S, Panserat S (2003) Effect of partial substitution of dietary protein by a single gluconeogenic dispensable amino acid on hepatic glucose metabolism in rainbow trout (<i>Oncorhynchus mykiss</i>). 134:337–347</p> <p>Kirchner S, Panserat S, Lim P, et al (2008) The role of hepatic, renal and intestinal gluconeogenic enzymes in glucose homeostasis of juvenile rainbow trout. <i>J Comp Physiol B</i> 178:429–438.  <a href="https://doi.org/10.1007/s00360-007-0235-7">https://doi.org/10.1007/s00360-007-0235-7</a></p>
--	---

Universidad Juárez del Estado de Durango

Kumkhong S, Marandel L, Plagnes-Juan E, et al (2020) Early feeding with hyperglucidic diet during fry stage exerts long-term positive effects on nutrient metabolism and growth performance in adult tilapia (*Oreochromis niloticus*). *J Nutr Sci* 9: <https://doi.org/10.1017/jns.2020.34>

Kwasek K, Patula S, Wojno M, et al (2022) Does exposure of broodstock to dietary soybean meal affect its utilization in the offspring of Zebrafish (*Danio rerio*)? *Animals* 12: <https://doi.org/10.3390/ani12121475>

Laiz-Carrión R, Martín Del Río M, Miguez J, et al (2003) Influence of cortisol on osmoregulation and energy metabolism in gilthead seabream *Sparus aurata*. *J Exp Zool A Comp Exp Biol* 298A:105–118. <https://doi.org/10.1002/jez.a.10256>

Liang X, Wang J, Gong G, et al (2017) Gluconeogenesis during starvation and refeeding phase is affected by previous dietary carbohydrates levels and a glucose stimuli during early life in Siberian sturgeon (*Acipenser baerii*). *Animal Nutrition* 3:284–294. <https://doi.org/10.1016/j.aninu.2017.06.001>

Liu Y, Yao C, Cui K, et al (2001) Nutritional programming of large yellow croaker (*Larimichthys crocea*) larvae by dietary vegetable oil: effects on growth performance, lipid metabolism and antioxidant capacity †. <https://doi.org/10.1017/S0007114>

Méndez-Marin O, Franyutti AAH, Álvarez-González CA, et al (2012) Histología del ciclo reproductor de hembras del pejelagarto *Atractosteus tropicus* (lepisosteiformes: Lepisosteidae) entabasco, México. *Rev Biol Trop* 60:1857–1871. <https://doi.org/10.15517/rbt.v60i4.2186>

Miller RR, Minckley WL, Norris SM, Schmitter Soto JJ (2009) Peces dulceacuícolas de México, 1ra. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, Mexico D.F.

Mollan MJ, çLelik M (1996) Maltodextrin. In: Brittain HG (ed). Academic Press, pp 307–349

Moon TW (2001) Glucose intolerance in teleost fish: Fact or fiction? *Comparative Biochemistry and Physiology - B Biochemistry and Molecular Biology* 129:243–249. [https://doi.org/10.1016/S1096-4959\(01\)00316-5](https://doi.org/10.1016/S1096-4959(01)00316-5)

Universidad Juárez Autónoma de Tabasco

Naya-Català F, Belenguer A, Montero D, et al (2023) Broodstock nutritional programming differentially affects the hepatic transcriptome and genome-wide DNA methylome of farmed gilthead sea bream (*Sparus aurata*) depending on genetic background. *BMC Genomics* 24: <https://doi.org/10.1186/s12864-023-09759-7>

Panserat S, Capilla E, Gutierrez J, et al (2001a) 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* 128:275–283. [https://doi.org/10.1016/S1096-4959\(00\)00322-5](https://doi.org/10.1016/S1096-4959(00)00322-5)

Panserat S, Plagnes Juan E, Breque J, Kaushik S (2001b) Hepatic phosphoenolpyruvate carboxykinase gene expression is not repressed by dietary carbohydrates in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Journal of Experimental Biology* 204:359–365

Pérez-Jiménez A, Abellán E, Arizcun M, et al (2015) Nutritional and metabolic responses in common dentex (*Dentex dentex*) fed on different types and levels of carbohydrates. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol.* <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2015.02.002>

Petrescu I, Bojan O, Saied M, et al (1979) Determination of phosphoenolpyruvate carboxykinase activity with deoxyguanosine 5'-diphosphate as nucleotide substrate. *Anal Biochem* 96:279–281. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(79\)90582-7](https://doi.org/10.1016/0003-2697(79)90582-7)

Polakof S, Míguez JM, Soengas JL (2008) Dietary carbohydrates induce changes in glucosensing capacity and food intake of rainbow trout. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol* 295: <https://doi.org/10.1152/ajpregu.00176.2008>

Reséndez A, Salvadores M (1983) Contribución al conocimiento de la biología del pejelagarto *Lepisosteus tropicus* (Gill) y la tenguayaca *Petenia splendida* (Günther) del estado de Tabasco. *Biotica* 8:413–426

Rocha F, Dias J, Engrola S, et al (2015) Glucose metabolism and gene expression in juvenile zebrafish (*Danio rerio*) challenged with a high

<p style="writing-mode: vertical-rl; transform: rotate(180deg);">Universidad Juan Pablo II</p>	<p>carbohydrate diet: Effects of an acute glucose stimulus during late embryonic life. <i>British Journal of Nutrition</i> 113:403–413. <a href="https://doi.org/10.1017/S0007114514003869">https://doi.org/10.1017/S0007114514003869</a></p> <p>Rocha F, Dias J, Geurden I, et al (2016a) Dietary glucose stimulus at larval stage modifies the carbohydrate metabolic pathway in gilthead seabream (<i>Sparus aurata</i>) juveniles: An in vivo approach using <sup>14</sup>C-starch. <i>Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol</i> 201:189–199. <a href="https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2016.07.016">https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2016.07.016</a></p> <p>Rocha F, Dias J, Geurden I, et al (2016b) High-glucose feeding of gilthead seabream (<i>Sparus aurata</i>) larvae: Effects on molecular and metabolic pathways. <i>Aquaculture</i> 451:241–253. <a href="https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.09.015">https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.09.015</a></p> <p>Saenz de Rodrigáñez M, Aguilar-Tellez FV, Alarcón-López FJ, et al (2018) Evaluación de alimentos microencapsulados en el cultivo de larvas de pejelagarto (<i>Atractosteus tropicus</i>). <i>Rev Biol Trop</i> 66:1298. <a href="https://doi.org/10.15517/rbt.v66i3.31727">https://doi.org/10.15517/rbt.v66i3.31727</a></p> <p>Sangiao-Alvarellos S, Laiz-Carrión R, Guzmán JM, et al (2003) Acclimation of <i>S. aurata</i> to various salinities alters energy metabolism of osmoregulatory and non-osmoregulatory organs. <i>Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol</i> 285:R897–R907. <a href="https://doi.org/10.1152/ajpregu.00161.2003">https://doi.org/10.1152/ajpregu.00161.2003</a></p> <p>Tranulis MA, Dregni O, Christophersen B, et al (1996) A glucokinase-like enzyme in the liver of Atlantic salmon (<i>Salmo salar</i>). <i>Comparative Biochemistry and Physiology - B Biochemistry and Molecular Biology</i> 114:35–39. <a href="https://doi.org/10.1016/0305-0491(95)02119-1">https://doi.org/10.1016/0305-0491(95)02119-1</a></p> <p>Turkmen S, Zamorano MJ, Fernández-Palacios H, et al (2017) Parental nutritional programming and a reminder during juvenile stage affect growth, lipid metabolism and utilisation in later developmental stages of a marine teleost, the gilthead sea bream (<i>Sparus aurata</i>). <i>British Journal of Nutrition</i> 118:500–512. <a href="https://doi.org/10.1017/S0007114517002434">https://doi.org/10.1017/S0007114517002434</a></p> <p>Vera LM, Metochis C, Taylor JF, et al (2017) Early nutritional programming affects liver transcriptome in diploid and triploid Atlantic salmon, <i>Salmo salar</i>.</p>
--	---

<p style="writing-mode: vertical-rl; transform: rotate(180deg);">Universidad Juárez del Estado de Durango</p>	<p>BMC Genomics 18:1–15.  <a href="https://doi.org/10.1186/s12864-017-4264-7">https://doi.org/10.1186/s12864-017-4264-7</a></p> <p>Wilson RP (1994) Utilization of dietary carbohydrate by fish. Aquaculture 124:67–80.  <a href="https://doi.org/10.1016/0044-8486(94)90363-8">https://doi.org/10.1016/0044-8486(94)90363-8</a></p> <p>Wright JJ, David SR, Near TJ (2012) Gene trees, species trees, and morphology converge on a similar phylogeny of living gars (Actinopterygii: Holostei: Lepisosteidae), an ancient clade of ray-finned fishes. Mol Phylogenet Evol 63:848–856.  <a href="https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.02.033">https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.02.033</a></p> <p>Zambonino-Infante JL, Panserat S, Servili A, et al (2019) Nutritional programming by dietary carbohydrates in European sea bass larvae: Not always what expected at juvenile stage. Aquaculture 501:441–447.  <a href="https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.11.056">https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.11.056</a></p> <p>Zhou P, Wang M, Xie F, et al (2016) Effects of dietary carbohydrate to lipid ratios on growth performance, digestive enzyme and hepatic carbohydrate metabolic enzyme activities of large yellow croaker (<i>Larimichthys crocea</i>). Aquaculture 452:45–51.  <a href="https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.10.010">https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.10.010</a></p> <p>Zhou WH, Wu CC, Limbu SM, et al (2022) More simple more worse: Simple carbohydrate diets cause alterations in glucose and lipid metabolism in Nile tilapia (<i>Oreochromis niloticus</i>). Aquaculture 550: <a href="https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2021.737857">https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2021.737857</a></p> <p>Zhu QS, Wang J, He S, et al (2020) Early leucine programming on protein utilization and mTOR signaling by DNA methylation in zebrafish (<i>Danio rerio</i>). Nutr Metab (Lond) 17: <a href="https://doi.org/10.1186/s12986-020-00487-3">https://doi.org/10.1186/s12986-020-00487-3</a></p>
---	---