

Nota científica

Descripción histológica de la ontogenia larvaria del sistema digestivo y órganos asociados de la acúmara *Algansea lacustris* (Pisces: Cyprinidae) del Lago de Pátzcuaro

Histological description of the larval ontogeny of the digestive system and associated organs of the acúmara *Algansea lacustris* (Pisces: Cyprinidae) from Lake Patzcuaro

Evangelina Cortés-Ortiz*, Juan Antonio Tello-Ballinas*✉, Andrés Arellano-Torres* y Flor Delia Estrada-Navarrete*

Resumen

Los estudios sobre el desarrollo funcional del sistema digestivo y órganos asociados, especialmente durante el cambio de la alimentación endógena a la exógena, son de gran importancia para el éxito en el cultivo de especies nativas con potencial acuícola. Estos estudios permiten identificar las estructuras que se van desarrollando, establecer el estatus de integridad estructural, la funcionalidad de los órganos y la capacidad alimenticia durante la etapa larvaria. El presente trabajo describe el desarrollo ontogénico del sistema digestivo de *Algansea lacustris* del día cero hasta el día nueve de post-eclosión (DPE), con las estructuras asociadas mediante el procesamiento histológico. Las larvas de *A. lacustris* eclosionan con un sistema digestivo indiferenciado que presenta un cambio importante al día tres DPE, lo que coincide con la funcionalidad de la vejiga natatoria, en comparación con el de varias especies de peces de agua dulce que al momento de la eclosión presentan un sistema digestivo desarrollado. Esto indica que *A. lacustris* está preparado hasta el día tres para iniciar la alimentación exógena.

Palabras clave: Agástrico, ontogenia, etapa larvaria, histología.

Abstract

Studies on the functional development of the digestive system and associated organs, especially during the change from endogenous to exogenous feeding, are of great importance for the success in the cultivation of native species with aquaculture potential. These studies identify the structures that are developing, establish the state of their structural integrity, the functionality of the organs and the feeding capacity in the larval stage. The present study describes the ontogenetic development of the digestive system of *Algansea lacustris* from day zero to day nine of post-hatching with structures related to histological processing. The characteristics of this species hatch with an undifferentiated digestive system that presents an important change on day three post-hatching of which coincides with the functionality of the swim bladder, compared to several species of fresh water fish, which at the hatching time present a developed digestive system. This indicates that *A. lacustris* are ready until day three to start exogenous feeding.

Key words: Agástric, ontogeny, larval stage, histology.

Introducción

El Lago de Pátzcuaro, Michoacán, tiene importancia biológico-pesquera debido a que es el hábitat de varias especies nativas y endémicas de

* Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura, Centro Regional de Investigación Acuícola y Pesquera-Pátzcuaro; Calzada de Ibarra 28, Col. Ibarra, Pátzcuaro, Michoacán, México. CP 61609. ✉ Responsable de la correspondencia: juan.tello@inapesca.gob.mx

valor social, económica y cultural. Entre las especies ícticas nativas destaca el cipriniforme de nombre común acúmara (*Algansea lacustris* Therese von Bayern y Steindachner 1895) (Fig. 1), cuyas poblaciones en la actualidad se encuentran seriamente reducidas como consecuencia de la sobrepesca y la contaminación, entre otros factores; sin embargo, debido a su valor nutricional y a su importancia económica (USD \$10 por kg en el mercado local), es considerada como una de las especies con alto potencial para la acuicultura.



Fig.1. Acúmara (*Algansea lacustris*) (foto INAPESCA).

El Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura (INAPESCA), a través del laboratorio de Acuicultura del Centro Regional de Investigación Acuícola y Pesquera en Pátzcuaro (CRIAP-Pátzcuaro), en el año 2015 retomó las investigaciones relacionadas con esta especie, y logró un importante progreso en la biotecnología de su cultivo; sin embargo, se requiere conocer también aspectos de su biología que describan el desarrollo ontogénico de sus larvas y, en especial, de la evolución de su sistema digestivo (Blaxter 1969, Balon 1979).

De forma general, durante la etapa larvaria los peces se alimentan de las reservas vitelinas (alimentación endógena o lecitotrofia), pero a medida que ocurren los cambios en el sistema digestivo, los organismos se van preparando para la fase de alimentación exógena. El periodo de transición entre la alimentación endógena y la exógena es crítico (Makrakis *et al.* 2005). Por tal razón, es importante el conocimiento del desarrollo del sistema digestivo, ya que a pesar de las similitudes micro-anatómicas básicas, existen diferencias importantes en las características macroscópicas y microscópicas entre las diferentes especies de peces (Yúfera y Darias 2007).

El presente trabajo describe el desarrollo del tracto digestivo, las estructuras asociadas (hígado, páncreas y vesícula biliar) y el sistema visual, durante la ontogenia larvaria temprana de

A. lacustris, a través de estudios histológicos. Asimismo permite identificar el momento del inicio de la alimentación exógena en las larvas, obtener información que contribuya al conocimiento del proceso de maduración del sistema digestivo de estos organismos agástricos, identificar las estructuras que se van desarrollando, establecer el estatus de su integridad estructural, la funcionalidad de los órganos y la capacidad alimenticia del organismo (Zambonino *et al.* 2008).

Materiales y métodos

El material biológico utilizado se obtuvo del laboratorio de Acuicultura del CRIAP-Pátzcuaro del INAPESCA. Se recolectaron ovocitos de *A. lacustris* directamente de estanques destinados a la reproducción, de geomembrana con un diámetro de 3 m. Los ovocitos recolectados se lavaron con agua salina a razón de 5 g/l, se incubaron a temperatura de 20 ± 2 °C, en un sistema de jarras tipo McDonald con flujo continuo; después de la eclosión se mantuvieron en un contenedor de 300 l. Para la alimentación larvaria se ofreció rotífero *Brachionus plicatilis*, *ad libitum*, dos veces al día. Los muestreos se realizaron post-eclosión hasta el noveno día posterior a la eclosión (DPE), tomando diez organismos diariamente. Dichas larvas se anestesiaron con hielo y posteriormente se fijaron completas mediante la adición de 5 a 10 volúmenes de Solución de Bouin (formaldehído, ácido acético y ácido pícrico), por 24 horas a 4 °C. Las muestras se procesaron de la siguiente manera: 1) deshidratación de tejidos en alcoholes de concentración creciente de 70% a 100%, 2) inclusión en parafina, 3) corte al micrótopo de 5 micras y 4) montaje y tinción con Hematoxilina-Eosina (Luna 1968, Humason 1979, Howard y Smith 1983). Para realizar la descripción del desarrollo del sistema digestivo, se analizaron cortes seriados de tres larvas de cada día, durante 10 días, de 0 a 9 días post-eclosión (DPE) con un total de 30 preparaciones y cortes histológicos. La caracterización cualitativa de los distintos órganos del sistema digestivo de las larvas se realizó con la ayuda de un microscopio óptico (Olympus SZ61) con los objetivos de 10, 40 y 60x. Las fotografías fueron tomadas con una cámara Leica DFC295 y el programa LAS 4.5.

Resultados

En el plano morfológico general, las larvas de esta especie eclosionan rectas, presentan ojos pigmentados y desarrollados compuestos por células diferenciadas en disposición concéntrica, con estratificación evidente en etapa del desarrollo. Del primer al tercer DPE (Fig. 2) se observó un avance notable en el desarrollo visual del organismo, como algunos cambios de diferenciación en los estratos celulares de la retina, que originaron cinco capas y es posible identificarlas, aspecto importante para la captura de alimento cuando éstas pasen a la fase de alimentación exógena. Al momento de la eclosión las larvas de acúmara presentan un esbozo de tracto digestivo, lineal con células indiferenciadas que descansa dorsalmente sobre el saco vitelino, que está cerrado completamente al exterior (boca y ano). Durante este periodo, la larva presentó cambios significativos en la maduración de órganos involucrados en la digestión del alimento, como esófago e intestino.

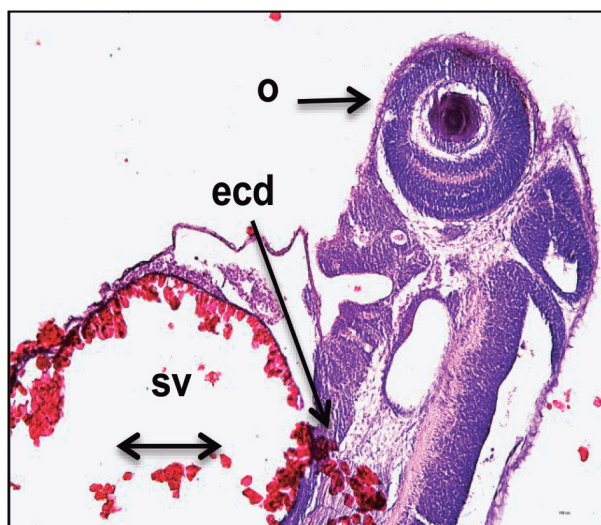


Fig. 2. Corte longitudinal de larvas de acúmara *Algansea lacustris*. Primer día posterior a la eclosión (10X). o: ojo (compuesto por células diferenciadas en disposición concéntrica); ecd: esbozo de canal digestivo; sv: saco vitelino. Tinción hematoxilina-eosina.

En el tercer DPE se distingue la apertura del tubo digestivo, lo que coincide con la funcionalidad de la vejiga natatoria y aún se observa el saco vitelino. En cuanto a las características anatómicas, el tracto digestivo está formado por la cavidad oral, la faringe, el esófago y el intesti-

no. La cavidad oral revestida por epitelio plano pseudoestratificado que continúa en dos válvulas orales, la mandibular y la maxilar, que controlan la entrada de agua y alimento al canal alimentario; en esta etapa no se observan aún estructuras asociadas, tales como dientes, papilas gustativas o células caliciformes. La faringe está revestida por un epitelio plano simple, seguido de una capa de células de tejido conectivo laxo areolar y una capa de músculo circular. Se distinguen algunos cartílagos mandibulares y branquiales en desarrollo. El esófago comunica la cavidad bucofaringea con el intestino anterior y está abierto. Histológicamente, a esta edad es corto y estrecho, está diferenciado en dos regiones: en la anterior está recubierto por una capa pseudoestratificada de células cúbicas ciliadas intercaladas con células caliciformes, y en la región posterior se observa epitelio de células cilíndricas. El canal alimentario se presenta como un tubo recto sencillo, la mucosa intestinal está revestida por un epitelio simple formado por células columnares (enterocitos) con citoplasma acidófilo y núcleos basófilos alineados y adyacentes a la membrana basal; no posee estómago ni ciegos pilóricos (Fig. 3a).

Las glándulas accesorias del sistema digestivo son el hígado, el páncreas y la vesícula biliar. El hígado es uno de los primeros órganos en desarrollarse, al estar involucrado en la reabsorción de las reservas vitelinas. En las larvas recién eclosionadas, el hígado se observa bien diferenciado y distribuido lateralmente en la región anterodorsal de la cavidad celómica. El páncreas exocrino (el tejido que se encarga de la síntesis de enzimas digestivas) y endocrino (el encargado de la síntesis de hormonas, como la insulina y el glucagón) se presentan en el día tres como un pequeño grupo de células compactadas a un lado del hígado, en posición dorsal con respecto al intestino anterior y a lo largo del intestino. Se observó en tiempos similares el desarrollo de la vejiga natatoria y el corazón (Fig. 3b).

Durante el cuarto y el quinto DPE ocurrió la reabsorción del saco vitelino, observándose cambios importantes en el sistema digestivo de las larvas. De los organismos, 100% tenía la boca abierta (Fig 4a) y funcional; se observaron partículas ingeridas de las dietas ofrecidas, como se muestra en la figura 4b. El lumen intestinal es



Fig. 3. Corte longitudinal de larvas de acúmara *Algansea lacustris*: a) Tercer día posterior a la eclosión (4X); b) Esófago, epitelio estratificado intercalado con células calciformes 10X. e: esófago, i: intestino, sv: saco vitelino, cc: células calciformes. Tinción hematoxilina-eosina.

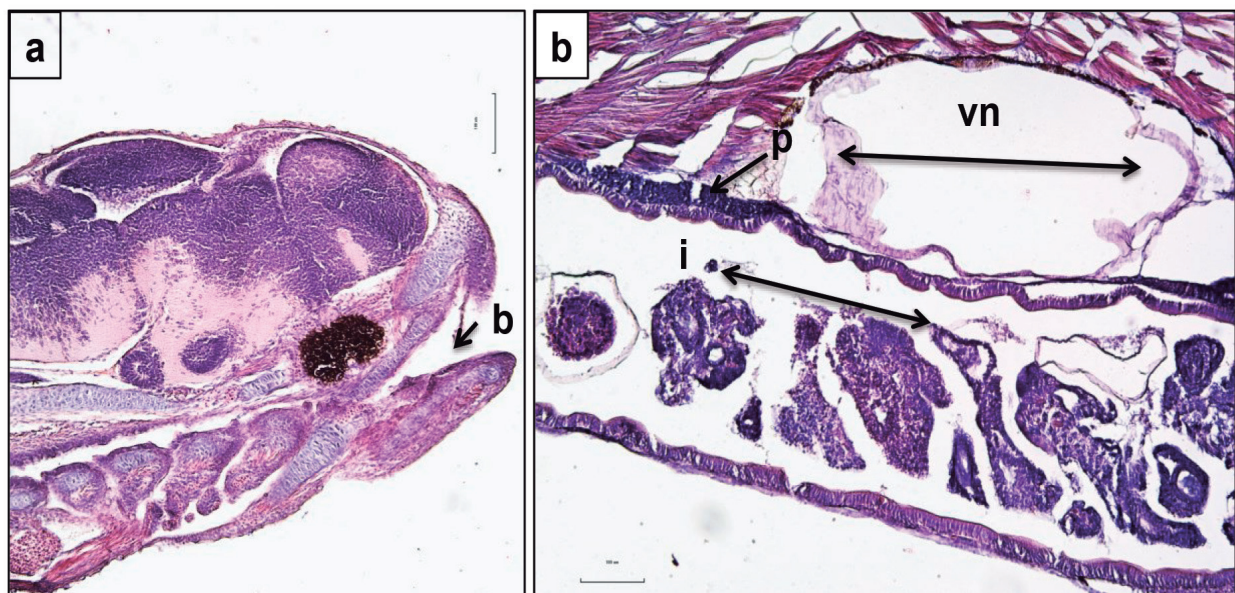


Fig. 4. Corte longitudinal de larvas de acúmara *Algansea lacustris*. Quinto día posterior a) se observa el canal digestivo abierto que inicia en la boca, b) el intestino y rodeando una parte del intestino se observa el páncreas. (10X) i: intestino con presencia de alimento, p: páncreas, vn: vejiga natatoria, b: boca. Tinción hematoxilina-eosina.

visible, amplio, con vellosidades (pliegues intestinales en la superficie luminal) poco pronunciadas, formado por una línea de células epiteliales; este epitelio da hacia la luz del tubo digestivo y se distingue con claridad un borde estriado de células ciliadas que presenta proyecciones del ápice celular, llamadas microvellosidades o borde de cepillo, con núcleos basales definidos y vacuolas supra-nucleares en desarrollo. Asimismo, fueron

visibles las células basófilas del páncreas exocrino; el hígado incrementa en longitud y aumenta también la presencia de vacuolas abundantes en glucógeno y sinusoides hepáticos (Fig. 4b).

En el sexto y el séptimo DPE, la región anterior del esófago se distingue por presentar muchas más células calciformes, mientras que la región posterior presenta pliegues longitudinales y su función, además de protección de la mucosa

y auxiliar al paso de los alimentos, está posiblemente relacionada con la digestión agástrica. El hígado continuó desarrollándose e incrementando su tamaño; los hepatocitos se observan organizados en forma de sinusoides y muestran un prominente núcleo central. Las células del páncreas exocrino (células piramidales) forman acinos y muestran un citoplasma con gránulos de zimógeno fuertemente acidofílicos (Calzada-Bosh 1996, Hachero-Cruzado *et al.* 2009). Posteriormente, el páncreas exocrino incrementa en longitud y está rodeado de diferentes estructuras en la cavidad visceral (Fig. 5).



Fig. 5. Corte longitudinal de larvas de acúmara *Algansea lacustris*. Sexto día posterior donde se observa el intestino formado por una capa sencilla de células y el hígado a un costado (10X), df: dientes faríngeos, e: esófago que presenta células caliciformes intercaladas con epitelio estratificado, h: hígado con presencia de vacuolas abundantes en glucógeno formando sinusoides hepáticos, c: corazón. i: intestino con presencia de alimento, p: páncreas, vn: vejiga natatoria. Tinción hematoxilina-eosina.

En el octavo y el noveno DPE se observó el aumento de pliegues en la mucosa intestinal, observándose claramente, como una sombra basófila, vellosidades prominentes y microvellosidades; comenzó la dentición, el esófago está más alargado y con pliegues y hay un aumento en número y tamaño de las células caliciformes de la mucosa esofágica, así como el crecimiento del hígado, el páncreas y el intestino (Fig. 6).

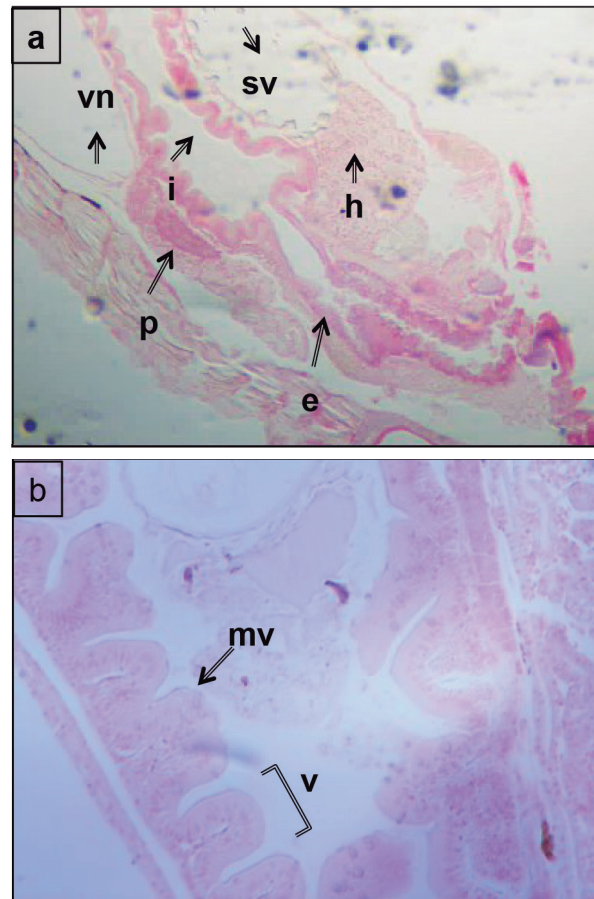


Fig. 6. Corte longitudinal de larvas de acúmara *Algansea lacustris* del lumen intestinal que es visible, amplio, con vellosidades y microvellosidades a-b) Noveno día posterior donde se observa el canal digestivo y órganos accesorios hígado y páncreas. (4X, 10X). e: esófago que presenta células caliciformes intercaladas con epitelio estratificado, p: páncreas, h: hígado con presencia de vacuolas abundantes en glucógeno formando sinusoides hepáticos. i: intestino con presencia de alimento, sv: saco vitelino, vn: vejiga natatoria. v: vellosidades (pliegues en la mucosa intestinal prominentes), mv: microvellosidades que se observan como una ligera sombra basófila sobre el epitelio de los enterocitos. Tinción hematoxilina-eosina.

Discusión

En las investigaciones emprendidas sobre el desarrollo larvario de peces, se han realizado observaciones principalmente de la ontogenia temprana y de la histomorfología (Cousin *et al.* 1987, Moyano *et al.* 1996, Vázquez-Juárez *et al.* 1997). El presente trabajo permite conocer un patrón de desarrollo morfológico en específico

para esta especie, de acuerdo con la descripción de los sistemas digestivo y visual observados.

Las larvas de *A. lacustris*, al eclosionar, presentan un tracto digestivo recto situado en la parte dorsal del saco de vitelo. El epitelio digestivo no está diferenciado y consta de una sola capa de células cerrada al exterior (boca y ano), que se presenta de forma similar en otros peces, como el bagre amarillo *Pelteobagrus fulvidraco* (Yang *et al.* 2010), el halibut o lenguado *Paralichthys californicus* (Gisbert *et al.* 2004) y el dentón común *Dentex dentex* (Santamaría *et al.* 2004).

En el sistema digestivo de *A. lacustris* se observó que el desarrollo presenta un periodo larvario, es decir, están poco desarrollados en el momento de la eclosión, y durante esta fase temprana se llevan a cabo procesos complejos y altamente dinámicos de diferenciación de órganos, morfogénesis y crecimiento (Boiani *et al.* 2003, Civera-Cerecedo *et al.* 2004). Tales cambios están dirigidos a lograr exitosamente la transición de una alimentación endógena a exógena, para lo que cuentan con su reserva vitelina como fuente de energía.

El sistema digestivo de las diferentes especies de teleósteos varía en cuanto a su morfología y su estructura, y también está relacionado con su taxonomía y sus distintos hábitos alimenticios (Al-Abdulhadi 2005, Sang-Woo *et al.* 2016, Bočina *et al.* 2017). En la mayoría de los teleósteos, el sistema digestivo se compone de una cavidad oral, esófago, estómago, intestino, recto y ano, así como también de glándulas asociadas, hígado y páncreas (Logothetis *et al.* 2001, Nazlić *et al.* 2014, Bočina *et al.* 2017), y otro grupo menor es el de los peces agástricos que se definen de forma general por la ausencia de un estómago a lo largo de toda su vida. En este grupo están peces teleósteos de diferentes linajes, incluidas algunas familias, como la de los Cyprinidae, Labridae y Gobiidae (Barton 2007).

Sin embargo, la ausencia de estómago no parece imponer restricciones dietéticas, ya que su sistema digestivo presenta adaptaciones anatómicas y funcionales que los capacita para digerir los diferentes tipos de alimento (Horn *et al.* 2006).

En el caso de *A. lacustris* se observó la ausencia de estómago, al igual que se ha reportado para especies de familias como Atherinidae, Blenniidae, Callionymidae, Cobitidae, Cyprinidae, Cypr-

nodontidae, Gobiidae, Labridae, Mugilidae, Poeciliidae, Scaridae y Syngnathidae (Sang-Woo *et al.* 2016), siendo lo más común durante su desarrollo larvario el incremento de la longitud del intestino, por lo que *A. lacustris* entra en el grupo de especies agástricas.

El patrón de desarrollo del sistema digestivo de larvas de *A. lacustris* resultó análogo al reportado para otras especies de peces sin estómago ya mencionadas; sin embargo, varía el tiempo en el que ocurren los diferentes eventos y la duración de las distintas etapas de desarrollo. Las transformaciones morfológicas responden a relojes internos de desarrollo y a adaptaciones funcionales por factores ambientales, tales como la temperatura y la disponibilidad de alimento (Liem y Keenleyside 1991). La temperatura determina el metabolismo larval, las tasas de crecimiento y el desarrollo de los órganos, así como también la relación entre el estadio de desarrollo y la longitud de los ejemplares (Strüssmann 1995).

En el caso de *A. lacustris*, la incubación de los huevos y el cultivo de las larvas sucedieron a una temperatura de 20 ± 2 °C, que está dentro del intervalo registrado en su hábitat natural (14-24 °C), esto reflejó que tanto la secuencia de los cambios anatómicos como la temporalidad fueron similares a las de *Sparus aurata* cultivado a una temperatura de 19 °C (Moyano *et al.* 1996), si se toma en cuenta que para *A. lacustris* aún falta determinar la actividad de las enzimas digestivas. La capacidad de los embriones para desarrollarse en su etapa ontogénica depende en gran medida de la calidad de las reservas vitelinas, que son diferentes en cada especie y varían en función de la edad, el peso y la dieta de los reproductores (Heming y Buddington 1988, Bromage y Roberts 1995). A pesar de las diferencias cualitativas y cuantitativas de estas reservas, puede observarse un patrón similar de consumo y utilización en especies agástricas, lo que sugiere que se trata de un proceso genéticamente programado (Kamler 2005, Faulk y Holt 2005). En *A. lacustris*, el vitelo se consume por completo al cuarto DPE, al igual que en *Chirostoma riojai* (Solórzano y López 1966); mientras que en *Chirostoma humboldtiamum* (Valenciennes 1835) se consumen entre el cuarto y el quinto DPE a 20 °C (Hernández-Rubio 2006) y en *Chirostoma estor estor* (Jordan 1879) entre el

tercer y el cuarto DPE (Martínez-Palacios *et al.* 2004), esta respuesta indica que a los cuatro DPE, en promedio, el organismo inicia la transición de la alimentación endógena a exógena.

Estudios histológicos (*com. pers.* Chávez-Sánchez 2014¹) en especies *agástricas*, como los pejerreyes de la familia Atherinidae, reportan un sistema digestivo diferenciado desde el día de eclosión y totalmente desarrollada anatómica y funcionalmente al séptimo DPE. En el caso de *A. lacustris*, el día de la eclosión presenta un tracto digestivo completamente cerrado y glándulas asociadas (páncreas e hígado) están presentes, pero no se observan funcionales, por lo que necesitan diferenciarse y continuar su desarrollo, así que los días subsiguientes se distinguen porque ocurre una diferenciación morfo-fisiológica de los sistemas digestivo y visual, aumento en tamaño y número de células de los órganos accesorios, aparición de papilas gustativas y células caliciformes. Al tercer DPE por primera vez se encuentran residuos de alimento, lo que coincide con la funcionalidad de la vejiga natatoria y la diferenciación clara de los estratos del sistema visual. Esto sugiere que en este momento logran completar la organización mínima funcional para la captura y el inicio de una alimentación exógena, y no es sino hasta el octavo DPE que el sistema digestivo y los órganos accesorios se encuentran diferenciados y funcionales.

Conclusiones

La información generada en este trabajo permite establecer similitudes y diferencias de las larvas de acúmara *A. lacustris* durante los primeros nueve DPE en comparación con larvas de peces agástricos, tanto de ambientes dulceacuícolas como marinos, que se cultivan a diferentes escalas. El grado de diferenciación celular, la presencia de estructuras en el tracto digestivo y el sistema visual de las larvas de *A. lacustris* son comparables con los de otros peces, en los que se ha logrado la producción exitosa de crías. La posibilidad de que el componente faltante para efectuar la tran-

sición a una alimentación exógena sea uno o varios tipos de presa como alimento vivo (de acuerdo con el tamaño de la boca), donde sea factible que el grado de actividad enzimática presente en el momento de iniciar su consumo realice satisfactoriamente la digestión y la absorción de sus componentes. Definitivamente, gran parte de la información necesaria sobre organogénesis, morfología y funcionalidad de las estructuras presentes hasta este punto aún requiere ser establecida. Los resultados presentados dan la pauta para continuar con la búsqueda de las condiciones requeridas para el cultivo de larvas, en particular encontrar el tiempo de primera alimentación y el alimento adecuado; la siguiente meta es establecer el grado de actividad enzimática durante este periodo de tiempo y poder, en el corto plazo, lograr avances significativos encaminados a lograr el cultivo larvario de esta especie de interés económico, social y cultural.

Literatura citada

- Al-Abdulhadi HA. 2005. Some comparative histological studies on alimentary tract of tilapia fish (*Tilapia spilurus*) and sea bream (*Mylio curvieri*). *Egyptian Journal of Aquatic Research* 31(1): 387-397.
- Balon EK. 1979. The theory of saltation and its application to the ontogeny of fishes: steps and thresholds. *Environmental Biology of Fishes* 4: 97-101. DOI: 10.1007/BF00005446
- Barton M. 2007. *Bond's biology of fish*. 3rd ed. Thomson, Belmont, CA. pp: 395-396.
- Blaxter JHS. 1969. Development: eggs and larvae. In: WS Hoar, DJ Randall, JR Brett (eds.). *Fish physiology*. Academic Press. EE. UU. III: 177-252. DOI: 10.1002/iroh.19710560141
- Boiani L, M Bessonart, N Berois, M Salhi. 2003. Desarrollo morfológico e histología del digestivo de larvas de bagre negro, *Rhamdia quelen* (Pisces, Pimelodidae). *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay* 14: 17-28.
- Bočina I, Ž Šantić, I Restović, S Topić. 2017. Histology of the digestive system of the garfish *Belone belone* (Teleostei: Belonidae). *The European Zoological Journal* 84(1): 89-95. DOI: 10.1080/11250003.2016.1276977
- Bromage N, R Roberts. 1995. *Broodstock management and egg and larval quality*. Blackwell Science, Oxford, UK. 436p.

1. Dra. Ma. Cristina Chávez Sánchez, Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo, A.C. / Unidad Mazatlán en Acuicultura y Manejo Ambiental, 13 de enero de 2014.

- Calzada-Bosh A. 1996. Desarrollo postembrionario del intestino y órganos asociados de la dorada, *Sparus aurata* L., en cultivo. Estudio histológico y ultraestructural. Tesis doctoral. Universidad de Cádiz. España. 258p.
- Civera-Cerecedo R, CA Álvarez-González, FJ Moyano-López. 2004. Nutrición y alimentación de larvas de peces marinos. En: LE Cruz-Suárez, D Ricque-Marie, MG Nieto-López, D Villarreal, U Scholz, M González (eds.). Avances en nutrición acuícola. *Memorias del VII Simposium Internacional de Nutrición Acuícola*. Hermosillo, Sonora, del 16 al 19 de noviembre de 2004, pp: 8-94.
- Cousin JCB, F Baudin-Laurencin, J Gabaudan. 1987. Ontogeny of enzymatic activities in fed and fasting turbot, *Scophthalmus maximus* L. *Journal of Fish Biology* 30(1): 15-33. DOI: 10.1111/j.1095-8649.1987.tb05728.x
- Faulk CK, GJ Holt. 2005. Advances in rearing cobia *Rachycentron canadum* larvae in recirculating aquaculture systems: Live prey enrichment and greenwater culture. *Aquaculture* 249(1-4): 231-243. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2005.03.033
- Gisbert E, RH Piedrahita, DE Conklin. 2004. Ontogenetic development of digestive system in California halibut (*Paralichthys californicus*) with notes on feeding practices. *Aquaculture* 232(1-4): 455-470. DOI: 10.1016/s0044-8486(03)00457-5
- Hachero-Cruzado I, JB Ortiz-Delgado, B Borrega, M Herrera, JI Navas, C Sarasquete. 2009. Larval organogenesis of flatfish brill *Scophthalmus rhombus* L: Histological and histochemical aspects. *Aquaculture* 286: 138-149. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2008.09.039
- Heming TA, RK Buddington. 1988. Yolk absorption in embryonic and larval fishes. In: Hoar WS, DJ Randall (eds.). *Fish Physiology*. Academic Press. London. IIA: 407-446.
- Hernández-Rubio MC, G Figueroa-Lucero, IA Barriga-Sosa, JL Arredondo-Figueroa, T Castro-Barrera. 2006. Early development of the shortfin silverside *Chirostoma humboldtianum* (Valenciennes, 1835) (Atheriniformes: Atherinopsidae). *Aquaculture* 261: 1440-1446. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2006.08.48
- Horn MH, AK Gawlicka, DP German, EA Logothetis, JW Cavanagh, KS Boyle. 2006. Structure and function of the stomachless digestive system in three related species of New World silverside fishes (Atherinopsidae) representing herbivory, omnivory, and carnivory. *Marine Biology* 149(5): 1237-1245. DOI: 10.1007/s00227-006-0281-9
- Howard DW, CS Smith. 1983. Histological techniques for marine bivalve mollusks. *NOAA Technical Memorandum* MNFS-F/NEC-25. 64p.
- Humason L. 1979. *Animal tissue techniques*. WH Freeman & Co. San Francisco, EEUU. 661p.
- Kamler E. 2005. Parent-egg-progeny relationships in teleost fishes: an energetic perspective. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 15(4): 399-421. DOI: 10.1007/s11160-006-0002-y
- Liem KF, MH Keenleyside. 1991. *Functional morphology*. Chapman & Hall. Canada. pp: 129-150.
- Luna LG (ed.). 1968. *Manual of histologic staining methods of the Armed Forces Institute of Pathology*. McGraw-Hill Book Company, Nueva York. 258p.
- Logothetis EA, MH Horn, KA Dickson. 2001. Gut morphology and function in *Atherinops affinis* (Teleostei: Atherinopsidae), a stomachless omnivore feeding on macroalgae. *Journal of Fish Biology* 59(5): 1298-1312. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2001.tb00193.x
- Makrakis MC, K Nakatani, A Bialetzki, PV Sanchez, G Baumgartner, LC Gomes. 2005. Ontogenetic shifts in digestive tract morphology and diet of fish larvae of the Itaipu Reservoir, Brazil. *Environmental Biology of Fishes* 72: 99-107. DOI: 10.1007/s10641-004-6596-9
- Martínez-Palacios CA, J Comas Morte, JA Tello-Ballinas, M Toledo-Cuevas, LG Ross. 2004. The effects of saline environments on survival and growth of eggs and larvae of *Chirostoma estor estor* Jordan 1879 (Pisces: Atherinidae). *Aquaculture* 238(1-4): 509-522. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2003.10.032
- Moyano FJ, M Díaz, FJ Alarcón, MC Sarasquete. 1996. Characterization of digestive enzyme activity during larval development of gilthead seabream (*Sparus aurata*). *Fish Physiology and Biochemistry* 15: 121-130. DOI: 10.1007/BF01875591
- Nazlić M, A Paladin, I Bočina. 2014. Histology of the digestive system of the black scorpionfish *Scorpaena porcus* L. *Acta Adriatica: International Journal of Marine Sciences* 55(1): 65-74.
- Sang-Woo H, K Shin-Kwon, K Dae-Jung, L Bae-Ik, P Su-Jin, H Hyung-Gyu, J Je-Cheon, M Jeong-In, L Chi-Hoon, L Young-Don. 2016. Digestive physiological characteristics of the Gobiidae. Characteristics of CCK-producing 71 cells and mucus-secreting goblet cells of stomach fish and stomachless fish. *Development & Reproduction* 20(3): 207-217. DOI: 10.12717/DR.2016.20.3.207
- Santamaría CA, M Marín de Mateo, R Traveset, R Sala, A Grau, E Pastor, C Sarasquete, S Crespo.

2004. Larval organogenesis in common dentex *Dentex dentex* L. (Sparidae): histological and histochemical aspects. *Aquaculture* 237(1-4): 207-228. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2004.03.020
- Strüssmann AC. 1995. Digestive system. In: F Takashima, T Hibiya (eds.). *An Atlas of Fish Histology*. Kodansha Limited. EE. UU. pp: 88-112.
- Vázquez-Juárez R, T Andlid, L Gustafsson. 1997. Adhesion of yeast isolated from fish gut to crude intestinal mucus of rainbow trout *Salmo gairdneri*. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* 6(1): 64-71.
- Yang J, B Benyamin, BP McEvoy, S Gordon, AK Henders, DR Nyholt, PA Madden, AC Heath, NG Martin, GW Montgomery, ME Goddard, PM Visscher. 2010. Common SNPs explain a large proportion of the heritability for human height. *Nature Genetics* 42: 565-569. DOI: 10.1038/ng.608
- Yúfera M, MJ Darias. 2007. The onset of exogenous feeding in marine fish larvae. *Aquaculture* 268(1-4): 53-63. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2007.04.050
- Zambonino IJL, E Gisbert, C Sarasquete, I Navarro, J Gutiérrez, CL Cahu. 2008. Ontogeny and physiology of the digestive system of marine fish larvae. In: JEP Cyrino, D Bureau, BG Kapoor (eds.). *Feeding and digestive functions of fish*. CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca Raton FL, EE. UU. pp: 281-348.

Recibido: 17 abril de 2019

Aceptado: 20 de abril de 2020