

ORGANOGENESIS DURANTE EL PERIODO LARVAL EN PECES

Zavala-Leal, I., S. Dumas-Lapage & R. Peña-Martínez

Unidad Piloto de Maricultivos, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Av. IPN, s/n, Col. Playa Palo de Santa Rita, 23096, La Paz B.C.S. email: sdumas@ipn.mx

RESUMEN. La presencia de un periodo larval caracteriza a los peces con ontogenia indirecta. Este periodo de desarrollo implica una serie de transformaciones encaminadas a la adquisición de las características biológicas y ecológicas propias de la especie; y en muchos casos culmina con cambios de distribución y hábitos alimenticios. El periodo larval incluye cuatro estadios de desarrollo: larva vitelina, larva pre-flexión, larva flexión y larva post-flexión. Cada estadio de desarrollo presenta características asociadas a cambios en las diferentes prioridades durante el crecimiento. De esta forma, durante los estadios de larva vitelina y larva pre-flexión, la prioridad es incrementar las posibilidades de supervivencia a través de enfatizar la capacidad alimenticia y de evasión de depredadores, lo cual se ve reflejado en una mayor diferenciación de estructuras asociadas a estas funciones. La larva flexión se caracteriza por presentar un mayor grado de funcionalidad de los órganos y estructuras desarrolladas anteriormente. Finalmente, durante el estadio de larva post-flexión se presentan los cambios más agudos con respecto a la funcionalidad de los órganos ya desarrollados. En el presente trabajo se realiza la descripción del desarrollo de estos órganos para cada uno de los estadios de desarrollo larval, haciendo referencia en las diferencias y semejanzas entre distintas especies de importancia comercial.

Palabras clave: Desarrollo ontogénico, ontogenia indirecta, periodo larval, teleosteos, organogénesis.

Organogenesis during the larval period in fishes

ABSTRACT. The presence of a larval period is characteristic of fishes with an indirect ontogeny. Many transformations involved in this period lead to the acquisition of biological and ecological characteristics of each species, that culminate in changes in distribution and feeding habits. Larval period includes four developmental stages: viteline larvae, pre-flexion larvae, flexion larvae and post-flexion larvae. Each developmental stage showed inherent characteristics associated with changes in priorities during growth. During the viteline larvae and pre-flexion larval stages, priority is about increasing the survival possibility through an increase in the capacity of feeding and escaping predators which is reflected in the development of structures involved in these activities. The flexion larva is characterized by a greater degree of functionality of organs and structures previously developed. Finally, the post-flexion larvae show the most drastical changes in the functionality of developed organs. In this work, we present a description of the development of these organs, taking into account differences and similarities between species.

Keywords: Ontogenic development, indirect ontogeny, larval period, teleosts, organogenesis

Zavala-Leal, I., S. Dumas-Lapage & R. Peña-Martínez. 2011. Organogénesis durante el periodo larval en peces. *CICIMAR Oceánides*, 26(2): 19-30.

INTRODUCCIÓN

El desarrollo ontogénico de los peces se clasifica en tres tipos. La ontogenia indirecta; caracterizada por presentar cinco periodos de desarrollo, 1) embrionario, 2) larvario, 3) juvenil, 4) adulto, y 5) senectud; la ontogenia intermedia y la ontogenia directa. Esta última se caracteriza por carecer de un periodo larvario, pasando directamente a un periodo juvenil (Bailon, 1984). Estas diferencias implican que los peces de ontogenia directa o intermedia, al momento de la eclosión, presentan un grado de desarrollo morfológico y funcional avanzado e incluso similar al observado durante el periodo juvenil (Kendall *et al.*, 1984). Por su parte, los peces que presentan ontogenia indirecta, están poco desarrollados al momento de la eclosión y llevan a cabo procesos complejos y altamente dinámicos de diferenciación de órganos, morfogénesis y crecimiento, dirigidos a pasar de

una alimentación endógena a una alimentación exógena; para lo cual cuentan con las reservas vitelinas (saco de vitelo y glóbulo de aceite) como única fuente de energía y compuestos nutricionales (Sala *et al.*, 2005).

Las larvas de peces son los vertebrados de vida libre de menor tamaño que existen y desde el momento de la eclosión, están sujetas a presiones ambientales como la depredación y la inanición, las cuáles han sido sugeridas como las principales causas que regulan la supervivencia durante los primeros días de vida (Bailey & Houde, 1989). Ante esta situación, se ha sugerido que existen prioridades de desarrollo durante el periodo larvario (Osse & van den Boogaart, 1995), encaminadas a incrementar la supervivencia larval a través de un patrón general de diferenciación de órganos y sistemas para contrarrestar el efecto de dichos factores. Por ejemplo, es común observar al

inicio del desarrollo, la aparición de estructuras anatómicas que les permita llevar a cabo con éxito la localización de la presa, la captura e ingesta, la digestión y absorción del alimento; así como la presencia de vías sensoriales que permiten detectar la presencia de depredadores (Eckert *et al.*, 1990). No obstante, el tiempo de desarrollo de estos órganos y su funcionalidad es afectado por la historia de vida de la especie y por factores bióticos y abióticos durante los primeros estadios de vida (Hachero-Cruzado *et al.*, 2009). Un mejor entendimiento de los procesos de diferenciación y de cómo se conjugan para favorecer diferentes funciones durante el periodo larval aportará elementos que permitan entender las diferentes adaptaciones de los peces para incrementar la supervivencia durante el periodo larval.

La mayor parte de la literatura disponible sobre la organogénesis en larvas de peces está enfocada a especies de importancia comercial, tanto pesquero como acuícola, por lo que este trabajo se basó en este grupo de peces para presentar la descripción del desarrollo de las estructuras involucradas en las principales funciones como la alimentación, detección de depredadores y la respiración en cada estadio de desarrollo, haciendo referencia a diferencias y semejanzas entre distintas especies de ontogenia indirecta (Tabla 1). En ese sentido, la nomenclatura de los estadios de desarrollo que se empleará en este trabajo es la propuesta por Balon (1984) para definir los intervalos mayores como lo es el periodo larval. Adicionalmente, para hacer referencia al periodo larval, se hace alusión al estadio de transición (larva vitelina) y las subdivisiones (larva pre-flexión, flexión y post-flexión) propuestas por Kendall *et al.* (1984), las cuales representan mejor la estructura en la presente revisión, y son las más utilizadas en las últimas décadas por diferentes autores (Butler *et al.*, 1982; Koumoundouros *et al.*, 1999; Kurtz & Matsuura, 2001; Varsamos *et al.*, 2001; Machinandiarena *et al.*, 2003).

LARVA VITELINA Y PRE-FLEXIÓN

1.1 Vías sensoriales

1.1.1 Visual

El desarrollo del ojo se ha descrito en varias especies de teleósteos (Kawamura *et al.*, 1984; Blaxter, 1986; Kawamura *et al.*, 2003; Peña & Dumas, 2007). Estos últimos autores reportan que en la cabrilla arenosa *Paralabrax maculatofasciatus* al momento de la eclosión, el ojo está indiferenciado. La retina está formada por células indiferenciadas con un arreglo concéntrico sin estratificación. Al día 1 después

de la eclosión (DE), la retina ya presenta cierta estratificación observándose cinco capas desde el exterior hacia el interior (capa nuclear externa, capa plexiforme externa, capa nuclear interna, capa plexiforme interna y capa ganglionar). La capa nuclear externa está formada por segmentos nucleares de los conos aún en desarrollo. Al momento de la primera alimentación; al día 2 DE, se observa la capa epitelial pigmentada rodeando la capa nuclear externa de la retina y los conos sencillos ya bien formados. La capa de células ganglionares se diferencia por completo poco antes de la completa formación de los conos, lo que indica un desarrollo simultáneo entre los foto-receptores y el tallo óptico. La conexión entre ambas estructuras permite la transmisión de impulsos nerviosos al sistema nervioso central (SNC) una vez que el ojo es funcional. En *Thunnus orientalis* se ha reportado que al inicio de la alimentación exógena (4.0 mm LT), la retina está completamente diferenciada presentando también únicamente conos como células foto-receptoras y una sola capa de células horizontales. A los 4.5 mm de LT se observa un engrosamiento en el área temporal de la retina, formando el *area lateralis* la cual es constituida por tres capas de células horizontales, sugiriendo una mayor agudeza visual y con ello, la posibilidad de atacar a sus presas en dirección dorso-nasal (Kawamura *et al.*, 2003). Como esquema general, se observa en diferentes especies como *Theragra chalcogramma* (Porter & Theilacker, 1999), *Pagrus pagrus* (Roo *et al.*, 1999), *Danio rerio* (Moorman, 2001), *T. orientalis* (Kawamura *et al.*, 2003), *P. maculatofasciatus* (Peña & Dumas, 2007) que al momento de la apertura de la boca, los ojos están pigmentados y la retina consta de conos simples.

1.1.2 Olfativa

Las placas olfativas constituyen el epitelio sensorial del sistema olfativo, el cual se observa pocas horas después de la eclosión, pese a que aún las fosas olfativas permanecen cerradas (Kawamura *et al.*, 2003). En *Sardinops melanostictus* se observan las placas olfativas a las 4 horas DE (3.65 mm LS) (Matsuoka, 2001). En *T. orientalis*, la aparición del epitelio olfativo va acompañada de una fusión con el bulbo olfativo del cerebro, sugiriendo una conexión neural temprana (Kawamura *et al.*, 2003). Antes de iniciar la alimentación exógena, el epitelio olfativo presenta tres tipos de células: sensoriales ciliadas, sensoriales microvellosas y ciliadas no sensoriales (Matsuoka, 2001; Kawamura *et al.*, 2003). Al momento de la apertura de la boca (5.6 mm LS), las placas olfativas se encuentran ligeramente por encima

Tabla 1. Tallas (cm) y edades (días) de las fases del periodo larvario de distintas especies de peces con ontogenia indirecta. LT= Longitud total, LN= Longitud Notocordal, LS= Longitud estándar.

Table 1. Size (cm) and days of phases from the larval period of distinct species of fishes with indirect ontogeny. LT= Total length, LN= Notochordal Length, LS= Standard Length.

| Especie | Fase larvaria* | | | Autor |
|-------------------------------------|----------------|--------------|--------------|--------------------------------------|
| | Pre-flexión | Flexión | Post-flexión | |
| <i>Dentex dentex</i> | 3.1-5.4 LT | 5.5-6.5 LT | 6.6-10.5 LT | Koumoudouros <i>et al.</i> , 1999 |
| | 3-15 d | 16-23 d | 23-32d | |
| <i>Dicentrarchus labrax</i> | 4.8-9.3 LT | 8.9-13.0 LT | 12.5-19.7 LT | Varsamos <i>et al.</i> , 2001 |
| | 6-35d | 32-45d | 42-75d | |
| <i>Pagrus pagrus</i> | 3.0-4.48 LN | 4.40-6.41 LS | 5.66-9.27 LS | Machinandiarena <i>et al.</i> , 2003 |
| | 4-17 d | 18-29 d | 23-37 d | |
| <i>Paralabrax maculatofasciatus</i> | 1.57-4.38 LS | 4.89-7.54 LS | 7.55 - J LS | Peña & Dumas, 2007 |
| | 3-10 d | 10-16 d | 16-d | |
| <i>Paralichthys californicus</i> | 2.6-4.9 LS | 5.0-6.5 LS | 6.6-8.5 LS | Gisbert <i>et al.</i> , 2004 |
| | 3-18 d | 19-23 d | 24-40 d | |
| <i>Sardinella brasiliensis</i> | 3.0-6.9 LT | 7.0-10.9 LT | 11.0-16.0 LT | Kurtz & Matsuura, 2001 |
| | | | | |
| <i>Thunnus orientalis</i> | 3.9-5.7 LT | 5.8-10.5 LT | 10.6-24 LT | Kawamura <i>et al.</i> , 2003 |
| | 3-9 d | 10-16 d | 17-21 d | |

* Los criterios de clasificación son basados en Kendall *et al.* (1984); larva pre-flexión, desde el momento en que han agotado sus reservas vitelinas y hasta el inicio de la curvatura del extremo posterior de la notocorda; larva flexión hasta la formación de la placa hipúrica; larva post-flexión, que termina con la completa formación de los elementos de las aletas pares e impares

de la boca. El tracto olfativo es alargado, y el bulbo olfativo y los lóbulos están bien desarrollados (Kawamura *et al.*, 2003).

1.1.3 Mecánica

La línea lateral se desarrolla a partir de células mecano-receptoras libres dispersas por todo el cuerpo de la larva. Estas células son neuromastos libres (Mukai, 2006). Son estructuras con forma de domos con una cúpula cónica en la parte apical que encierra cilios sensoriales. Los neuromastos están compuestos por dos tipos de células, las de soporte y las sensoriales. Las células sensoriales están completamente envueltas por las células de soporte a las que están conectadas en la región apical por complejos de unión. Cada célula sensorial tiene un kinocilio y 20 estereocilios uniformemente distribuidos en la superficie. La funcionalidad o percepción de los estímulos de estas estructuras está determinada por su polaridad, la cual es establecida por la posición en que se encuentra el kinocilio con respecto a los estereocilios. Para todas las células en un neuromasto, esta polaridad se ejerce a lo largo de un eje preferido, pero en dos direcciones opuestas, dependiendo de si el kinocilio está situado en frente de los estereocilios o detrás de ellos. Esta polaridad es bidireccional para casi todos

los neuromastos en *Dicentrarchus labrax* (Díaz *et al.*, 2003). Al momento de la eclosión, o pocas horas después, se observan principalmente en la región cefálica (Matsuoka, 2001; Díaz *et al.*, 2003). En *S. melanostictus*, se observan a las 3 horas después de la eclosión, dos pares en la región cefálica y 10 pares en la región del tronco en larvas de 3.65 mm (LS) (Matsuoka, 2001). En *D. labrax* se observan; al momento de la eclosión, dos pares en la región cefálica y tres en la región del tronco (Díaz *et al.*, 2003), mientras que en *T. orientalis* se observan siete pares en la región cefálica y siete en el tronco (Kawamura *et al.*, 2003). Conforme el desarrollo avanza, el número va incrementando. Al final del estadio de pre-flexión se aprecian 10 pares de neuromastos en la región cefálica y 12 pares a cada lado en la región del tronco en *S. melanostictus*, mientras que en *D. labrax* se reportan 10 pares en la región cefálica y solo siete pares en el tronco (Díaz *et al.*, 2003).

1.1.4 Auditiva

Los oídos internos de los peces adultos son estructuras pareadas. Se encuentran ubicados en el cráneo, muy cerca del cerebro. Sin embargo, aún se conoce poco sobre su desarrollo temprano (Matsuoka, 2001) y su funcionalidad en los primeros días de vida (Blaxter, 1986). En

T. orientalis, desde el momento de la eclosión (3.0 mm LT) se observa una cámara ótica o vesícula auditiva de forma oval que contiene dos otolitos: el *Lapilus* y el *Sagitta* (Kawamura *et al.*, 2003) aunque en especies como *S. melanostictus* se observa alrededor de 6 horas DE (3.75 mm LS) (Matsuoka, 2001). Los otolitos están contenidos en dos sacos, utricular y sacular. Durante el desarrollo de los otolitos, se observa también el desarrollo del epitelio sensorial, llamado mácula. (Falk-Petersen, 2005). Al momento de la eclosión, o pocas horas después, como sucede en *S. melanostictus*, la mácula es un epitelio rudimentario sin cilios; se sitúa ventralmente respecto a la cámara ótica por debajo del otolito. Alrededor del día 2 DE (5.5 mm LS), la cámara ótica se observa más expandida presentando los tres canales circulares (anterior vertical, horizontal y posterior vertical) con crestas rudimentarias (Matsuoka, 2001). Este autor reporta también que al inicio de la alimentación exógena, la cámara ótica se observa completamente expandida, la mácula del utrículo y sáculo ya poseen células de pelo y las crestas de los canales semicirculares son acompañados de una cúpula. En *T. orientalis*, la mácula se observa a las 18 horas DE (3.4 mm LT) y los canales semicirculares aparecen al día 2 DE (3.9 mm LT). Se reporta también una osificación parcial de los canales semicirculares para el final de la pre-flexión (5.6 mm LT) (Kawamura *et al.*, 2003).

1.1.5 Gustativa

Morfológicamente, las papilas gustativas presentan una forma más o menos piriforme: anchas en la base y más estrechas y alargadas en la región superior. Su región apical sobresale del epitelio que las rodea. En la mayoría de las especies se ha encontrado que están ausentes hasta varios días después de la primera alimentación (Matsuoka, 2001; Peña *et al.*, 2003; Santamaría *et al.*, 2004; Yúfera & Darias, 2007). Sin embargo, en otras especies como *Paralichthys californicus* (Gisbert *et al.*, 2004) y *Scophthalmus rhombus* (Hachero-Cruzado *et al.*, 2009) se ha reportado la aparición de estas estructuras desde el principio de la alimentación exógena. Se localizan en la cavidad bucal, epitelio branquial y la faringe; sin embargo, se ha observado que las primeras papilas gustativas aparecen en la parte basal de los arcos branquiales (Gisbert *et al.*, 2004).

1.2 Sistema digestivo

El tubo digestivo presenta grandes variaciones en cuanto a su diferenciación y desarrollo según las especies. Al momento de la eclosión, el tracto digestivo aparece como un tubo recto e indiferenciado, situado en la parte

dorsal del saco de vitelo. La boca y ano permanecen cerrados. A este momento, el epitelio digestivo no está diferenciado y consta de una sola capa de células, con núcleos basales y en algunos casos con microvellosidades en la región apical (Hachero-Cruzado *et al.*, 2009). El tiempo de la apertura de la boca y ano varía según la especie y la temperatura; por ejemplo, en *Siganus guttatus*, *Lates calcarifer* (Avila & Juario, 1987) y *S. rhombus* (Hachero-Cruzado *et al.*, 2009) se da al día 1 DE; en *P. maculatofasciatus* se da al día 2 DE (Peña *et al.*, 2003); en *Sparus aurata* (Calzada-Bosh, 1996), *P. californicus* (Gisbert *et al.*, 2004) y *Lutjanus peru* (Zavala, 2007) al día 3 DE; mientras que en *Stizostedion lucioperca* se da entre 5 y 6 días DE (Mani-Ponset *et al.*, 1996). En *S. rhombus* (Hachero-Cruzado *et al.*, 2009) y *P. californicus* (Gisbert *et al.*, 2004) la apertura de la boca y ano, coinciden con la diferenciación o regionalización del tracto digestivo en cavidad bucofaringea, esófago e intestino.

La cavidad bucofaringea está constituida por epitelio escamoso simple que se encuentra rodeado por tejido conectivo y una capa de músculo circular (Peña *et al.*, 2003; Gisbert *et al.*, 2004). La aparición de arcos branquiales y dientes faríngeos rudimentarios ocurre entre los días 1 y 2 DE en *P. californicus* (Gisbert *et al.*, 2004), en *D. dentex* se observan al día 3 DE, así como la presencia de células caliciformes (Santamaría *et al.*, 2004); las cuales se encargan de secretar mucina para mantener húmedo el epitelio de recubrimiento del sistema digestivo, mientras que en *P. maculatofasciatus* aparecen al día 5 DE (Peña *et al.*, 2003). Adicionalmente a los arcos branquiales, se presentan el cartílago de Meckel y el cuadrado (Kjorsvik *et al.*, 1991).

El esófago comunica la cavidad bucofaringea con el intestino anterior. Se diferencia al día 2 DE en *P. californicus* (Gisbert *et al.*, 2004) y *S. rhombus* (Hachero-Cruzado *et al.*, 2009). Mientras que en *D. dentex* (Santamaría *et al.*, 2004) y *P. maculatofasciatus* (Peña *et al.*, 2003) se forma al día 3 DE. El esbozo o recubrimiento esofágico es un epitelio escamoso simple (Peña *et al.*, 2003; Santamaría *et al.*, 2004), aunque en algunas especies se observa una capa pseudoestratificada formada por células cúbicas o cuboidales ciliadas (Morrison, 1993; Gisbert *et al.*, 2004; Hachero-Cruzado *et al.*, 2004). En *S. aurata* se observan ambos tipos de epitelios: una capa epitelial simple en la región anterior del esófago mientras que en la región posterior se presenta una zona constituida por células cilíndricas de las cuales algunas presentan cilios (Calzada-Bosh, 1996). Al momento de la primera alimentación, el

esófago está más alargado y presenta pliegues longitudinales (Gisbert *et al.*, 2004). La presencia de células calciformes a este momento ha sido reportada para especies como *Solea senegalensis* (Ribeiro *et al.*, 1999), *Solea solea* (Boulhic & Gabaudan, 1992), *Paralichthys dentatus* (Bisbal & Bengtson, 1995) y *Pleuronectes ferruginea* (Baglole *et al.*, 1998). En *P. maculatofasciatus*, al día 6 DE (3.1 mm LT) se diferenciaron claramente dos regiones del esófago, ambas recubiertas por un epitelio escamoso estratificado con reacción PAS-positiva (reacción de ácido periódico-Shiff con polisacáridos). La región anterior del esófago se distingue por presentar mucho más células calciformes, mientras que la región posterior presenta pliegues longitudinales (Peña *et al.*, 2003). En *P. californicus* se observan estas mismas estructuras y funcionalidad a la edad de 9 días DE (3.7mm LS) (Gisbert *et al.*, 2004). Para esta misma especie se reporta que entre 9 y 13 días DE, se da un incremento en el número de estas células (Gisbert *et al.*, 2004). En *S. rhombus*, se observa que el epitelio del esófago contiene principalmente proteínas (ricas en arginina, cisteína, cistina, lisina y tirosina), muco-substancias o glucoproteínas y muco-substancias carboxiladas o sulfatadas, mientras que las células calciformes que proliferan alrededor del día 10 DE (4.4 mm LT) contienen principalmente muco-sustancias neutras (Hachero-Cruzado *et al.*, 2004). Las reacciones bioquímicas encontradas por las secreciones de células calciformes del esófago sobre diferentes sustratos probados pueden ser prueba de la función que realizan en la digestión agástrica (Peña *et al.*, 2003).

El intestino, al momento de la eclosión está cubierto por una capa simple de células columnares ciliadas con un núcleo basal (Morrison, 1993; Gisbert *et al.*, 2004). En los primeros 2-3 días DE se observa en la parte posterior del intestino un giro de 90° hacia la región ventral apareciendo una válvula intestinal (constricción de la mucosa intestinal) dividiendo al intestino en dos regiones, prevalvular (intestino anterior) y postvalvular (intestino posterior), las cuales no presentan diferencias histológicas en este momento y ambas están recubiertas por un epitelio columnar con microvellosidades. Morfológicamente, el intestino posterior termina en una zona rectal corta cubierta por un epitelio cuboidal, sin pliegues ni células calciformes. En esta misma zona del intestino, los enterocitos muestran vacuolas supranucleares acidofílicas que ocupan la mayoría del espacio citoplasmático (Gisbert *et al.*, 2004; Hachero-Cruzado *et al.*, 2009). Las primeras células calciformes en el intestino aparecen a los 5 días DE en *P. maculatofasciatus* (Peña *et al.*,

2003) y a los 11 días DE en *P. californicus* (Gisbert *et al.*, 2004) y se observan en mayor cantidad en el intestino anterior. Por histoquímica, se revela en estas células la presencia de glucoproteínas carboxiladas y sulfatadas. En *P. maculatofasciatus*, al día 4 después de la primera alimentación (día 6 DE) se observan vacuolas NS-positivas en el intestino posterior sugiriendo la absorción de proteínas por pinocitosis, mientras que en el intestino anterior se observan vacuolas supranucleares, las cuales pueden ser relacionados con el almacenamiento de moléculas lipídicas (Peña *et al.*, 2003).

El estómago se sitúa entre el esófago y el intestino. Es la última estructura del sistema digestivo en diferenciarse y resulta de las constricciones del tracto digestivo. Está recubierto por un epitelio cúbico simple al día 3 DE (Peña *et al.*, 2003; Hachero-Cruzado *et al.*, 2009) y se observa un esfínter pilórico que separa al estómago rudimentario de la parte anterior del intestino. Al igual que en el intestino, aparecen en el estómago, pliegues en la mucosa (Hachero-Cruzado *et al.*, 2009).

Las glándulas accesorias del sistema digestivo son el hígado y el páncreas. Al momento de la eclosión, no son evidentes (Gisbert *et al.*, 2004; Santamaría *et al.*, 2004), o bien, se observan como pequeños parches de células indiferenciadas (Morrison, 1993; Hamlin *et al.*, 2000; Peña *et al.*, 2003). El tejido pancreático se origina de la pared del tubo digestivo medio en las larvas recién eclosionadas, mientras que el hígado comienza a desarrollarse pocas horas después de la eclosión a partir de un engrosamiento ventral del tubo digestivo posterior y puede ser identificado como una masa de tejido blanquecina no lobulada (Calzada-Bosh, 1996). Entre los días 1 y 2 DE, el hígado y páncreas exócrino se observan como células redondeadas basofílicas e indiferenciadas (Calzada-Bosh, 1996; Santamaría *et al.*, 2004). Los hepatocitos son organizados en sinusoides y muestran un prominente núcleo central, abundante glucógeno y glucoproteínas neutras. Se observan con células sanguíneas al día 6 DE y en los subsecuentes días. La vesícula biliar comienza a observarse durante los primeros días después de la eclosión, y está constituida por un epitelio cúbico simple (Gisbert *et al.*, 2004). En *S. rhombus* aparece al día 3 DE. Está recubierta por un epitelio escamoso y presenta la forma ovalada reportada para muchas otras especies. El colédoco está conectado al intestino. Posteriormente, el hígado incrementa en talla y aumenta también la presencia de vacuolas y sinusoides hepáticos. Las células del páncreas exócrino (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 exócrino incrementa en talla y está rodeado de diferentes estructuras en la cavidad visceral.

1.3 Sistema respiratorio

Durante todo el estadio de pre-flexión el proceso de respiración es cutáneo. Prácticamente toda la superficie corporal es aprovechada debido a que la dermis es muy delgada (aproximadamente 7µm de espesor) lo que facilita la difusión de oxígeno (Rombough, 1988). No obstante, desde la eclosión inicia el desarrollo de las estructuras especializadas en la respiración branquial. A esta edad, las branquias, aunque primitivas, son visibles en la región faríngea que aún está cerrada (Hunt von Herbing *et al.*, 1996). En *S. rhombus* aparecen entre los días 1 y 3 DE cuatro pares de arcos branquiales rudimentarios formados por condroblastos (células primordiales de los condrocitos que forman el cartílago) y cubiertos por un epitelio indiferenciado (Hachero-Cruzado *et al.*, 2009). A esta misma edad, en *Gadus morhua* se observan cuatro pares de arcos branquiales, y aunque la cavidad branquial interna aun no ha sido expandida, se aprecia una cavidad o canal externo en la región de la futura hendidura branquial (Hunt von Herbing *et al.*, 1996). Posteriormente se da una relativa expansión de la cavidad branquial, y los arcos branquiales separan la cavidad branquial de la cavidad bucal. Alrededor del día 3 DE, cada arco branquial ha desarrollado un sistema vascular pero las arterias carecen de células sanguíneas pigmentadas (Hunt von Herbing *et al.*, 1996). En *S. rhombus*, las primeras estructuras vasculares en los arcos branquiales presentan células sanguíneas a su costado alrededor del día 5 DE y las células del epitelio indiferenciado proliferan hacia la cavidad faríngea formando los filamentos branquiales. En larvas de *G. morhua* de 14 días DE (6.8 mm LT) se aprecia la aparición de los primeros filamentos en el segundo y tercer arco branquial. En algunos organismos de esta misma edad se observan pequeños dientes faríngeos sobre un quinto arco branquial y una delgada capa epitelial (epitelio opercular) ha empezado a crecer dorsalmente alrededor del cartílago ceratohial. Eventualmente, el epitelio opercular cubre la cavidad branquial (Hunt von Herbing, *et al.*, 1996). Al final del estadio de pre-flexión (6 semanas DE; 9.0 mm LT) se observan en *G. morhua*, tres o cuatro pares de pseudobranquias en la pared dorsal de la faringe. Cada pseudobranquia contiene un núcleo central longitudinal y está compuesta de numerosas lamelas libres las cuales contienen una alta densidad de células sanguíneas.

Además, un gran número de filamentos branquiales están presentes en todos los arcos branquiales y sobre ellos aparecen las primeras lamelas o laminillas branquiales. Finalmente, el opérculo es formado estructural y funcionalmente, creando una válvula capaz de sellarse en el proceso de aducción (Hunt von Herbing, *et al.*, 1996). En *D. dentex*, los filamentos branquiales son evidentes desde el día 10 DE (3.2 mm LS) y la parte central (núcleo longitudinal) de los filamentos es de naturaleza cartilaginosa. A los 12 días DE (3.6 mm LS) se observa un incremento en su longitud. Las primeras lamelas son observadas en los filamentos del segundo y tercer arco branquial (día 15-17 DE) (5.4 mm LS) (Santamaría *et al.*, 2004).

2. LARVA FLEXIÓN

2.1 Vías sensoriales

2.1.1 Visual

En larvas de *T. orientalis* de 10.5 mm (LT), las células horizontales se incrementan formando tres capas en las regiones temporal y ventro-temporal, lo cual le confiere mayor habilidad de captar a sus presas (Kawamura & Tamura, 1973). Los cambios más agudos en la retina son el incremento en el número de conos sencillos y la aparición de conos dobles. En especies como *D. rerio* se han reportado alrededor del día 12 DE (Moorman, 2001), mientras que en *P. maculatofasciatus* aparecen al día 14 DE (5.4 mm LT) (Peña & Dumas, 2007). Los conos dobles se forman por la ruptura enzimática de cisternas subsuperficiales de conos sencillos adyacentes. La presencia de los conos dobles cambia la organización espacial de las células foto-receptoras lo que incrementa tanto la sensibilidad como la agudeza visual (Kawamura *et al.*, 1984). Por otra parte, en *P. maculatofasciatus* se ha observado al final del estadio de flexión (6.7 mm LT), la aparición de varias células en transición, presumiblemente precursoras de bastones, que se incorporaban desde la capa nuclear interna hacia la región basal de la capa nuclear externa (Peña & Dumas, 2007).

2.1.2 Olfativa

No hay grandes cambios aparentes en el órgano olfativo, únicamente la formación de numerosos kinocilios en células no sensoriales como se ha reportado para *S. melanostictus* (Matsuoka, 2001) y *T. orientalis* (Kawamura *et al.*, 2003).

2.1.3 Mecánica

El desarrollo continúa con la proliferación de los neuromastos libres. *S. melanostictus* presenta 14 pares en la cabeza y de 26 a 30

en ambos lados del tronco (Matsuoka, 2001). Los neuromastos localizados en el tronco comienzan a alinearse sugiriendo la formación de la futura línea lateral (Díaz *et al.*, 2003). En *S. melanostictus*, la mayoría de los neuromastos del tronco son localizados alrededor del miosepto entre los miómeros adyacentes y son morfológicamente más aplanados que en el estadio de pre-flexión (Matsuoka, 2001).

2.1.4 Auditiva

La pared ventral de la región sacular en *S. melanostictus* es ligeramente cóncava y el cartilago empieza a recubrir el oído interno (Matsuoka, 2001). En especies como *T. orientalis*, se reporta la osificación completa de los canales semicirculares (Kawamura *et al.*, 2003).

2.1.5 Gustativa

En la mayoría de las especies, las papilas gustativas se desarrollan en el estadio de flexión. En larvas de *S. melanostictus* de 16 días DE (10.6 mm LS), se observan las primeras papilas gustativas rudimentarias localizadas en la parte basal de los arcos branquiales y la faringe, las cuales están recubiertas por epitelio (Matsuoka, 2001). En *P. maculatofasciatus* se aprecian a los 10 días DE (4.4 mm LS) (Peña *et al.*, 2003) y en *T. orientalis*, las primeras papilas gustativas se observan en la parte superior de la faringe a los 8 días DE (5.6 mm LT) (Kawamura *et al.*, 2003).

Morfológicamente, se componen de tres tipos de células: sensoriales también conocidas como células de pelo; de soporte; y basales. Las células de soporte se ubican en la periferia de las papilas y están un poco encorvadas para envolver a las células sensoriales, aunque pueden observarse ocasionalmente dentro de la papila entre las células sensoriales. Las células sensoriales son de forma ovoide, con un gran núcleo esférico. En la zona apical, presentan extensiones de la membrana en forma de cilios. Las bases de las papilas están unidas a las ramificaciones del nervio glossofaríngeo (Sorensen & Caprio, 1998).

2.2 Sistema digestivo

Se observa un aumento en la longitud y complejidad a todo lo largo del tracto digestivo. La cavidad bucal presenta un incremento en tamaño y cantidad de estructuras especializadas como papilas gustativas y células caliciformes (Gisbert *et al.*, 2004; Hachero-Cruzado *et al.*, 2009). En *D. dentex*, la aparición de los primeros dientes faríngeos ocurre al día 11 DE, mientras que los mandibulares alrededor del día 14 DE (Santamaría *et al.*, 2004).

En el esófago no se observan cambios histológicos marcados con respecto al estadio de pre-flexión. Sin embargo, se aprecia un mayor número de células caliciformes en el epitelio y con ello, una reacción positiva sobre la actividad AB (Azul alciano) pH 2.5 (reacción con muco-sustancias neutras) y AB pH 1.0 (reacción con proteínas con grupos carboxilos), AB pH 0.5 (proteínas con grupos sulfuros) (Gisbert *et al.*, 2004).

En el estómago se observa que el tejido conectivo rodea el epitelio cúbico, mientras que una capa circular de músculo estriado rodea la mucosa del estómago. En *P. maculatofasciatus* (Peña *et al.*, 2003), *D. dentex* y *S. rhombus* (Santamaría *et al.*, 2004) el estómago, alrededor del día 15-16 DE, es envuelto por dos capas de músculo liso. En esta última especie, a los 18 DE se observa la alineación de células con borde plumoso en el epitelio gástrico, carente de células caliciformes (Hachero-Cruzado *et al.*, 2009). En algunas especies como *P. maculatofasciatus* y *D. dentex* las glándulas gástricas aparecen alrededor de los días 16 y 17. (Peña *et al.*, 2003; Santamaría *et al.*, 2004).

Se presenta una clara diferencia morfológica entre los intestinos anterior y posterior. En el primero se observa una gran cantidad de pliegues de la mucosa, mientras que en el segundo, la mucosa permanece casi rectilínea con muy pocos pliegues (Gisbert *et al.*, 2004) y aparecen las primeras células caliciformes PAS-positivas (Santamaría *et al.*, 2004). La distribución de las microvellosidades en la zona apical de los enterocitos es homogénea. Históquimicamente, son acidofílicos y contienen muco-sustancias neutras, glicoproteínas y proteínas ricas en cistina, arginina, lisina, tirosina y cisteína (Hachero-Cruzado *et al.*, 2009). En *D. dentex*, se ha reportado una gran cantidad de vacuolas en los enterocitos del intestino anterior y posterior sugiriendo una mayor capacidad de absorción de lípidos y proteínas, respectivamente (Santamaría *et al.*, 2004).

Respecto a las glándulas accesorias, en *P. californicus* los hepatocitos presentan un núcleo periférico y citoplasma con grandes vacuolas lipídicas. Al final de este estadio larval, el hígado ocupa la mayor parte de la cavidad abdominal (Gisbert *et al.*, 2004). En *P. maculatofasciatus*, el páncreas también es completamente funcional y se localiza en forma difusa rodeando el estómago (Peña *et al.*, 2003).

2.3 Sistema respiratorio

Se observa en *D. dentex* que todos los arcos branquiales presentan filamentos. Las células pilares delimitan las estructuras vascu-

lares de las lamela y unas células de cloruro se agrupan en la base de las lamelas en el espacio interlamelar de los filamentos (Santamaría *et al.*, 2004). En *G. morhua*, al momento de la flexión de la notocorda, se observan las hemibranquias sobre los arcos branquiales; la mayoría con lamelas ya formadas. Las branquiespinas se han desarrollado en todos los arcos branquiales. Los arcos branquiales se diferencian en ceratobranquial, epibranquial e hipobranquial, los cuales son similares a los de un organismo adulto (Hunt von Herbing *et al.*, 1996). Para el final de este mismo estadio, se ha reportado en esta especie que las pseudobranquias han alcanzado su máxima talla y las lamelas empiezan a fusionarse denotando funcionalidad en la respiración. Estas pseudobranquias contienen grandes volúmenes de células sanguíneas y un revestimiento epitelial muy delgado característico de un órgano involucrado en un intercambio gaseoso (Hunt von Herbig *et al.*, 1992).

3. LARVA POST-FLEXIÓN

3.1 Vías sensoriales

3.1.1 Visual

El desarrollo final de la retina se da en el estadio de post-flexión e inicio de la transición a juvenil, como es el caso para *P. maculatofasciatus*. En esta especie, los bastones aparecen al día 22 DE (7.2 mm LT). En otras especies como *Clupea harengus*, *Solea solea* (Sandy & Blaxter, 1980), *Pagrus major* (Kawamura *et al.*, 1984), *Hippoglossus hippoglossus* (Kvenseth *et al.*, 1996), *T. orientalis* (Kawamura *et al.*, 2003), la aparición de los bastones es durante o después de la transformación a juveniles, mostrando así una retina compuesta por dos tipos de células foto-receptoras (conos y bastones) que proporcionan mayor sensibilidad y agudeza visual al organismo. Kawamura y colaboradores (2003) reportaron que en *T. orientalis*, la aparición de conos dobles es posterior a la aparición de bastones como sucede en *Anguilla japonica* (Omura *et al.*, 1997). Pareciendo ser más importante para larvas de *T. orientalis* la sensibilidad visual aportada por los bastones que la agudeza visual proporcionada por los conos dobles, debido a que los bastones son mucho más fotosensibles que ambos tipos de conos (Kawamura *et al.*, 1984).

3.1.2 Olfativa

La formación completa de este órgano se da con el desarrollo de los nostrilios anterior y posterior. En larvas de *S. melanostictus*, el desarrollo de la epidermis internostrilio se presenta entre los 18.9 y 24.2 mm (LS). Las lamelas se

forman como pliegues de las placas olfativas. La primera lamela aparece en esta especie en la región posterior lateral de la placa olfativa en larvas de 18.9 mm (LS). El número de lamelas se incrementa a lo largo del margen posterior de la placa hasta los 32.5 mm (LS). La superficie lateral de las lamelas presenta una gran cantidad de cilios de las células receptoras y kinocilios de las células no sensoriales.

3.1.3 Mecánica

En *T. orientalis*, se ha reportado un incremento en el número de neuromastos libres de siete pares en el tronco y siete en la cabeza a nueve pares sobre el tronco y 11 pares sobre la cabeza (Kawamura *et al.*, 2003). En larvas *S. melanostictus* de 21.7 mm (LS) los neuromastos presentan una apariencia morfológica rudimentaria, sin embargo, la mayoría presentan una especie de canales o surcos a su alrededor sugiriendo la formación estructural del canal. La formación del canal de la línea lateral en la región cefálica inicia a los 20.9 mm (LS) y es también cuando los neuromastos libres empiezan a hundirse dentro del canal. La formación de los canales infraorbital y mandibular son precedidos por la formación de los canales supraorbital y del preopérculo. Estos cuatro canales están formados por completo en larvas de 32.5 mm (LS) (Matsuoka, 2001). En *D. labrax*, la línea lateral se forma a partir de 35 pares de neuromastos libres (Diaz *et al.*, 2003). Una vez formada la línea lateral, es difícil observar los neuromastos del tronco dentro del canal debido a su forma más aplanada (Matsuoka, 2001).

Al mismo tiempo que la cavidad nasal está cubierta con piel y las fosas nasales se forman, los neuromastos en la región cefálica se repliegan hacia el interior y también son cubiertos por epidermis. En este proceso se forman los canales los cuales se abren al exterior a través de orificios. Este mismo proceso ocurre, sucesivamente, en los canales supraorbitario (18-22 mm LT), posteriormente los canales operculares (22-26 mm LT) y finalmente, el infraorbitario, mandibular y canales temporales (< 30 mm LT).

3.1.4 Auditiva

En larvas de 18.6 mm (LS) de *S. melanostictus*, la cámara sacular es de forma cóncava. Aunque la cámara lagena no está formada por completo, se distingue su mácula. Se observa también la formación de la bula preótica que se conecta con la vejiga gaseosa. La cámara lagena es formada a los 20.9 mm (LS), y la bula preótica es inflada y conectada con la mácula utricular. A partir de esa edad y hasta los 35.6

mm (LS), los cambios observados en el oído medio son la conexión entre las cámaras sacular y utricular y un incremento en tamaño (Matsuoka, 2001).

3.1.5 Gustativa

En *S. melanostictus* (Matsuoka, 2001) se observan al inicio de este estadio, las primeras papilas gustativas completamente desarrolladas, mientras que en *T. orientalis* se observa un incremento en el número de papilas desarrolladas (Kawamura *et al.*, 2003). En ambas especies, tienen una distribución más amplia a lo largo de la cavidad bucofaríngea y el esófago.

3.2 Sistema digestivo

El sistema digestivo alcanza un desarrollo estructural y funcional similar al de un juvenil. En *D. dentex*, todos los dientes bucales y faríngeos de la cavidad bucofaríngea se encuentran completamente desarrollados (Santamaría *et al.*, 2004). En *P. californicus*, se observa un profundo cambio en la organización de las estructuras involucradas en la alimentación, consecuencia de la migración del ojo y adquisición de la forma asimétrica característica del orden Pleuronectiformes (Gisbert *et al.*, 2004). En esta misma especie se observa en el epitelio dorsal y ventral de la región posterior de la cavidad bucofaríngea, distintos grupos de células escamosas basofílicas, las cuales dan origen a las papilas bucofaríngeas. Alrededor del día 30 DE se observan papilas gustativas filiformes y fungiformes completamente desarrolladas (Gisbert *et al.*, 2004).

El esófago no presenta cambios estructurales o funcionales notorios (Gisbert *et al.*, 2004). En el estómago se observa una completa diferenciación de las células gástricas a los 23 días DE en *S. rhombus* (Hachero-Cruzado *et al.*, 2009), a los 27-30 días DE en *P. californicus* (Gisbert *et al.*, 2004), a los 35 días DE en *S. aurata* (Calzada-Bosch, 1996). Las glándulas gástricas están revestidas por un epitelio cuboidal simple y se localizan en la región anterior e intermedia del estómago. Posterior a la aparición de las glándulas se puede dividir histológicamente al estómago en tres regiones: cardíaca, gástrica y pilórica. La primera es caracterizada por presentar varios pliegues de la mucosa, los cuales están revestidos por un simple y corto epitelio columnar ciliado con núcleos basales pero sin células caliciformes. En la región gástrica, el lumen está cubierto por un epitelio columnar con células caliciformes dispersas, las cuales secretan glucoproteínas neutras. La mucosa de esta región contiene un gran número de glándulas gástricas (secretan

muco-substancias neutras y carboxiladas) rodeadas por tejido conectivo de la mucosa. La región pilórica, está cubierta por un epitelio columnar corto y ciliado con pliegues en la mucosa pero desprovisto de glándulas gástricas. El estómago es separado del intestino anterior por el esfínter pilórico (Gisbert *et al.*, 2004).

3.3 Sistema respiratorio

Al inicio de la post-flexión se observa en *D. dentex* un gran incremento en la longitud de los filamentos de las hemibranquias y un incremento también en el número y tamaño de sus lamelas. Después del primer mes de vida en larvas de esta misma especie (alrededor de 7.5 mm LT), la estructura de las branquias es similar a la de los juveniles, sin embargo, el epitelio branquial no presenta células caliciformes ni mastocitos (células granulares que contiene histaminas y proteasas) (Santamaría *et al.*, 2004). Aunque en especies como *G. morhua* se ha reportado que las pseudobranquias ya están completamente formadas y funcionales en el estadio de postflexión (Hunt von Herbing *et al.*, 1996), en *Dentex dentex*, siguen su desarrollo en este estadio mostrando un incremento progresivo en número y longitud de sus filamentos hasta la transformación a juvenil (Santamaría *et al.*, 2004). Finalmente, en *G. morhua* se reporta que para larvas de 9.5-10 mm (LT) la cavidad branquial está completamente desarrollada y los cuatro huesos operculares (opérculo, subopérculo, preopérculo e interopérculo) están presentes y asociados a los músculos del aparato opercular (ej. Opérculo dilatador, opérculo aductor y opérculo elevador) denotando una funcionalidad total (Hunt von Herbing *et al.*, 1996).

CONCLUSIONES

El periodo larval es considerado como una etapa crucial en el ciclo de vida de los peces. Es común registrar elevadas tasas de mortalidad que afectan tanto el cultivo de peces como el reclutamiento en las poblaciones naturales. Debido a ello, algunos autores han propuesto patrones de desarrollo basados en la presencia de prioridades durante el desarrollo inicial, de tal forma que se favorezcan el inicio de funciones primordiales como la alimentación y la evasión de depredadores encaminadas a incrementar la supervivencia (Osse & van den Boogaart, 1995). De esta manera, conforme se alcanzan nuevos estadios de desarrollo ocurre una transición en las prioridades de crecimiento, lo que conlleva diferentes patrones de crecimiento durante cada una de las etapas de desarrollo.

Si bien existen diferencias muy marca-

das en cuanto a los tiempos de desarrollo, el patrón general y la secuencia de diferenciación de los órganos y sistemas descritos es muy similar entre las especies. En todos los casos se observa que los estadios de larva vitelina y pre-flexión se caracterizan por presentar una gran cantidad de cambios en la morfología y anatomía larval. Se distinguen principalmente por la aparición de nuevas estructuras, las cuales confieren a las larvas la capacidad de iniciar con los procesos alimentación y de detección de estímulos visuales, químicos y mecánicos.

Por otro lado, el estadio de flexión es relativamente corto comparado con el de pre-flexión e implica cambios estructurales dirigidos a incrementar la funcionalidad de las estructuras desarrolladas durante los estadios anteriores. De la misma forma, las prioridades de desarrollo cambian en este estadio. Por ejemplo, el incremento en talla y actividad de la larva, incrementa la demanda de oxígeno, por lo que su respiración cambia de cutánea a branquial mediante el desarrollo morfo-funcional de los elementos branquiales.

Finalmente, la larva post-flexión es el estadio en el cual se presentan los cambios más agudos, sobre todo en la funcionalidad de los órganos desarrollados durante los estadios anteriores. Por ejemplo, la presencia de las glándulas gástricas en el estómago, provoca una mayor degradación de los nutrientes por la presencia de pepsina. En ocasiones, se presentan cambios asociados a los hábitos alimentarios así como a cambio en la distribución espacial. El desarrollo de los bastones en la retina permite la localización de presas a menores intensidades de luz lo que puede resultar en un cambio de habitat.

Así, las diferencias que existen entre las especies o poblaciones en cuanto al tipo de ontogenia y la tasa de desarrollo, están determinadas tanto por cuestiones genéticas como ambientales y pueden explicar y determinar el éxito de la supervivencia y con ello el reclutamiento o la producción de juveniles en condiciones de cultivo, ya sea experimental ó como actividad económica.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a PIFI-IPN y CONA-CyT por la beca doctoral a I. Zavala. A COFAA-IPN y EDI por los estímulos institucionales a R. Peña y S. Dumas, así como a los revisores quienes por sus comentarios permitieron mejorar la calidad del trabajo.

REFERENCIAS

- Ávila, E.M. & J.V. Juario. 1987. Yolk and oil globule utilization and developmental morphology of the digestive tract epithelium in larval rabbitfish, *Siganus guttatus* (Bloch). *Aquaculture*, 65: 319-331.
- Baglolle, C.J., C.P. Goff & G.M. Write. 1998. Distribution and ontogeny of digestive enzymes in larval yellowtail and winter flounder. *J. Fish Biol.*, 53: 767-784.
- Bailey, K. & E.D. Houde. 1989. Predation on eggs and larvae of marine fish and the recruitment problem. *Adv. Mar. Biol.*, 25: 1-83.
- Balon, E.K. 1975. Terminology of intervals in fish development. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 32: 1663-1670.
- Balon, E.K. 1984. Reflection on some decisive events in the early life. *Trans. Am. Fish. Soc.* 113: 178-185.
- Bisbal, G.A. & D.A. Bengtson. 1995. Development of digestive tract in larval summer flounder. *J. Fish Biol.*, 47: 277-291.
- Blaxter J.H.S. 1986. Development of sense organs and behavior of teleost larvae with special reference to feeding and predator avoidance. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 115: 98-114.
- Boulhic, M. & J. Gabaudan. 1992. Histological study of the organogenesis of the digestive system and swim bladder of the Dover sole, *Solea solea* (Linnaeus 1758). *Aquaculture*, 102: 373-396.
- Calzada-Bosh, A. 1996. *Desarrollo postembriionario del intestino y órganos asociados de la dorada, Sparus aurata L., en cultivo. Estudio histológico y ultraestructural.* Tesis doctoral. Universidad de Cadiz. 258 p.
- Díaz, J.P., M. Prie-Granie, M. Kentouri, S. Varsamos & R. Connnes. 2003. Development of the lateral line system in the sea bass. *J. Fish Biol.*, 62: 24-40.
- Eckert, R., D. Randall & G. Augustine. 1990. *Fisiología Animal. Mecanismos y Adaptaciones.* Interamericana-McGraw-Hill. Madrid. 683 p.
- Falk-Petersen, I. B. 2005. Comparative organ differentiation during early life stages of marine fish. *Fish Shellf. Immunol.*, 19: 397-412.

- Gisbert, E., R.H. Piedrahita & D.E. Conklin. 2004. Ontogenetic development of digestive system in California halibut (*Paralichthys californicus*) with notes on feeding practices. *Aquaculture*, 232: 455-470.
- Hachero-Cruzado, I., J.B. Ortiz-Delgado, B. Borrega, M. Herrera, J.I. Navas & C. Sarasquete. 2009. Larval organogenesis of flatfish brill *Scophthalmus rhombus* L: Histological and histochemical aspects. *Aquaculture*, 286: 138-149.
- Hamlin, H.J., I. Hunt von Herbing & L.J. Kling. 2000. Histological and morphological evaluations of the digestive tract and associated organs of haddock throughout post-hatching ontogeny. *J. Fish Biol.*, 57: 716-732.
- Hunt von Herbing, I., T. Miyake, R.G. Boutilier & B.K. Hall. 1992. The coupling of feeding and respiration in developing Atlantic cod *Gadus morhua*: implications for feeding and survival. *Am. Zool.* 31, (abstr. 5).
- Hunt von Herbing, I., T. Miyake, B. K. Hall & R.G. Boutilier. 1996. Ontogeny of feeding and respiration in larval Atlantic cod *Gadus morhua* (Teleostei, Gadiformes) : I. Morphology. *J. Morph.*, 227:15-35
- Kawamura, G. & T. Tamura. 1973. Morphological studies on the retina of two teleosts *Scomber tapeinocephalus* and *Halichoeres poecilopterus*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 39: 715-726.
- Kawamura, G., R. Tsuda, H. Kumai & S. Ohashi. 1984. The visual cell morphology of *Pagrus major* and its adaptive changes with shift from pelagic to benthic habitats. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 50: 1975-1980.
- Kawamura, G., S. Masuma, N. Tezuka, M. Koi-so, T. Jimbo & K. Namba. 2003. Morphogenesis of sense organs in the bluefin tuna *Thunnus orientalis*. 123-135. En: Browman, H. I. & A. B. Skiftesvik. (Eds.), *The Big Fish Bang*. Institute of Marine Research, Bergen, Norway. 465p.
- Kendall, Jr.A.W., E.H. Ahlstrom & H.G. Moser. 1984. Early life history stages of fishes and their characters. 11-23. En: Moser, H.G. (Ed.). *Ontogeny and systematics of fishes*. American Society of Ichthyology and herpetology. Allens Press Inc., Lawrence, Kansas. .
- Kjørsvik, E., T. van der Meeren, H. Kryvi, J. Arnfinnsson & P. Kvenseth. 1991. Early development of the digestive tract of cod larvae (*Gadus morhua* L) during star-feeding and starvation. *J. Fish Biol.*, 38: 1-15.
- Koumoudouros, G., P. Divanach & M. Kentouri. 1999. Ontogeny and allometric plasticity of *Dentex dentex* (Osteichthyes: Sparidae) in rearing conditions. *Mar. Biol.*, 135: 561-572.
- Kurtz, F. W. & Y. Matsuura. 2001. Food and feeding ecology of Brazilian sardine (*Sardinella brasiliensis*) larvae from the South easterns Brazilian Bight. *Rev. Bras. Oceanogr.*, 49 (1/2): 61-74.
- Kvenseth, A. M., K. Pittman & J.V. Helvik. 1996. Eye development in the Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*): differentiation and development of the retina from early yolk-sac stages through metamorphosis. *Can. J. Fish. Aqua. Sci.*, 53: 2524-2532.
- Machinandiarena, L., M. Muller & A. López. 2003. Early life stages of development of the red porgy *Pagrus pagrus* (Pisces, Sparidae) in captivity, Argentina. *Invest. Mar. Valparaíso*, 31 (1): 5-13.
- Mani-Ponset L., E.Guyot, J.P. Diaz & R. Connes. 1996. Utilization of yolk reserves during post-embryonic development in three teleostean species: the sea bream *Sparus aurata*, the sea bass *Dicentrarchus labrax*, and the pike-perch *Stizostedion lucioperca*. *Mar. Biol.*, 126: 539-547.
- Matsuoka, M. 2001. Development of sense organs in the Japanese sardine *Sardinops melanostictus*. *Fish. Sci.*, 67: 1036-1045.
- Moorman, S. J. 2001. Development of sensory systems in zebrafish (*Danio rerio*). *ILAR Journal*, 42(4): 292-298.
- Morrison, M. 1993. Histology of the Atlantic cod, *Gadus morhua*: an atlas. Part 4. Eleutheroembryo and larva. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences* No. 119, 496 p.
- Mukai, Y. 2006. Role of free neuromastos in larval feeding of willow shiner *Gnathopogon elongatus caerulescens* Teleostei, Cyprinidae. *Fish. Sci.*, 72: 705-709.
- Omura, Y., K. Uematsu, H. Tachiki, K. Furukawa & H. Satoh. 1997. Cone cells appear also in the retina of eel larvae. *Fish. Sci.*, 63: 1052-1053.

- Osse, J.W. & J.G.M. van den Boogaart. 1995. Fish larvae, development, allometric growth, and the aquatic environment. *Int. Council Exp. Sea. Mar. Sci. Symp.* 201: 21-34.
- Peña, R. & S. Dumas. 2007. Desarrollo de la retina en larvas de la cabrilla arenera *Paralabrax maculatofasciatus* (Percoidae: Seranidae) bajo condiciones de cultivo. *Ciencias Marinas*, 33: 293-300.
- Peña, R., S. Dumas, M. Villalejo-Fuerte & J.L. Ortiz-Galindo. 2003. Ontogenetic development of the digestive tract in reared spotted sand bass *Paralabrax maculatofasciatus* larvae. *Aquaculture*, 219: 633-644.
- Porter, S.M. & G.H. Theilacker. 1999. The development of the digestive tract and eye in larval walleye Pollock, *Theragra chalcogramma*. *Fish. Bull.*, 97: 722-729.
- Ribeiro, L., J.L. Zambonino-Infante, C. Cahu & M.T. Dinis. 1999. Development of digestive enzymes in larvae of *Solea senegalensis*, Kaup 1858. *Aquaculture*, 179: 465-473.
- Rombough, P. J. 1988. Respiratory gas exchange, aerobic metabolism, and effects of hypoxia during early life. 57-159. En W.S. Hoar, D.J. Randall & J.R. Brett (Eds.): *Fish Physiology XI a*. San Diego: Academic Press. 509p.
- Roo, F.J, J. Socorro, M.S. Izquierdo, M.J. Caballero, C.M. Hernández-Cruz, A. Fernández & H. Fernández-Palacios. 1999. Development of red porgy *Pagrus pagrus* visual system in relation to change in the digestive tract and larval feeding habits. *Aquaculture*, 179: 499-512.
- Sala, R., C.A. Santamaría & S. Crespo. 2005. Growth of organ systems of *Dentex dentex* (L) and *Psetta maxima* (L) during larval development. *J. Fish Biol.*, 66: 315-326.
- Sandy, J.M. & J.H.S Blaxter. 1980. A study of retinal development in larval herring and sole. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 60: 59-71.
- Santamaría, C.A., 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: 207-228.
- Sorensen, P. W. & J. Caprio. 1998. Chemoreception. 375-405. En: Evans, D.H, (Ed.) *The Physiology of Fishes*. CRC Press LLC, New York.
- Varsamos, S., R. Connes, J.P. Diaz, G. Barnabé & G. Charmantier. 2001. Ontogeny of osmoregulation in the European sea bass *Dicentrarchus labrax* L. *Mar. Biol.*, 138: 909-915.
- Yúfera, M. & M.J. Darias. 2007. The onset of exogenous feeding in marine fish larvae. *Aquaculture*, 268: 53-63.
- Zavala, I. 2007. *Efecto de la temperatura, intensidad de luz, tipo y densidad de presa en la eficiencia alimenticia durante la ontogenia inicial del huachinango del Pacífico (Lutjanus peru)*. Tesis de maestría. CICI-MAR-IPN. 52p.