

Descripción del desarrollo ontogénico inicial de la Dorada *Brycon moorei* (Characiformes: Bryconidae)

Description of the initial ontogenic development of the Dorada *Brycon moorei* (Characiformes: Bryconidae)

Julieth A. Villada-Agudelo^{1*}, Germán Castañeda-Álvarez², Luz F. Jiménez-Segura¹

Resumen

La ontogenia es un proceso biológico asociado con la aparición o desaparición de estructuras anatómicas y procesos fisiológicos asociados. El objetivo de este trabajo fue describir el desarrollo ontogénico de *Brycon moorei*, una especie de pez ovíparo y potamódromo, contribuyendo a un mejor entendimiento de su desarrollo inicial. Se obtuvieron muestras de padres mantenidos en cautiverio. Se utilizaron incubadoras tipo Woynarovich para los embriones y estanques de cemento para las larvas, ambos con suministro constante de agua a una temperatura promedio de 27 °C y disponibilidad de alimento. Se registraron las horas posteriores a la fertilización (HPF) de la ontogenia. La cápsula óptica fue evidente a las 9 HPF, la apertura de la boca y el ano en 23 y 24 HPF respectivamente. La duración de cada fase durante el período embrionario fue: clivaje (4 h), gastrulación (3 h), embriogénesis (7 h) y del período larvario: larva vitelina (28 h), pre-flexión (61 h), flexión (80 h) y posflexión (>170 h). En cada período y fase se realizó el análisis de su forma mediante medidas de distancia. Las larvas tuvieron un aumento considerable de longitud con las HPF. El número total de miómeros se mantuvo constante desde la fase de preflexión. Nuestros resultados pueden utilizarse para explicar el panorama general del desarrollo temprano de *B. moorei* en condiciones de cautiverio. Además, pueden ayudar a desarrollar mejores métodos de reproducción para las larvas en producción y a encontrar caracteres de diagnóstico que se puedan utilizar a nivel taxonómico.

Palabras claves: cronología, embrión, larva, morfometría, osteichthyes

Abstract

Ontogeny is a biological process associated with the appearance or disappearance of anatomical structures and physiological associated process. The objective of this work is to describe ontogenic development of *Brycon moorei*, an oviparous and potamodromous fish species. It is a contribution to a better understanding of its initial development. Samples were obtained from parents kept in captivity. Woynarovich-type incubators were used for the embryos and cement ponds for the larvae, both with a constant supply of water at an average temperature of 27 °C and food availability. The hours post-fertilization (HPF) of ontogeny were recorded. The optic capsule was evident at 9 HPF, the opening of the mouth and anus at 23 and 24 HPF respectively. Duration of each phase during the embryonic period: cleavage (4 h), gastrulation (3 h), embryogenesis (7 h) and, of the larval period: vitelline larva (28 h), pre-flexion (61 h), flexion (80 h) and post-flexion (>170 h). In each period and phase the analysis of its shape was carried out using distance measurements. Larvae had a considerable increase in length with the HPF. Total number of myomers was kept constant since preflexion phase. Our results can be used to explain the general picture of early development of *B. moorei* under captivity conditions. Also, they can help develop better breeding methods for larvae in

¹. Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia.

². Piscícola Doradal, Sonsón, Colombia.

* Autor para correspondencia: <julieth.villada@udea.edu.co>

production and to find diagnostic characters that can be used at their taxonomic level.

Keywords: chronology, embryo, larva, morphometry, osteichthyes

INTRODUCCIÓN

El desarrollo es un término general que se refiere al conjunto de procesos intrínsecos que ocurren durante el envejecimiento. Dentro de este se distinguen dos procesos fundamentales: crecimiento y ontogenia. El crecimiento resulta en un cambio en la talla o de una característica contable o medible existente en un organismo, mientras que la ontogenia está relacionada con la adquisición de nuevas características y/o la reorganización o pérdida de rasgos ya existentes (Fuiman y Higgs, 1997).

La gran similitud morfológica de las especies de peces dulceacuícolas durante su período larval hace del análisis morfométrico una herramienta valiosa. Esta puede ayudar a resolver los obstáculos en la identificación de especies concurriendo en una determinada área o región, especialmente cuando se monitorea la reproducción de las especies en el medio natural (Arias-Gallo et al., 2010; Sanches et al., 1999) y donde hay más de una especie reproduciéndose en el mismo momento y lugar (Arias-Gallo et al., 2010; Nakatani et al., 2001).

Los estudios embrionarios apoyan el desarrollo filogenético al presentar pruebas para determinar o inferir las formas ancestrales de un organismo (Aral et al., 2011). El estudio de la embriogénesis y el desarrollo larval es importante no sólo para fines taxonómicos, sino también para el cultivo en cautiverio, especialmente para determinar cuándo ocurre la absorción del saco vitelino y la apertura de la boca, lo que indica la necesidad de una alimentación exógena (María et al., 2017; Sato et al., 2003).

Brycon moorei (Steindachner, 1878) es una especie de la familia Bryconidae (Orden Characiformes) restringida a la macrocuencas de los ríos Cauca y Magdalena, Colombia (Howes 1982; Maldonado-Ocampo et al., 2005; Miles, 1947; Ortega-Lara et al., 2000), que prefiere las aguas quietas en cuyas riberas

hay abundante vegetación y no penetra activamente los sistemas torrenciales (Dahl, 1971; Maldonado-Ocampo et al., 2005). Esta es una especie omnívora que consume principalmente frutos, flores, hojas, peces e insectos. En las épocas de mayor pluviosidad, *v.g.*, entre los meses de mayo y junio, los adultos de esta especie migran hacia pequeñas quebradas y riachuelos con aguas claras y torrenciales, con el fin de reproducirse (Maldonado-Ocampo et al., 2005, según pescadores del Alto Cauca). Una vez suceden los desoves, los embriones y las larvas derivan a favor de la corriente y el río actúa como zona de incubación, favoreciendo el desarrollo de los nuevos individuos (Jiménez-Segura et al., 2016). Así que es una especie frecuente dentro de los ensamblajes de ictioplancton que derivan durante las crecientes en el río Magdalena (Jiménez-Segura, 2007).

Este trabajo tuvo como objetivo describir el desarrollo ontogénico de embriones y larvas de *B. moorei*, con el propósito de contribuir a su conservación, taxonomía y a la mejora de las técnicas de reproducción inducida y de larvicultura (Gomes et al., 2011).

MATERIALES Y MÉTODOS

Parentales

Los parentales se pesaron para calcular la cantidad de hormona a utilizar y fueron contenidos en dos estanques circulares de plástico ($7m^3$). Las muestras fueron recolectadas de nueve hembras y dieciocho machos (dos machos por hembra). En un estanque se situaron cinco hembras con diez machos y en el otro estanque los individuos restantes. Se sometieron a una reproducción inducida por medio de la hormona de extracto de hipófisis de carpa (EPC). Este ejercicio se realizó en la Piscícola Doradal (municipio de Sonsón), durante el período de lluvias (septiembre-octubre 2018).

Desove, fertilización y toma de muestras

El proceso de inducción para la fertilización comenzó el 26 de septiembre del 2018 a las 21:30 h aplicando una inyección intramuscular de hormona a las hembras en la zona dorsal (primera dosis) para inducir la maduración de los huevos. La segunda dosis se aplicó 12 h después junto con la única dosis a los machos; todos los ejemplares fueron sometidos al mismo procedimiento. El desove ocurrió 4,5 h después. La fertilización se realizó siguiendo el método húmedo, que consiste en manualmente extraer los huevos y el semen en un recipiente por medio de un masaje abdominal y mezclarlos con agua para activar el proceso. Una vez los ovocitos son fertilizados se trasladaron a unas incubadoras tipo Woynarovich de 250 L. Los parámetros fisicoquímicos del agua no fueron controlados, pero se registró la temperatura al momento de tomar las muestras y durante todo el proceso embrionario y larval esta fluctuó entre 25,4–27,8 °C; la temperatura se registró con la ayuda de una sonda YSI Proodo. Los embriones estuvieron en las incubadoras durante 2,7 días y luego, al eclosionar, las larvas se llevaron a unos estanques de cemento de 1000 L de volumen, con renovación y abastecimiento constante de agua, donde estuvieron por 5,5 días. Las larvas fueron alimentadas con copépodos y artemias (*Artemia salina*).

Se tomaron muestras de ejemplares cada 15 min durante las tres primeras horas, luego cada 30 min hasta la eclosión, después cada hora hasta post-flexión y posteriormente cada 12 h hasta juvenil; en cada muestra se extrajeron 30 ejemplares y se registró el valor de la temperatura del agua, observando los momentos en los que surgen o pierden estructuras.

Las muestras se preservaron dentro de viales con solución *transeau* (6 partes de agua: 3 de alcohol 90 %: una parte de formol 40 %), etiquetados adecuadamente para su posterior análisis en laboratorio, allí se realizó una documentación fotográfica utilizando un estereoscopio Leica S8 APO con cámara digital Leica MC 120 HD. A cada fotografía se le realizó el análisis morfométrico de la imagen usando el programa Las Ez (Software de adquisición de imágenes en sistemas operativos de Windows para la documentación y anotación “EZ” Leica LAS EZ, s. f.).

Los tiempos en que se forma cada estructura y los órganos importantes para sus funciones vitales fueron graficados, donde el eje *x* correspondió al tiempo en min y el eje *y* al momento en que aparece una estructura determinada. Se realizó una descripción de las proporciones corporales en cada periodo y estadio de desarrollo. En la tabla 1 se muestran las variables consideradas.

La información extraída por periodo y fase de desarrollo del individuo siguió la propuesta de Nakatani (2001) y Bagenal y Braum (1978) (figura 1). Se registraron las siguientes características:

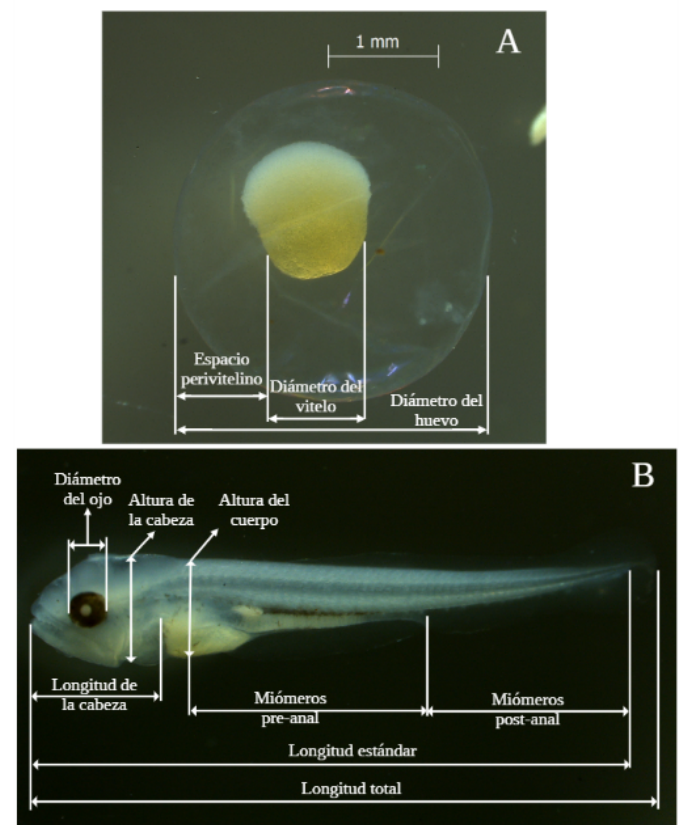


Figura 1. Medidas registradas en cada periodo. A. Embrión. B. Larva.

Tabla 1. Variables morfológicas medidas en los ejemplares

	Variable	Tipo	Tipo de medida	Unidad de medida
1	Diámetro vitelo	Continua	Distancia	mm
2	Diámetro espacio vitelínico	Continua	Distancia	mm
3	Longitud estándar	Continua	Distancia	mm
4	Longitud total	Continua	Distancia	mm
5	Longitud cabeza	Continua	Distancia	mm
6	Longitud boca	Continua	Distancia	mm
7	Longitud Preanal	Continua	Distancia	mm
8	Altura cuerpo	Continua	Distancia	mm
9	Altura cabeza	Continua	Distancia	mm
10	Diámetro ojo	Continua	Distancia	mm
11	Miómeros Preanales	Discreta	Conteo	Número
12	Miómeros Post-anales	Discreta	Conteo	Número
13	Pigmentación ojo	Discreta	Binaria	Sí, no
14	Apertura de la boca	Discreta	Binaria	Sí, no
15	Intestino	Discreta	Binaria	Sí, no
16	Ano Abierto	Discreta	Binaria	Sí, no
17	Otolitos	Discreta	Conteo	Número
18	Cráneo	Discreta	Binaria	Sí, no
19	Dientes mandíbula superior	Discreta	Binaria	Sí, no
20	Dientes mandíbula inferior	Discreta	Binaria	Sí, no
21	Vejiga Natatoria	Discreta	Binaria	Sí, no
22	Aleta pectoral (AP)	Discreta	Binaria	Inicio, fin
23	Aleta dorsal (AD)	Discreta	Binaria	Inicio, fin
24	Aleta adiposa (AA)	Discreta	Binaria	Inicio, fin
25	Aleta pélvica (APv)	Discreta	Binaria	Inicio, fin
26	Aleta anal (AAn)	Discreta	Binaria	Inicio, fin
27	Aleta caudal (AC)	Discreta	Binaria	Inicio, fin
28	Radios AP	Discreta	Conteo	Número
29	Radios AD	Discreta	Conteo	Número
30	Radios AA	Discreta	Conteo	Número
31	Radios APv	Discreta	Conteo	Número
32	Radios AAn	Discreta	Conteo	Número
33	Radios AC	Discreta	Conteo	Número
34	Corazón	Discreta	Binaria	Sí, no
35	Branquias	Discreta	Binaria	Sí, no
36	Contenido estomacal	Discreta	Binaria	Sí, no
37	Pigmentación cabeza	Continua	Proporción	Porcentaje
38	Pigmentación tronco	Continua	Proporción	Porcentaje
39	Pigmentación cauda	Continua	Proporción	Porcentaje

Embriones: diámetro (DO)-Estructura y diámetro del vitelo (ED)-Presencia y distribución de gotas oleo (PD)-Tamaño del espacio perivitelino-Forma y color de embriones sin fijar. El volumen del vitelo se calculó utilizando la fórmula $V = \frac{4}{3}\pi \cdot r^3$; siendo: V: volumen y r: radio. Usando el volumen total del embrión, se estimó el espacio perivitelino y se definió según en categorías (limitado o restringido: 0–9,9%, moderado: 10–19,9%, amplio: 20–29,9% y muy amplio >30,0%).

Larvas: longitud total (LT)-Longitud estándar (LE)-Longitud del hocico (LH)-Longitud de la cabeza (LC)-Altura del cuerpo (AC)-Distancia hocico aleta pectoral (DHP)-Distancia hocico aleta pélvica (DHL)-Distancia hocico aleta anal (DHA)-Número de miómeros preanal-Número de miómeros postanal-Número total de miómeros-Número de radios de las aletas pectorales (P), pélvica (L), dorsal (D) y anal (A).

RESULTADOS

Periodo embrionario

Según Alexandre et al. (2009) y Shardo (1995), el período embrionario abarca desde la fertilización hasta la eclosión, incluida la escisión, la gastrulación, la neurulación y el comienzo de la organogénesis.

Fertilización: los ovocitos fertilizados tuvieron un diámetro promedio de 2,932 mm \pm D.E 0,119, con un gran vitelo (1,703 mm \pm D.E 0,165) amarillo debido al fijador, corion incoloro sin ornamentaciones y un espacio perivitelino reducido (0,603 mm \pm D.E 0,061) (figura 2).

Clivaje y Mórula: el polo animal presentó su primera división mitótica a las 0,2 h postfertilización (HPF), este periodo incluye la primera división hasta obtener

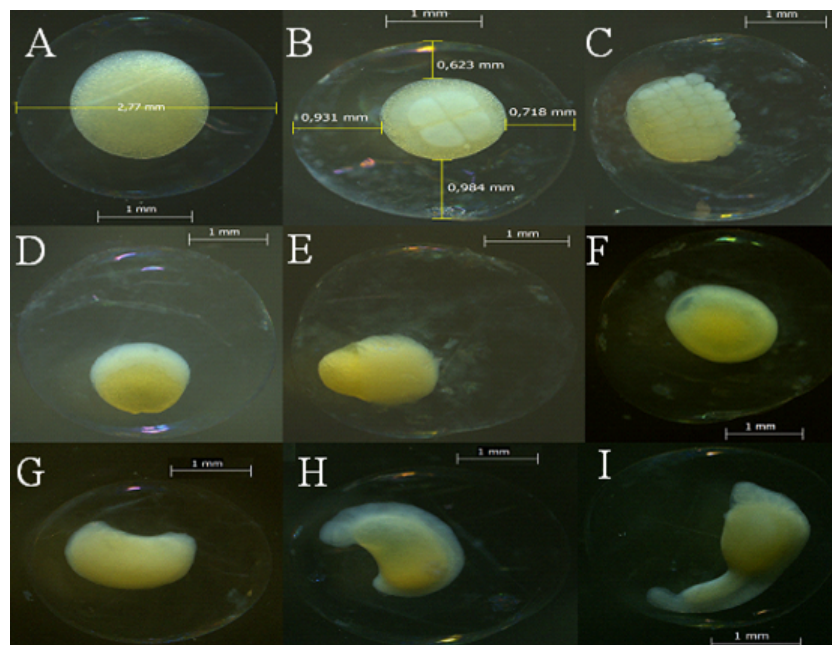


Figura 2. Fases durante el periodo embrionario: A. Fertilización. B. Clivaje, mostrando los primeros 4 blastómeros. C. Mórula, muestra los 32 blastómeros. D. Blástula, blastómeros dispuestos en media luna encima del vitelo. E. Epibolia, blastómeros envuelven en un 50% al vitelo. F. invaginación, blastómeros cubren por completo el vitelo y se da cierre del blastóporo. G. Embrión inicial. H. Embrión, se diferencia la cabeza de la cola. I. Embrión final, desprendimiento de la cola.

64 blastómeros. La mórula se formó a las 1,3 HPF y se observó una cantidad de células sobre el polo vegetal (vitelo), estas células son los blastómeros. Con el tiempo el conteo de los blastómeros se dificulta debido a las sucesivas divisiones. El patrón de las células en el clivaje fue de 1x1, 2x2, 8x4 células y 8x8 en mórula; a medida que ocurren estas divisiones las células van disminuyendo de tamaño (figura 2).

Blástula: esta fase se inició a las 2,6 HPF, donde se forma una capa de células y éstas no se logran observar individualizadas, terminando así la división mitótica para dar comienzo a los movimientos celulares. Esta acumulación de células es llamada blastodisco (figura 2).

Gastrulación: a las 2,9 HPF el blastómero comienza a avanzar sobre lo que será el vitelo. A las 4,4 HPF se observó la epibolia, es decir, el 50% del vitelo o polo vegetal se encuentra cubierto por el blastómero. La invaginación conlleva el cierre del blastoporo a las 6,4 HPF, marcando así el final de la gastrulación (figura 2). El diámetro del vitelo sufrió una reducción durante las primeras 36 HPF para dar paso a la formación del embrión y posteriormente a la alimentación exógena. El espacio perivitelino en las fases del periodo embrionario se considera moderado con respecto al diámetro del huevo ya que representa un porcentaje entre 10–19,9%.

El diámetro del huevo se mantuvo constante durante

las fases (tabla 2).

Organogénesis y eclosión: a las 7 HPF inicia la diferenciación del embrión (embrión inicial). La neurulación, la formación de los primeros miómeros y de la vesícula óptica se evidenciaron a las 9 HPF. El embrión final se observó a las 11,4 HPF, presentando desprendimiento de la región caudal del saco vitelino y movimientos. Se observó la diferenciación de la aleta primordial a las 12 HPF. Los reiterados movimientos de la región caudal por parte del embrión rompieron el corión dando paso a la eclosión a las 13,4 HPF. A las 14,4 HPF todos los embriones habían eclosionado.

Periodo larval

Larva vitelina: una vez eclosionado, se hace visible la vesícula óptica (figura 3A). La larva presentó una longitud estándar promedio de 3,69 mm ± D.E. 0,096 (tabla 3), el número de miómeros preanales fue 23 ± D.E. 1 y totales de 33 ± D.E. 2 (tabla 4). Tienen cuerpo sin pigmentación, tracto digestivo rudimentario y un vitelo incoloro antes de la fijación y amarillo después de fijadas.

Se observa el bulbo olfatorio, el corazón, algunos otolitos, la cápsula óptica y un nado en vertical. La apertura de la boca se dio a las 23,4 HPF, del ano a las 24,4 HPF. Los arcos branquiales se observaron formados a las 25,4 HPF. La pigmentación de los ojos

Tabla 2. Medidas morfológicas tomadas a embriones de *B. moorei* (mm, media ± desviación estándar)

Periodo	Fase	n	Diámetro del vitelo	Espacio perivitelino	Diámetro del huevo
Embrión	Fertilización	30	1,730 ± 0,165	0,603 ± 0,061	2,932 ± 0,119
Embrión	Clivaje	30	1,437 ± 0,070	0,878 ± 0,122	3,256 ± 0,257
Embrión	Mórula	30	1,219 ± 0,091	1,024 ± 0,115	3,364 ± 0,244
Embrión	Blástula	30	1,236 ± 0,104	0,981 ± 0,117	3,322 ± 0,219
Embrión	Epibolia	30	1,316 ± 0,049	1,026 ± 0,076	3,466 ± 0,145
Embrión	Invaginación	30	1,244 ± 0,133	0,943 ± 0,088	3,317 ± 0,223
Embrión	Embrión inicial	30	1,511 ± 0,148	0,972 ± 0,090	3,214 ± 0,151
Embrión	Embrión	30	1,517 ± 0,154	0,970 ± 0,089	3,079 ± 0,196
Embrión	Embrión final	30	1,276 ± 0,157	1,079 ± 0,047	3,296 ± 0,266

se observó a las 29,4 HPF, empezando desde los bordes del iris; la pigmentación del plasma sanguíneo se evidenció a las 31,4 HPF. Los dientes en mandíbula y maxila se evidenciaron a la edad de 30 HPF y a las 39 HPF la boca está bien abierta y presentando movimientos. Se observó a las 34,4 HPF una pigmentación dendrítica del tronco ubicada encima del intestino.

Preflexión: inició a las 43,4 HPF con la alimentación exógena y el comportamiento caníbal de las larvas. Las larvas presentan ojos pigmentados; se mantiene el vitelo, el intestino es de color verde antes de la fijación e incoloro después de esta. La longitud estándar promedio fue $6,754 \text{ mm} \pm \text{D.E. } 0,243$ (tabla 3). La mandíbula y maxila están bien desarrolladas y presentan dientes. Se observan las aletas pectorales sin radios y son evidentes las membranas bases para la formación de las aletas caudal y anal. Se dificultó la observación de los otolitos. En esta fase comenzó la insuflación de la vejiga natatoria (48,4 HPF) y los melanóforos aparecen en la cabeza (78,4 HPF).

Flexión: el comienzo de la flexión de la notocorda se observó a las 105,4 HPF, junto con la presencia de elementos de soporte de la aleta caudal (figura 3). La longitud estándar promedio fue $8,824 \text{ mm} \pm \text{D.E. } 0,748$. La vejiga natatoria se evidenció llena, comienzan a surgir los radios en las aletas dorsal, anal y la caudal. Hay contenido estomacal. La pigmentación de la cabeza cubre cerca del 50% de su área, el resto del cuerpo tiene pigmentación incipiente. Al final de esta fase comienza la absorción de la aleta primordial.

Postflexión: inicia con la formación del botón de la aleta pélvica, esto ocurrió a las 183,4 HPF (7,6 días). La longitud estándar promedio es de $11,916 \text{ mm} \pm \text{D.E. } 0,469$. El desarrollo de la aleta adiposa comienza a evidenciarse. La diferenciación de la aleta pélvica se da las 228,7 HPF. Los individuos de la última muestra obtenida a las 348,7 HPF (14,5 días) no alcanzaron el periodo juvenil ya que no se evidenció la formación de escamas ni el desarrollo total de los radios en las aletas.

Las longitudes corporales (altura del cuerpo, longitud de la cabeza y diámetro del ojo, entre otras) en las larvas tuvieron un incremento asociado con

el número de HPF (figura 4).

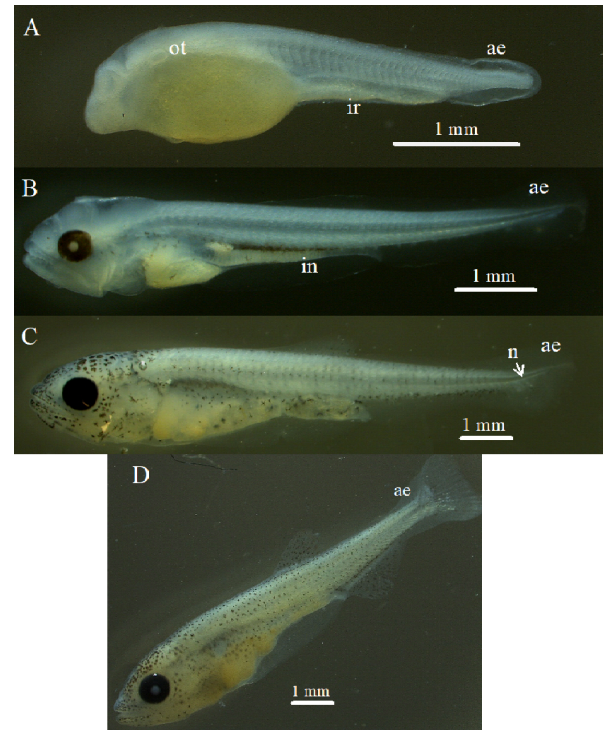


Figura 3. Fases durante el periodo larval: **A.** Larva vitelina, se observa la vesícula ótica (ot) y el intestino rudimentario (ir). **B.** Preflexión, reducción del vitelo, formación del intestino (in), aleta embrionaria (ae). **C.** Flexión, inicia flexión de notocorda (n). **D.** Postflexión, observar el incremento de las pigmentaciones.

Los miómeros preanales se mantuvieron relativamente constantes (23–25) durante el periodo larval y los radios de las aletas caudal (3 ± 1 a 20 ± 0), anal (2 ± 3 a 22 ± 1) y dorsal (1 ± 2 a 10 ± 0) tuvieron un aumento drástico al cambiar de flexión a postflexión, algunos individuos en preflexión no presentaban radios en la aleta caudal, anal y dorsal (tabla 3 y 4), esto probablemente debido a la dificultad de observación en esta fase y por esto su desviación estándar es mayor a la media de los datos.

Algunos embriones sufrieron deformidades anatómicas (curvatura de la columna vertebral, mandíbulas poco desarrolladas o sesgadas) (figura 5), que les impedirían alimentarse y finalmente causarían su muerte (Baras y Lucas, 2010).

Tabla 3. Medidas morfológicas tomadas a larvas de *B. moorei* (mm, media \pm desviación estándar) H-AA: hocico-aleta anal, H-AP: hocico-aleta pectoral, H-AD: hocico-aleta dorsal

Periodo	Fase	n	Longitud Estándar	Longitud Total	Longitud Cabeza	Longitud Hocico	Longitud H-AA	Longitud H-AP	Longitud H-AD	Altura del cuerpo	Altura de la cabeza
Larva	Larva vitelina	30	3,692 \pm 0,096	3,759 \pm 0,095	0,416 \pm 0,035	0,133 \pm 0,020	N/A	N/A	N/A	0,979 \pm 0,040	0,744 \pm 0,065
Larva	Preflexión	30	6,754 \pm 0,243	6,833 \pm 1,120	1,754 \pm 0,090	0,429 \pm 0,038	N/A	1,553 \pm 0,063	N/A	1,151 \pm 0,054	1,252 \pm 0,082
Larva	Flexión	30	8,824 \pm 0,748	9,202 \pm 0,775	2,270 \pm 0,214	0,577 \pm 0,069	5,593 \pm 0,536	2,165 \pm 0,186	3,942 \pm 0,366	1,587 \pm 0,197	1,567 \pm 0,165
Larva	Postflexión	30	11,916 \pm 0,469	13,212 \pm 0,596	3,485 \pm 0,166	0,983 \pm 0,072	7,727 \pm 0,300	3,332 \pm 0,229	6,304 \pm 0,241	2,534 \pm 0,196	2,320 \pm 0,123

Tabla 4. Medidas morfológicas tomadas a larvas de *B. moorei* (mm, media \pm desviación estándar) AD: aleta dorsal; AA: aleta anal; AC: aleta caudal.

Periodo	Fase	n	Diámetro del ojo	Miómeros pre-anales	Miómeros post-anales	Miómeros totales	Radios AD	Radios AA	Radios AC
Larva	Larva vitelina	30	0,192 \pm 0,015	23 \pm 1	10 \pm 1	33 \pm 2	0	0	0
Larva	Preflexión	30	0,434 \pm 0,017	25 \pm 1	19 \pm 1	45 \pm 1	0	0	0
Larva	Flexión	30	0,615 \pm 0,056	25 \pm 2	20 \pm 2	45 \pm 2	1 \pm 2	2 \pm 3	3 \pm 1
Larva	Postflexión	30	0,986 \pm 0,046	23 \pm 2	20 \pm 1	43 \pm 2	10 \pm 0	22 \pm 1	20 \pm 0

DISCUSIÓN

Los huevos fertilizados de *B. moorei*, al igual que la mayoría de los peces teleósteos, se clasifican como telolecíticos porque contienen una gran cantidad de yema distribuida uniformemente (Gomes et al., 2011; Marques et al., 2008; Perini et al., 2010). El tamaño de los huevos hidratados de *B. moorei* es de 2,932 mm \pm D.E 0,119 y de *B. orthotaenia* es de 3,094 \pm 0,080 mm (Gomes et al., 2011), estas medidas suelen ser similares entre especies del mismo género y dependiendo de diversos factores o variables ambientales. La escisión de ovocitos de *B. moorei* al igual que *B. orthotaenia* (Gomes et al., 2011) y *B. cephalus* (Alexandre et al., 2009) siguió el patrón meroblástico restringido al polo animal, como se observa comúnmente en teleósteos (Amorim et al., 2009; Gomes et al., 2007; Gomes et al., 2011; Meijide y Guerrero et al., 2000; Ninhaus-Silveira et al., 2010).

La disminución del tamaño de los blástomeros a medida que aumenta su número también se reporta para *B. orbignyianus* (Ganeco, 2003 citado en Alexandre et al., 2009), *Prochilodus lineatus* (Ninhaus-Silveira et al., 2006 citado en Alexandre et al., 2009), *B. cephalus* (Alexandre et al., 2009) y *B. moorei* en el actual estudio.

El periodo entre la fertilización del huevo y la salida del organismo es llamado periodo de incubación (Aral et al., 2011). El desarrollo embrionario de *B. cephalus*, desde la fertilización hasta la incubación de larvas, duró 11 h a 26 °C (Alexandre et al., 2009) y según David-Ruales et al. (2020) para *B. moorei* duró 13 h a 26 °C. En el actual estudio duró 14 h a 26,5–27,5 °C. La diferencia con *B. cephalus* se debe probablemente al factor especie y a las temperaturas

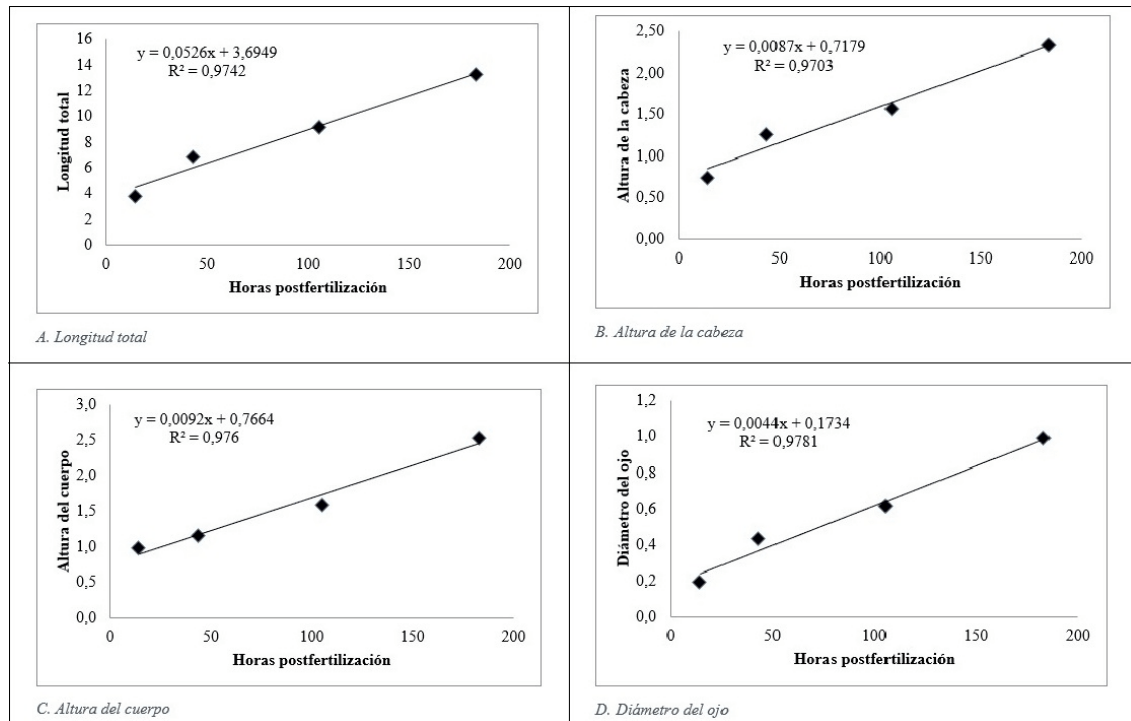


Figura 4. Relación entre el número de HPF y algunas longitudes corporales (medias) de *Brycon moorei* durante el periodo larval. Cada punto representa el valor promedio de la variable medida a los ejemplares dentro de una misma fase y que fueron obtenidos en un tiempo posterior a la fertilización.

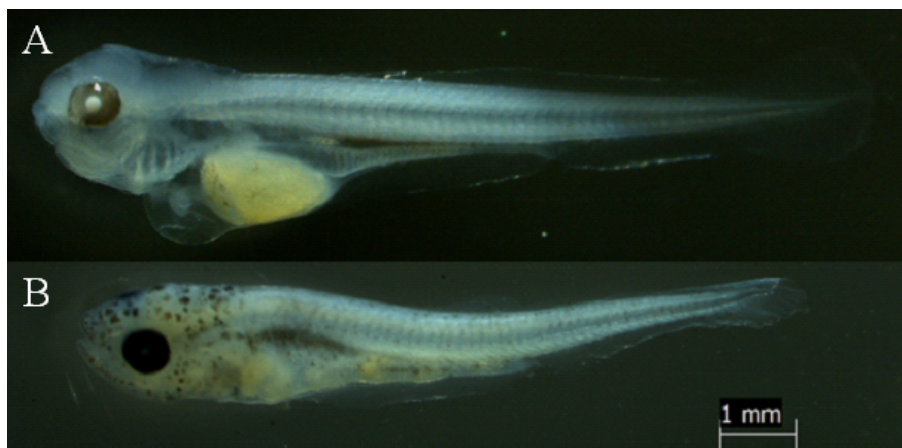


Figura 5. Deformidades anatómicas A. Mandíbulas poco desarrolladas y B. Curvatura de la columna vertebral.

óptimas para su desarrollo; con el trabajo de David-Ruales et al. (2020) sobre *B. moorei*, la diferencia de una hora posiblemente se deba a las condiciones controladas con las que trabajaron. Podríamos decir que la temperatura óptima para el desarrollo embrionario de *B. moorei* sería de 26 °C ya que el no controlar esta variable podría retardar su desarrollo.

La identificación del cierre del blastóporo es importante en la acuicultura, ya que indica que la fertilización fue exitosa (Gomes et al., 2011). Para *B. moorei* fue posible identificar este evento a las 6,4 HPF tiempo similar a lo que ocurre en otras especies de *Brycon*, por ejemplo, *B. orthotaenia* 7,5 HPF a 24 °C (Gomes et al., 2011), pero muy diferente a *B.*



nattereri 25 HPF a 19 °C (Maria et al., 2017), ya que esta última especie habita en aguas más frías y estas temperaturas hacen que el desarrollo sea mucho más lento. Algunos autores consideran que la etapa epibólica al 100% es equivalente al cierre del blastoporo y atribuyen este momento a la apertura del intestino primitivo en larvas (Sampaio-Nakauth et al., 2016).

En algunas especies los órganos se diferencian después de la eclosión, durante o después de la metamorfosis. Las larvas de este tipo de especies se llaman larvas altriciales (Çelik et al., 2014; Falk-Petersen y Hansen, 2001) y es lo que ocurre con *B. moorei*.

La embriogénesis de *B. moorei*, tal como lo menciona Gomes et al. (2011) para *B. orthotaenia* se considera rápida, similar a otros Characiformes migratorios con estrategias reproductivas de desove total sin cuidado parental como *Prochilodus lineatus* (Ninhaus-Silveira et al., 2006 citado en Gomes, 2011) y *Leporinus piau* (Borçato et al., 2004 citado en Gomes, 2011).

En la eclosión, el embrión siempre sale con la cabeza y la parte delantera del cuerpo (Aral et al., 2011). Con ayuda del desprendimiento de la cola el embrión puede romper el corión gracias a los movimientos que genera. El desprendimiento se dio a las 11 HPF y se mantiene para el resto de su crecimiento (figura 6). El desarrollo embrionario relativamente rápido es una característica común entre las especies con estrategias reproductivas que involucran la migración y el desove en ambientes lóticos (Sampaio-Nakauth, 2016; Sanches et al., 2001), y para el género *Brycon* puede considerarse una ventaja en el proceso de reproducción (Andrade-Talmelli et al., 2001; Romagosa et al., 2001; Sampaio-Nakauth, 2016).

En cuanto al tracto digestivo, la formación del intestino empezó a las 13 HPF (figura 6) y a las 43 HPF se observó contenido estomacal lo que podría indicar un funcionamiento normal. Es de esperarse la formación rápida ya que es un órgano relacionado con el procesamiento del alimento y es una de las actividades principales para la sobrevivencia; las larvas se enfrentan a la necesidad de capturar su alimento con rapidez (Rivera y Botero, 2009), otorgando energía necesaria para mantener su metabolismo, crecer y

asegurar su sobrevivencia (Civera et al., 2004; Rivera y Botero, 2009). La apertura de la boca, también relacionada con la alimentación, comenzó a las 23 HPF y a las 43 HPF la larva está capacitada para perseguir, capturar, tragar y digerir la presa (alimento vivo) (Rivera y Botero, 2009; Verreth, 1999). El ano abierto se evidenció a las 24 HPF y se consolidó a las 43 HPF cuando se observaron heces saliendo del tracto digestivo. Los dientes se evidenciaron a las 30 HPF y a las 43 HPF se da alimentación exógena. La absorción del vitelo ocurrió entre las 30 HPF y las 50 HPF (figura 6); la larva todavía usa las reservas vitelinas (Rivera y Botero, 2009) en la fase de preflexión, pero inicia el proceso de alimentación (Rivera y Botero, 2009) exógena. La pigmentación del ojo ocurrió desde las 29 HPF (figura 6), condición necesaria para la agudeza visual, imprescindible para la captura de alimento y escape de depredadores.

El tiempo de eclosión para *B. moorei*, según Baras et al. (2000), fue 17– HPF a 27 °C, lo cual difiere de nuestro resultado ya que este proceso se dio en un tiempo de 13–14 HPF a 26,3 °C, esta diferencia puede deberse a la temperatura ya que en este estudio no se pudo controlar esta variable (incubación a 27,4–26,3 °C). Con estos resultados podríamos inferir que al disminuir la temperatura de incubación gradualmente se acelera el proceso de desarrollo y por ende la eclosión ocurre más rápido; como se mencionó anteriormente, los 26 °C se consideran como la temperatura óptima para el desarrollo embrionario.

Pese a esto, las temperaturas óptimas de desarrollo son diferentes para cada especie, la hora de eclosión y la temperatura de *B. moorei* en este estudio son similares a otros estudios con *B. moorei* 12 HPF a 26 °C (David-Ruales et al., 2020), y a las especies *B. insignis* 14 HPF a 26 °C (Andrade-Talmelli et al., 2001), *B. gouldingi* 14 HPF a 26 °C (Faustino et al., 2015); y difiere de *B. amazonicus* 13 HPF a 28 °C (Mira-López et al., 2007; Nakaghi et al., 2014).

Las vesículas ópticas y óticas surgieron a las 9 y 14 HPF respectivamente (figura 6). Según lo observado por Sampaio-Nakauth et al. (2016) y Falk-Petersen (2005), en la etapa en que emergen estas cápsulas, las larvas no tienen estabilidad en el agua, coordinación de movimientos o agudeza visual. En *B. amazonicus*,

Sampaio-Nakauth et al. (2016) observaron cápsulas ópticas entre las 6 y 8 HPF, coincidiendo con los resultados para *B. cephalus*, según lo observado por Alexandre et al. (2010) (26 °C), Romagosa et al. (2001) (26 °C) y Lopes et al. (1995) (30 °C). La formación de estas estructuras demora un poco más para *B. moorei*, la observación es difícil desde el estereoscopio y se recomienda usar métodos de diafanización para mejorar el análisis.

Los miómeros se observaron a las 9 HPF antes de la eclosión, estos no fueron contados sino hasta que se dio la eclosión. La larva vitelina de *B. moorei* presentó $23,17 \pm 1$ miómeros preanales; Bettinelli-Nogueira et al. (2012) reportan para *B. orbignyanus* $26,5 \pm 1,2$ miómeros preanales, la dorada presenta menos miómeros que *B. orbignyanus*. Nuevamente, para mejorar la observación de esta característica se aconseja utilizar métodos de tinción, debido a la inconsistencia entre este estudio y el de David-Ruales et al. (2020) en cuanto a la diferencia en la cantidad de miómeros (pre-anales $23,17 \pm 1$ y $28,65 \pm 4,7$, respectivamente) para la misma especie. Ya que el número de miómeros representa un carácter comúnmente empleado para la identificación y diferenciación taxonómica de larvas de peces (Sousa y Severi, 2002), es necesario que este aspecto sea aclarado. La larva vitelina no presenta melanóforos lo que es una característica común en los teleósteos neotropicales de agua dulce (Bettinelli et al., 2012; Godinho et al., 2003; Nakatani et al., 2001). La longitud total fue $3,759\text{mm} \pm \text{D.E } 0,095$ un poco más pequeña comparada con *B. nattareri* ($6,32 \pm 0,69$ mm; Maria et al., 2017), pero similares a otras especies de *Brycon*, tal como *B. orbignyanus* (4,46 mm; Reynalte-Tataje et al., 2004). Según David-Ruales et al. (2020) para *B. moorei* la longitud total es $4,74 \pm 0,05\text{mm}$, este resultado discrepa, aunque no en gran medida del nuestro y podría deberse a las metodologías utilizadas, pues los individuos se midieron en diferentes tiempos dentro de la etapa larval vitelina.

Los melanóforos dendríticos de las larvas en fase de preflexión van desde unos pocos pigmentos en la parte anterior-superior del vitelo siguiendo una línea por encima de este y van aumentando en la zona del intestino, los cuales se difuminan en la

fase de flexión para concentrarse encima de la vejiga natatoria. En postflexión, los pigmentos se distancian y no son tan agrupados, se forman nuevos pigmentos en la aleta dorsal y anal y los de la cabeza se intensifican. Estas observaciones coinciden con la hechas por David-Ruales et al. (2020) sobre la misma especie. Se pueden usar descripciones detalladas de la distribución de los cromatóforos en el cuerpo para identificar las especies en una etapa temprana de su desarrollo (Bettinelli et al., 2012; Meijide y Guerrero, 2000; Nakatani et al., 1997; Santos y Godinho, 2002). Los pigmentos encima del intestino también fueron observados por Bettinelli et al. (2012) en las larvas de *B. orbignyanus*. En la Piracanjuba (*B. orbignyanus*), se observaron cromatóforos dendríticos en las larvas a partir de 12 h posteclosión (HPE) y a las 24 HPE se habían diseminado por toda la piel del embrión como fue registrado previamente por Bettinelli et al. (2012) y Maciel et al. (2010).

La aleta primordial es posiblemente una adaptación para la locomoción en aguas suaves y menos turbulentas y también puede funcionar en la respiración al aumentar la relación de la superficie de la larva (Bettinelli et al., 2012; Geerinckx et al., 2008; Snik et al., 1997). Esta aleta empieza a desarrollarse a partir de la fase de larva vitelina a las 14 HPF (inicia el nado vertical) y se reabsorbe con el tiempo hasta las 228 HPF.

Durante la etapa larval, el peso y la longitud incrementan debido a la diferenciación progresiva de los sistemas corporales y al desarrollo característico de larva en adulto (Gomes et al., 2011; Kendall et al., 1984). En la figura 4 se observa un ajuste lineal positivo y significativo de la longitud total de los individuos en cada fase larval respecto a las horas post-fertilización. También se observa la misma relación con otras variables corporales, Según Baras et al. (2010) el crecimiento en la longitud del cuerpo es casi lineal en los peces jóvenes, por lo que se pueden hacer comparaciones sencillas entre los peces de diferentes tamaños.

La flexión de la notocorda da paso a la formación completa del esqueleto caudal (Hernández et al., 2012; Kendall et al., 1984). Los soportes de las aletas empiezan a formarse a las 43,4 HPF con las hipurales



en la aleta caudal, esta formación se extiende hasta las 348,7 HPF (figura 6) donde ya están formados los radios de la aleta caudal, dorsal y anal pero aún no los de las aletas pélvicas y pectorales. Estas estructuras son esenciales ya que son las propulsoras que dan dirección al nadar.

En *B. moorei* el comportamiento caníbal se presenta a una edad muy temprana a más tardar 20–24 HPE a 27 °C (Baras et al., 2010, 2000; Baras y Jobling, 2002; Vandewalle et al., 2005), coincidiendo con David-Ruales et al. (2020) para la misma especie 22 HPE a 26 °C, pero en el actual estudio se presentó canibalismo a las 29 HPE a 25,6 °C; en definitiva, aunque la temperatura es una variable importante a tener en cuenta, a pesar de las diferencias los valores se encuentran dentro del rango considerado normal ya que la alimentación exógena comienza antes de las 40 HPF (Baras et al., 2010, 2000; Vandewalle et al., 2005). El diámetro del ojo y la longitud estándar para *B. moorei* en preflexión fue 0,43 mm ± D.E 0,017 y 6,75 mm ± D.E 0,24 y para *B. amazonicus* 0,30 ± 0,13 mm y 6,17 ± 0,38 mm (Sampaio-Nakauth et al., 2016), medidas que por sí solas no funcionan para diferenciar las especies en periodos tempranos debido a la gran similitud; por lo anterior es necesario considerar otras características, por ejemplo, en *B. amazonicus* se evidencian pigmentos al mismo tiempo en la cabeza y tronco a las 36 HPF pero en *B. moorei* aparecen primeros los pigmentos del tronco 34,4 HPF y luego los de la cabeza a las 78,4 HPF, aspecto importante al momento de identificar especies ya que representan características específicas utilizadas en la taxonomía (Sampaio-Nakauth et al., 2016).

Encontramos en un mismo tiempo de desarrollo, individuos en diferentes fases de desarrollo, probablemente debido a los diferentes tiempos de desove que tuvo cada hembra. La diferencia en los tamaños es más notable en el periodo larval en la fase de preflexión, producto de la depredación o audacia de la larva en búsqueda de recursos, dado que comienza la alimentación exógena.

En el inicio de la preflexión, Maria et al. (2017) reportan, para *B. nattareri*, una absorción total del vitelo; en este estudio, las larvas en esta fase aún tienen vitelo, presentando así una alimentación mixta, es

decir, la alimentación exógena comenzó antes de la absorción total del saco vitelino. Para *B. moorei* esto podría ser una desventaja, porque la presencia del saco vitelino dificultaría el nado y por ende la captura de presas (Atencio, 2000; Mira-López, 2007). Por otro lado, esto probablemente le permitiría sobrevivir por más horas ante las dificultades para encontrar alimento (Atencio, 2000; Mira-López, 2007). Vandewalle (2005) menciona que a las 25 HPE *B. moorei* inicia la piscivoría y el canibalismo (el saco vitelino solo se reabsorbe completamente después de las 36 h); en nuestras observaciones a las 29 HPE comenzó el canibalismo y a las 30 HPE la absorción del vitelo. A esta edad los dientes están completamente desarrollados.

El llenado de la vejiga natatoria se considera una de las etapas más críticas del desarrollo larvario (Çelik et al., 2014; Blaxter, 1992; Pelberg et al., 2008). Para *B. moorei* se presentó a partir de las 48 HPF (figura 6). La vejiga natatoria de *B. orbignyanus* se insufló antes del agotamiento del saco vitelino (Bettinelli et al., 2012) igual que para *B. moorei* en este estudio, donde pudo lograr una flotabilidad neutra, necesaria para que las larvas desarrollen actividades de natación energéticamente menos costosas (Bettinelli et al., 2012). La natación vertical errática está asociada con el proceso de llenado de la vejiga (Maciel et al., 2010; Sampaio-Nakauth, 2016) y a la carencia de las aletas pectorales. Este comportamiento, asociado con movimientos mandibulares consecutivos seguidos de ataques frecuentes se presentó a las 34 HPF, podría asociarse con el mecanismo para desarrollar estructuras musculares y esqueléticas involucradas en la captura y detención del primer alimento (Herbing, 2001; Sampaio-Nakauth, 2016).

La mayoría de las larvas inflan sus vejigas natatorias en la etapa de desarrollo correspondiente al momento de absorción del saco vitelino y al inicio de la alimentación exógena (Battaglione y Talbot, 1990; Çelik et al., 2014; Doroshev y Cornacchia, 1979). En esta ocasión la formación de este órgano empezó antes de la alimentación exógena y de la absorción del vitelo. Sería interesante realizar estudios a partir de análisis histoquímicos para determinar con certeza la total absorción de saco vitelino y la formación de la vejiga natatoria.

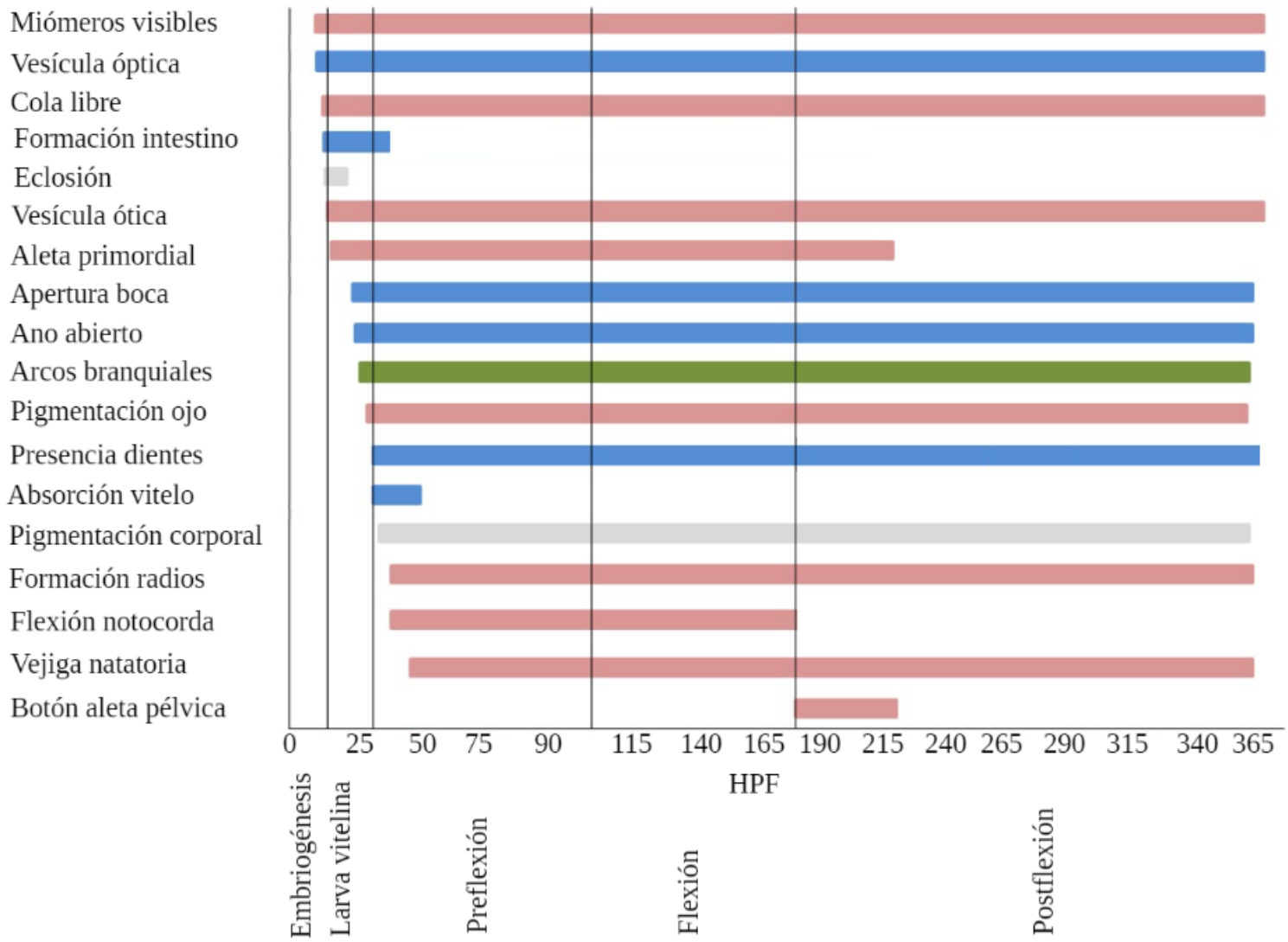


Figura 6. Fases en las que se observan estructuras en relación con las Horas post fertilización HPF. **Azul:** estructuras asociadas con la alimentación. **Rosado:** estructuras asociadas con el nado y movimiento. **Verde:** estructuras asociadas con la respiración.

Se evidenciaron dientes a las 30 HPF (16 HPE); según Vandewall (2005) para *B. moorei* los primeros dientes orales aparecen no más tarde de las 3 h posteriores a la eclosión, pero permanecen cubiertos de epitelio hasta 45 h. Con el estereoscopio no fue posible observar los dientes cubiertos de epitelio y tampoco se hizo el seguimiento del proceso de la formación de los dientes, solo hasta que fueron expuestos.

La temperatura es una variable importante sobre todo durante la incubación, se evidencia la diferencia de horas cuando se da el cierre del blastóporo a las 6,4 HPF en *B. moorei* y a las 25 HPF en *B. nattareri* especie que habita aguas frías; para las otras especies de *Brycon* es similar ya que habitan aguas más cálidas. Especulamos que cada fase de desarrollo presentará una temperatura óptima.

Otro rasgo importante es la formación de los órganos que hacen parte del sistema digestivo, la fase de larva vitelina es donde se da el establecimiento de órganos como la apertura de boca y ano, y la formación dientes e intestino, importantes para el paso y permanencia de la preflexión en donde comienza la alimentación exógena.

Brycon moorei es una especie que mantiene proporcionalidad corporal durante los estadios tempranos como lo indican las relaciones lineales. La dorada presentó menos cantidad de miómeros preanales que *B. orbignyanus*. Los pigmentos surgen al mismo tiempo en el tronco y la cabeza de *B. amazonicus* mientras para *B. moorei* se dan en diferentes tiempos. Estas características se deben considerar al momento de la identificación y no se deben individualizar. Se recomienda tener gran cuidado al observar la cantidad miómeros y radios, principalmente cuando las larvas están en flexión ya que son características utilizadas para la identificación, igualmente la distribución y el tipo de pigmentación que se presentan en las etapas.

Los resultados de este estudio pueden usarse para explicar el panorama general de los primeros estadios larvales en condiciones de cultivo y pueden ayudar al desarrollo de mejores métodos para cría de larvas en la producción (Çelik et al., 2014), a encontrar caracteres diagnósticos para la taxonomía y sitios de

reproducción importantes para la conservación de la especie.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos la financiación por parte del convenio CT-2017-001714 Universidad de Antioquia-Empresas Públicas de Medellín (UdeA-EPM) y el apoyo brindado por el personal de la Piscícola Doradal, a las personas del grupo de ictiología GIUA y su compromiso para lograr obtener los resultados

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no existe conflicto de interés.

REFERENCIAS

- Alexandre, J. S., Ninhaus-Silveira, A., Veríssimo-Silveira, R., Buzollo, H., Senhorini, J. A., & Penteado-Chaguri, M. (2009). Structural analysis of the embryonic development in *Brycon cephalus* (Günther, 1869). *Zygote*, 18(2), 173–183. DOI:10.1017/S0967199409990190
- Amorim, M. P., Gomes, B. V. C., Martins, Y. S., Sato, Y., Rizzo, E., & Bazzoli, N. (2009). Early development of the silver catfish *Rhamdia quelen* (Quoy Gaimard, 1824) (Pisces: Heptapteridae) from the São Francisco River Basin, Brazil. *Aquaculture Research*, 40, 27–35. DOI:10.1111/j.1365-2109.2008.02079.x
- Andrade-Talmelli, E. F., Kavamoto, E. T., Romagosa, E., & Fenerich-Verani, N. (2001). Embryonic and larval development of the piabanha, *Brycon insignis* Steindachner, 1876 (Pisces, Characidae). *Boletim do Instituto de Pesca*, 27(1), 151–160. <https://www.pesca.sp.gov.br/boletim/index.php/bip/article/view/685/669>
- Aral, F., ahnöz, E., & Dou, Z. (2011). Embryonic and larval development of freshwater fish. In F. Aral, Z. Dou (Eds.), *Recent advances in fish farms* (pp. 83–94). <https://www.intechopen.com/books/recent-advances-in-fish-farms/embryonic-and-larval-development-of-freshwater-fish>
- Arias-Gallo, M., Jiménez-Segura, L. F., & Dorado, M. P. (2010). Desarrollo larval de *Prochilodus magdalenae* (Steindachner, 1879) (Pisces: Prochilodontidae), Río Magdalena, Colombia. *Actualidades Biológicas*, 32(93), 199–208. <http://hdl.handle.net/10495/9573>
- Atencio-García, V. J. (2000). Influência da primeira alimentação na alevinagem do yamú *Brycon siebenthalae* (Eigenmann, 1912). [Tese de mestrado]. Universidade Federal de Santa Catarina.
- Bagenal, T. B., & Braum, E. (1978). Eggs and early life history. In T. B. Bagenal (Ed.), *Methods for assessment of fish production in freshwater*. (3rd ed., pp. 165–201). Oxford:



- Blackwell Scientific.
- Baras, E., Ndao, M., Maxi, M. Y. J., Jeandrain, D., Thomé, J. P., Vandewalle, P., & Mélard, C. (2000). Sibling cannibalism in dorada under experimental conditions. I Ontogeny, dynamics, bioenergetics of cannibalism and prey size selectivity. *Journal of Fish Biology*, 57(4), 1001–1020. DOI: 10.1006/jfbi.2000.1366
- Baras, E., & Jobling, M. (2002). Dynamics of intracohort cannibalism in cultured fishes. *Aquaculture Research*, 33, 461–479. DOI:10.1046/j.1365-2109.2002.00732.x
- Baras, E., & Lucas, M.C. (2010). Individual growth trajectories of sibling *Brycon moorei* raised in isolation since egg stage, and their relationship with aggressive behaviour. *Journal of Fish Biology*, 77(4), 985–997. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2010.02740.x
- Battaglene, S. C., & Talbot, R.B. (1990). Initial swim bladder inflation in intensively reared Australian bass larvae, *Macquaria novemaculeata* (Steindeachner) (Perciformes: Percichthyidae). *Aquaculture*, 86(4), 431–442. DOI:10.1016/0044-8486(90)90331-G
- Bettinelli-Nogueira, L., Lima-Godinho, A., & Pereira-Godinho, H. (2012). Early development and allometric growth in hatcheryreared characin *Brycon orbignyanus*. *Aquaculture Research*, 45(6), 1004–1011. DOI:10.1111/are.12041
- Blaxter, J. H. S. (1992). The effect of temperature on larval fishes. *Journal of Zoology*, 42, 336–357. DOI:10.1163/156854291X00379
- Borçato, F. L., Bazzoli, N., & Sato, Y. (2004). Embryogenesis and larval ontogeny of the piau-gordura, *Leporinus piau* (Fowler) (Pisces, Anostomidae) after induced spawning. *Revista Brasileira de Zoologia*, 21, 117–122. DOI: 10.1590/S0101-81752004000100019
- Çelik, I., Çelik, P., Gürkan, M., & ahin, T. (2014). Larval development of the freshwater angelfish *Pterophyllum scalare* (Teleostei: Cichlidae). *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 14(4), 863–874. DOI: 10.4194/1303-2712-v14i4_3
- Civera, R., Alvarez, C., & Moyano, F. (2004). *Nutrición y alimentación de larvas de peces marinos*. Avances en nutrición acuícola VII. Memorias del VII simposio internacional de nutrición acuícola, Hermosillo, Sonora, México. https://www.researchgate.net/publication/259570430_Nutricion_y_Alimentacion_de_Larvas_de_Peces_Marinos
- Dahl, G. (1971). *Los peces del norte de Colombia*. Ministerio de agricultura, Instituto de desarrollo de los recursos naturales renovables (INDERENA). Talleres litografía Arco. <https://repository.agrosavia.co/handle/20.500.12324/33216>
- David-Ruales, C. A., Machado-Fracalossi, D., Betancur-Gonzalez, E. M., Rodríguez-Franco, N., Castañeda-Álvarez, G., Florez-Restrepo, C., & Vásquez-Torres, W. (2020). Relaciones alométricas en estadios tempranos de la especie *Brycon moorei* Steindachner (Characidae), en condiciones controladas. *Actualidades Biológicas*, 42(113), 1–21. DOI:10.17533/udea.acbi.v42n113a02
- Doroshev, S. I., & Cornacchia, J. W. (1979). Initial swim-bladder inflation in the larvae of *Tilapia mossambica* (Peters) and *Morone saxatilis* (Walbaum). *Aquaculture*, 16, 57–66. DOI: 10.1016/0044-8486(79)90172-8
- Falk-Petersen, I. B., & Hansen, T. K. (2001). Organ differentiation in newly hatched common wolffish. *Journal of Fish Biology*, 59(6), 1465–1482. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2001.tb00212.x
- Falk-Petersen, I. B. (2005). Comparative organ differentiation during early life stages of marine fish. *Fish & Shellfish Immunology*, 19(5), 397–412. DOI: 10.1016/j.fsi.2005.03.006
- Fuiman, L.A & Higgs, D.M. (1997). Ontogeny, growth, and the recruitment process. In R. C. Chambers, & E. A. Trippel (Eds.), *Early life history and recruitment in fish populations* (pp. 225–249). Springer. DOI:10.1007/978-94-009-1439-1
- Ganeco, L. N. (2003). Análise dos ovos de piracanjuba, *Brycon orbignyanus* (Valenciennes, 1849), durante a fertilização e o desenvolvimento embrionário, sob condições de reprodução induzida. [Tese de mestrado]. Universidade Estadual Paulista.
- Geerinckx, T., Verhaegen, Y., & Adriaens, D. (2008). Ontogenetic allometries and shape changes in the suckermouth armoured catfish *Ancistrus cf. triradiatus* Eigenmann (Loricariidae, Siluriformes), related to suckermouth attachment and yolk-sac size. *Journal of Fish Biology*, 72(4), 803–814. DOI:10.1111/j.1095-8649.2007.01755.x
- Godinho, H. P., Santos, J. E., & Sato, Y. (2003). Ontogênese larval de cinco espécies de peixes do São Francisco. In H. P. Godinho, A. L. Godinho (Ed.), *Águas, peixes e pescadores do São Francisco das Minas Gerais* (pp. 133–148). <http://www.sfrancisco.bio.br/arquivos/GodinoH001>.
- Gomes, B. V. C., Scarpelli, R. S., Arantes, F. P., Sato, Y., Bazzoli, N., & Rizzo, E. (2007). Comparative oocyte morphology and early development in three species of trahiras from the São Francisco River basin, Brazil. *Journal of Fish Biology*, 70(5), 1412–1429. DOI:10.1111/j.1095-8649.2007.01420.x
- Gomes, R. Z., Sato, Y., Rizzo, E., & Bazzoli, N. (2011). Early development of *Brycon orthotaenia* (Pisces: Characidae). *Zygote*, 21(1), 11–20. DOI:10.1017/S0967199411000311
- Hernández, D. R., Casciotta, J. R., Santinón, J.J., Sánchez, S., & Domitrovic, H. A. (2012). Desarrollo ontogénico de la columna vertebral y del esqueleto caudal en larvas de *Rhamdia quelen* en condiciones de larvicultura intensiva. *International Journal of Morphology*, 30(4), 1520–1525 DOI:10.4067/S0717-95022012000400041.
- Herbing, H. V. (2001). Development of feeding structures in larval fish with different life histories: winter flounder and Atlantic cod. *Journal of Fish Biology*, 59(4), 767–782. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2001.tb00148.x
- Howes, G. 1982. Review of the genus *Brycon* (Teleostei: Characoidei). *Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology*, 43(1), 1–47. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/2260663#page/11/mode/1up>
- Jiménez-Segura, L. F. (2007). Ictioplancton y reproducción de los peces en la cuenca media del río Magdalena (sector de Puerto Berrio, Antioquia) [Tesis de Doctorado]. Universidad de Antioquia.
- Jiménez-Segura, L. F., Galvis-Vergara, G., Cala-Cala, P., García-Alzate, C. G., López-Casas, S., Ríos-Pulgarín, M. I., Arango, G.A., Mancera Rodríguez, N., Gutiérrez-Bonilla, F., & Álvarez-León, R. (2016). Freshwater fish faunas, habitats, and conservation challenges in

- the Caribbean River basins of north-western South America. *Journal of Fish Biology*, 89(1), 65–101. DOI:10.1111/jfb.13018
- Kendall, A. W. Jr., Ahlstrom, E. H. Jr., & Moser, H. G. (1984). Early life history stages of fishes and their characters. In H. G. Moser, W. J. Richards, D. M. Cohen, M. P. Fahay, A. W. Kendall, Jr., and S. L. Richardson (Eds.), *Ontogeny and systematics of fishes. Spec. Publ. No. 1. American Society of Ichthyologists and Herpetologists*, 1, 11–22. https://openlibrary.org/books/OL15149761M/Ontogeny_and_systematics_of_fishes
- Lopes, R. N. M., Senhorini, J. A., & Soares, M. C. F. (1995). Desenvolvimento embrionário e larval do matrinxã *Brycon cephalus* Günther, 1869 (Pisces, Characidae). *Boletim Técnico do CEPTA*, 8, 25–39.
- Maciél, C. M. R. R., Lanna, E. A. T., Maciel, J. A., Donzele, J. L., Neves, C. A., & Menin, E. (2010). Morphological and behavioral development of the piracanjuba larvae. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 39(5), 961–970. DOI: 10.1590/S1516-35982010000500004.
- Maldonado-Ocampo, J. A., Ortega-Lara, A., Usma-Oviedo, J. S., Galvis-Vergara, G., Villa-Navarro, F. A., Vásquez-Gamboa, L., Prada-Pedrerros, S., & Ardila-Rodríguez, C. (2005). *Peces de los andes de Colombia*. Instituto de investigaciones de recursos biológicos Alexander von Humboldt. http://awsassets.panda.org/downloads/peces_de_los_andes_de_colombia.pdf
- Maria, A. N., Nihaus-Silveira, A., Orfão, L. H., & Viveiros, A. T. M. (2017). Embryonic development and larval growth of *Brycon nattereri* Günther, 1864 (Characidae) and its implications for captive rearing. *Zygote*, 25(6), 711–718. DOI:10.1017/S0967199417000594
- Marques, C., Nakaghi, L. S. O., Faustino, F., Ganeco, L. N., & Senhorini, J. A. (2008). Observation of the embryonic development in *Pseudoplatystoma coruscans* (Siluriformes: Pimelodidae) under light and scanning electron microscopy. *Zygote*, 16(4), 333–342. DOI: 10.1017/S0967199408004838
- Meijide, F. J., & Guerrero, G. A. (2000). Embryonic and larval development of a substrate-brooding cichlid *Cichlasoma dimerus* (Heckel, 1840) under laboratory conditions. *Journal of Zoology*, 252(4), 481–493. DOI:10.1111/j.1469-7998.2000.tb01231.x
- Mira-López, T. M., Medina-Robles, V. M., Velasco-Santamaría, Y. M., Cruz-Casallas, P. E. (2007). Valores morfológicos en las larvas de yamú *Brycon amazonicus* (Pisces: Characidae) obtenidas con semen fresco y criopreservado. *Atualidades biológicas*, 29(87), 209–219. http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0304-35842007000200005
- Miles, C. (1947). Los peces del río Magdalena. [Tesis de Doctorado]. Pontificia Universidad Católica Javeriana.
- Nakaghi, L. S. O., Neumann, E., Faustino, F., Mendes, J. M. R., & Braga, F. M. (2014). Moments of induced spawning and embryonic development of *Brycon amazonicus* (Teleostei, Characidae). *Zygote*, 22(4), 549–557. DOI: 10.1017/S0967199413000130
- Nakatani, K., Baumgartner, G., & Baumgartner, M. S. T. (1997). Larval development of *Plagioscion squamosissimus* (Heckel) (Perciformes, Sciaenidae) of Itaipu reservo-
ir (Paraná River, Brazil). *Revista Brasileira de Zoologia*, 14(1), 35–44. DOI:10.1590/S0101-81751997000100003
- Nakatani, K., Agostinho, A. A., Baumgartner, G., Bialezki, Sanches, P.V., Cavicchioli-Makrakis, M., & Pavanelli, C. S. (2001). *Ovos e larvas de peixes de água doce: Desenvolvimento e manual de identificação*. Maringá: editora da Universidade estadual de Maringá. https://efaidnbmnnnibpcajpcgclefindmkaj/viewer.html?pdfurl=http%3A%2F%2Fwww.peld.uem.br%2FRelat2006%2Fpdf%2F09-Ovos_larvas_peixes.pdf&clen=435990&chunk=true
- Ninhaus-Silveira, A., Foresti, F., & Azevedo, A. (2006). Structural and ultrastructural analysis of embryonic development of *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1836) (Characiforme, Prochilodontinae). *Zygote*, 14(3), 217–229. DOI:10.7705/biomedica.v33i1.619
- Ortega-Lara, A., Murillo, O., Pimentia, C., & Sterling, E. (2000). *Los peces del alto Cauca, riqueza ictiológica del Valle del Cauca*. Editorial Imagen Corporativa.
- Rivera, C. M., & Botero, M. (2009). Alimento vivo enriquecido con ácidos grasos para el desarrollo larvario de peces. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 22(4), 607–618. <https://revistas.udea.edu.co/index.php/rccp/article/view/324495>
- Perini, V. R., Sato, Y., Rizzo, E., & Bazzoli, N. (2010). Biology of eggs, embryos and larvae of *Rhinelepis aspera* (Spix Agassiz, 1829) (Pisces: Siluriformes). *Zygote*, 18(2), 159–171. DOI:10.1017/S0967199409990165
- Pelberg, S. T., Diamant, A., Ofir, R., & Zilberg, D. (2008). Characterization of swim bladder non-inflation (SBN) in angelfish, *Pterophyllum scalare* (Schultz), and the effect of exposure to methylene blue. *Journal of Fish Diseases*, 31(3), 215–228. DOI:10.1111/j.1365-2761.2007.00895.x
- Reynalte-Tataje, D. A., Zaniboni-Filho, E., & Esquivel, J.R. (2004). Embryonic and larvae development of piracanjuba, *Brycon orbignyanus*, Valenciennes, 1849 (Pisces, Characidae). *Acta Scientiarum Biological Sciences*, 26(1), 67–71. <https://periodicos.uem.br/ojs/index.php/ActaSciBiolSci/article/view/1660>
- Romagosa, E., Narahara, M.Y., & Fenerich-Verani, N. (2001). Stages of embryonic development of the matrinxã, *Brycon cephalus* (Pisces, Characidae). *Boletim do Instituto de Pesca*, 27(1), 27–32. https://www.researchgate.net/publication/284884030_Stages_of_embryonic_development_of_the_matrinxã_Brycon_cephalus_Pisces_Characidae
- Sampaio-Nakautha, A. C. S., Villacorta-Correab, M. A., Figueiredo, M. R., Bernardinod, G., & Françad J. M. (2016). Embryonic and larval development of *Brycon amazonicus* (SPIX & AGASSIZ, 1829). *Brazilian Journal of Biology*, 76(1), 109–116. DOI:10.1590/1519-6984.13914
- Sanches, P.V., Nakatani, K., & Bialezki, A. (1999). Morphological description of the developmental stages of *Parauchenipterus galeatus* (Linnaeus, 1766) (Siluriformes, Auchenipteridae) on the floodplain of the upper Paraná river. *Revista Brasileira de Biologia*, 59(3), 429–438. DOI:10.1590/S0034-71081999000300007
- Sanches, P.V., Baumgartner, G., Bialezki, A., Suiberto, M.R., Gomes, F. D. C., Nakatani, K., & Barbo-



- sa, N. D. C. (2001). Caracterização do desenvolvimento inicial de *Leporinus friderici* (Osteichthyes, Anostomidae) da bacia do rio Paraná, Brasil. *Acta Scientiarum: Biological Sciences*, 23(2), 383–389. DOI:10.4025/actascibiols.v23i0.2693
- Santos, J. E., & Godinho, H. P. (2002). Ontogenic events and swimming behaviour of larvae of the characid fish *Salminus brasiliensis* (Cuvier) (Characiformes, Characidae) under laboratory conditions. *Revista Brasileira de Zoologia*, 19(1), 163–171. DOI:10.1590/S0101-81752002000100015
- Sato, Y., Fenerich-Verani, N., Nuñez, A. P. O., Godinho, H. P., & Verani, J. R. (2003). Padrões reprodutivos de peixes da bacia do São Francisco. In H. P. Godinho, A. L. Godinho (Eds), *Águas, peixes e pescadores do São Francisco das Minas Gerais*, (pp. 229–274). <http://www.sfrancisco.bio.br/arquivos/GodinhoH001.pdf>
- Shardo, J. D. (1995). Comparative embryology of teleostean fishes. I. Development and staging of the American shad, *Alosa sapidissima* (Wilson, 1811). *Journal of Morphology*, 225(2), 125–167. DOI: 10.1002/jmor.1052250202.
- Snik G.M.J, van den Boogaart J.G.M. & Osse J.W.M. (1997) Larval growth patterns in *Cyprinus carpio* and *Clarias gariepinus* with attention to the finfold. *Journal of Fish Biology*, 50(6), 1339–1352. DOI:10.1111/j.1095-8649.1997.tb01657.x
- Software de adquisición de imágenes en sistemas operativos de Windows para la documentación y anotación .^{EZ}Leica LAS EZ. (s. f.) <https://www.leica-microsystems.com/es/productos/software-de-microscopia/detalles/leica-las-ez/>
- Sousa, W. T. Z., & Severi, W. (2002). Desenvolvimento inicial de larvas de *Rhaphiodon vulpinus* Agassiz (Characiformes, Cynodontidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 19(1), 85–94. DOI:10.1590/S0101-81752002000100006.
- Vandewalle, P., Germeau, G., Besancenet, P., Parmentier, E., & Baras, E. (2005). Early development of the head skeleton in *Brycon moorei* (Pisces, Ostariophysi, Characidae). *Journal of Fish Biology*, 66(4), 996–1024. DOI:10.1111/j.0022-1112.2005.00656.x
- Verreth J. (1999). *I curso internacional sobre nutrición de larvas de peces*. Medellín, Colombia. Universidad de Antioquia.