

<https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop..v73i1.58090>

Desarrollo histológico de las larvas del pez *Piaractus orinoquensis* (Characiformes: Characidae) con énfasis en el aparato bucal

Nathaly Delgado-Castillo ¹;  <https://orcid.org/0000-0001-8150-2261>

Sandra Liliana Parada-Guevara ^{2, 3};  <https://orcid.org/0000-0002-5266-8112>

Juan Antonio Ramírez-Merlano ^{4*};  <https://orcid.org/0000-0001-9712-6678>

Edwin Gómez-Ramírez ⁵;  <https://orcid.org/0000-0002-6700-9603>

1. Programa Biología, Facultad de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad de Los Llanos, Villavicencio-Meta, Colombia; nathaly.delgado@unillanos.edu.co
2. Grupo de investigación sobre Reproducción y Toxicología de Organismos Acuáticos- Gritox, Universidad de los Llanos, Villavicencio-Meta, Colombia; sparada@unillanos.edu.co
3. Grupo de investigación en Educación, Biodiversidad y Sistemas productivos-Kotsala, Corporación Kotsala, Villavicencio-Meta, Colombia.
4. Grupo de investigación sobre Reproducción y Toxicología de Organismos Acuáticos- Gritox, Instituto de Acuicultura y Pesca de los Llanos IALL, Facultad Ciencias Agropecuarias y Recursos Naturales, Universidad de Los Llanos, Villavicencio-Meta, Colombia; jramirezmerlano@unillanos.edu.co (*Correspondencia)
5. Grupo de Investigación Ecotoxicología, Evolución, Medio ambiente y Conservación, Programa de Biología Aplicada, Facultad de Ciencias Básicas y Aplicadas, Universidad Militar Nueva Granada, Cajicá-Cundinamarca, Colombia; edwin.gomez@unimilitar.edu.co

Recibido 13-II-2024. Corregido 23-I-2025. Aceptado 03-VII-2025.

ABSTRACT

Histological development of fish larvae *Piaractus orinoquensis* (Characiformes: Characidae) with emphasis on mouthparts

Introduction: The larval development process is a critical stage in aquaculture production systems due to mortality caused by temperature, pathogens, and feeding, among others. The adequate feeding supply at each stage is one of the most frequent problems due to the lack of knowledge of mouth development in the transition from larva to juvenile that allows decision making on feeding management, feed efficiency, and reduction of risks of loss during this phase of the culture.

Objective: To describe the histological development of *Piaractus orinoquensis* white cachama larvae with emphasis on the mouthparts during the transition from larvae to juveniles.

Methods: Samples were taken at different stages from 0 to 763 hph (hours post-hatching), recording the different morphological changes by conventional histology, high-resolution optical microscopy, and scanning electron microscopy, for subsequent image analysis with ImageJ® software.

Results: The cachamas show indirect ontogeny and are altricial species, because they show scarce vitelline reserves when they start exogenous feeding, as evidenced at 187 hph with significant changes in the mouthparts, but without stomach contents, possibly due to immaturity of the digestive system and lack of feed supply at this stage, factors associated with culture management, which increases the risk of mortality and poor larval growth in direct relation to feeding.



Conclusion: Producers should improve the larviculture process by synchronizing hatchery transfer and pond preparation times as early feeding strategies to balance economic efficiency with larval development and metabolic demand, thus improving survival rates and yields in fish production systems.

Key words: larviculture; high-resolution optical microscopy; feeding; jaw.

RESUMEN

Introducción: El proceso de desarrollo larval es una etapa crítica en los sistemas de producción acuícola por la mortalidad que se presenta, debida a la temperatura, patógenos y la alimentación, entre otros. El suministro adecuado de alimento en cada etapa es uno de los inconvenientes más frecuentes dado el desconocimiento del desarrollo bucal en la transición de larva a juvenil que permita la toma de decisiones sobre manejo alimenticio, eficiencia del alimento y disminución de riesgos de pérdida durante esta fase del cultivo.

Objetivo: Describir el desarrollo histológico de larvas de cachama blanca *Piaractus orinoquensis* con énfasis en el aparato bucal, durante la transición de larvas a alevinos.

Métodos: Se tomaron muestras en diferentes estadios desde las 0 hasta las 763 hpe (horas post eclosión), registrando los diferentes cambios morfológicos por medio de histología convencional, microscopía óptica de alta resolución y microscopía electrónica de barrido, para un posterior análisis de imágenes con el software ImageJ[®].

Resultados: Las cachamas muestran ontogenia indirecta y son especies altriciales, debido a que muestran escasas reservas vitelinas cuando inician la alimentación exógena, como se evidenció a las 187 hpe con cambios significativos en el aparato bucal, pero sin contenido estomacal, posiblemente por inmadurez del sistema digestivo y la falta de suministro de alimento en esta etapa, factores asociados al manejo del cultivo, lo que incrementa el riesgo de mortalidad y escaso crecimiento de las larvas en relación directa con la alimentación.

Conclusión: Los productores deben mejorar el proceso de larvicultura, al sincronizar los tiempos de traslado de la incubadora y de preparación del estanque, como estrategias de alimentación temprana para equilibrar la eficiencia económica con el desarrollo y la demanda metabólica de las larvas, mejorando así los índices de supervivencia y el rendimiento en los sistemas de producción piscícola.

Palabras clave: larvicultura; microscopía óptica de alta resolución; alimentación; mandíbula.

INTRODUCCIÓN

Investigaciones descriptivas sobre la ontogénesis de estructuras y funciones sistémicas cobran importancia al conocer el desarrollo o evolución del tamaño del aparato bucal, la función morfológica y los cambios de dieta de las diferentes especies de peces de cultivo (Baldisserotto 2018; Zárate-Hernández et al., 2007). Los procesos fisiológicos y del metabolismo en las larvas se desarrollan paulatinamente, con relación directa al aprovechamiento y accesibilidad al alimento en etapas tempranas (Lazo, 2000), la nutrición y el relacionamiento trófico de las especies (Cohen, 2019).

El sistema digestivo de los peces se compone, al igual que en todos los vertebrados, de boca, faringe, esófago, estómago, intestino, ano; y como órganos anexos, el hígado, vesícula biliar y páncreas (Oviedo-Montiel et al., 2021). A partir del ectodermo, se inicia un proceso

de diferenciación celular que dará origen al intestino primitivo del embrión, que se extiende durante un tiempo hacia la región caudal y constituye el intestino caudal o post anal que desaparece después (López-López et al., 2015). En el intestino primitivo se distinguen el intestino anterior, medio y posterior. El intestino anterior de los teleosteos va desde el estomodeo hasta el hígado, originando la boca, el área faríngea, el esófago, el estómago y el páncreas (Moncaleano-Gómez et al., 2018).

Por su parte, el intestino medio se relaciona con la formación del saco vitelino (David-Ruales et al., 2018) y con el intestino delgado (Hachero-Cruzado et al., 2007). De otra parte, el intestino posterior origina el resto de las estructuras del tubo intestinal, que luego será conocido como intestino grueso (Hachero-Cruzado et al., 2007). En la región caudal del embrión, el endodermo forma el proctodeo, el cual se une a una evaginación ventral del

intestino posterior y forma la membrana cloacal que termina por romperse, permitiendo la conexión del tubo digestivo con el exterior.

En el momento de eclosión de la larva, se aprecia un prominente saco vitelino en la región ventral, pero no es posible identificar estructuras digestivas de forma macroscópica (Figuroa-Luna et al., 2021). Histológicamente, en la parte cefálica se aprecia un tubo simple que dará origen a la región oral, compuesto por una fina capa de epitelio escamoso pseudoestratificado y en algunas especies se observa una ligera apertura de la cavidad bucal (Mendoza et al., 2013).

La boca es formada a partir del epiblasto, que es una capa externa que corresponde a las células de menor tamaño del polo animal, la cual dará origen al ectodermo (Díaz-Olarte et al., 2010). Asimismo, el estomodeo se encuentra en formación y presenta una invaginación del intestino anterior, la cual se dirige hacia una evaginación oral y constituye una doble membrana que se denomina membrana oral o faríngea. Cuando esta membrana se rompe, se fusiona con el ectodermo, dando como resultado una estructura continua (Ávila-Botello et al., 2008).

De otra parte, la cachama blanca *Piaractus orinoquensis* (Escobar et al., 2019) es una especie nativa migratoria de las cuencas de los ríos Orinoco y Amazonas (Escobar et al., 2022), sus hábitos son omnívoros, es una especie rústica, de fácil crecimiento, responde a condiciones de cultivo (Collazos-Lasso et al., 2014) y aporta el 19 % al mercado colombiano (Vallejo-Gómez, 2024). No obstante, la mayor parte de la mortalidad se presenta en la larvicultura, generando pérdidas importantes a los piscicultores (R. Murillo, comunicación personal, junio 2023). En parte, estas pérdidas son ocasionadas al desconocimiento de la biología de la especie y su desarrollo bucal en esta etapa y su interacción con otros factores como la temperatura, patógenos y la alimentación. Además, son escasos los reportes de merística y morfología de la boca de esta especie en el país. Por lo anterior, el objetivo de este trabajo fue describir a nivel histológico con microscopía

convencional y de alta resolución los cambios morfológicos y merísticos, de forma general, durante el desarrollo larval de la especie para contribuir al conocimiento biológico y zootécnico de la especie.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: El estudio se desarrolló en la Piscícola Bohemia en el municipio de Acacias, Meta, con una ubicación geográfica (3°57'2"-3°57'2" N & 3°50'49"-73°41'16" W), altitud de 498 m.s.n.m., una temperatura media de 21 °C y un régimen bimodal de precipitaciones con picos altos entre abril y octubre y bajos entre septiembre y enero. Las muestras de este estudio fueron tomadas durante la época reproductiva de la especie, sin condiciones controladas de laboratorio, solo valorando los manejos normales en la etapa de larvicultura que desarrollan en esta empresa.

Animales experimentales: Las larvas de cachama blanca (*P. orinoquensis*) provinieron de un mismo desove. Se tomaron 20 muestras en diferentes estadios, desde las 0 hpe (horas post eclosión) a las 763 hpe. Las larvas se mantuvieron en incubadoras de cilindro cónicas a 25 °C hasta las 120 hpe y luego trasladadas a un estanque de larvicultura. Las tomas de muestra se hicieron cada hora de las 0 a las 16 hpe, cada dos horas de las 16 a las 40 hpe, cada cuatro horas de las 40 a las 80 hpe, cada 24 horas de las 80 a las 128 hpe y finalmente, cada 48 horas de las 128 a las 763 hpe. Simultáneo a la toma de muestra de larvas se tomaron parámetros físico-químicos del agua, como temperatura (°C), oxígeno disuelto (mg/l) y saturación de oxígeno (% O) y pH con sonda multiparamétrica (HANNA® HI 98194, USA). Los individuos fueron sacrificados por anestesia profunda con benzocaína a 0.5 g/l y almacenados en tubos Eppendorf. Se fijaron en solución Bouin (formol, ácido pícrico y ácido acético) durante 12 horas, luego fueron cambiadas a alcohol al 70 % y para su posterior procesamiento en histología.



Técnicas histológicas: En el laboratorio de biología de la Universidad de los Llanos, se realizaron procesos de histotecnica convencional, siguiendo los protocolos propuestos por Jaramillo et al. (2009). Después de la deshidratación en alcoholes, las larvas se incluyeron en parafina y se realizaron cortes semi seriados longitudinales de 5 μm con microtomo rotatorio Microm Slee Cut[®] 40650 y se tiñeron con hematoxilina y eosina (Gómez-Ramírez et al., 2011; Ramírez-Espitia et al., 2020). Las imágenes de las larvas fueron obtenidas con una cámara LEICA[®] DM500Led e incorporada a un microscopio LEICA[®]. Los diagramas de cortes se realizaron con el software Adobe Photoshop (versión 24.0; Adobe Inc., 2022). Las medidas de la apertura de la maxila se obtuvieron utilizando el software Image J (version 1.48; National Institutes of Health, 2021) previamente calibrado.

La histología por microscopía óptica de alta resolución (MOAR) fue realizada en la Universidad Militar Nueva Granada en el Laboratorio de Embriología. Las muestras se fijaron en glutaraldehído al 2.5 % preparado en PBS durante 48 horas, fueron post fijadas en tetróxido de osmio al 4 % durante dos horas, después se deshidrataron al pasar por diferentes concentraciones ascendentes de alcohol y finalmente fueron incluidas en resinas epóxicas (SPURR) (López-Flórez et al., 2023). Las secciones se obtuvieron con el micrótopo rotatorio (Microm Slee Cut[®] 4060) a 1 μm de espesor. Los cortes se tiñeron con azul de toluidina durante 30 segundos al calor. Las observaciones se realizaron en un microscopio CARL ZEISS[®] AXIOSKOP PLUS. Las fotografías se registraron en el microscopio con cámara incorporada LEICA[®] DM500Led.

La microscopía electrónica de barrido (SEM) fue realizada en la Universidad Nacional de Colombia sede Bogotá, en el laboratorio de SEM. En el procesamiento de las muestras se usaron las bases “Pin stubs” estas se recubrieron con aluminio y se dispusieron sobre discos con ayuda de pinzas entomológicas y se deshidrataron al aire libre. Los pines se ubicaron sobre la base dentro del recubridor con bomba rotativa marca Quorum[®] Q150R. Para visibilizar la

superficie al microscopio electrónico de barrido, las muestras fueron metalizadas por una micro capa de oro al 99.9 %, por un tiempo de 40 segundos, a una corriente de recubrimiento por bomba rotativa a 60 miliamperios. Por último, las muestras fueron examinadas y fotografiadas en el microscopio FEI QUANTA[®] 200.

Análisis estadístico: Los datos se analizaron mediante estadística descriptiva, expresados como media \pm desviación estándar (SD). Se realizaron modelos cuadráticos para determinar la correlación entre la longitud total, la longitud del cuerpo, la apertura vertical de la boca, la apertura horizontal de la boca y el área de la boca. Se generó un diagrama de dispersión en el que se comparó la longitud total de los peces frente a la longitud promedio de la apertura bucal; se propuso un modelo polinomial para medir la reabsorción en el volumen del saco vitelino en función de las horas de eclosión y se desarrollaron regresiones de mínimos cuadrados para los diferentes estadios de larvas, en los que se presentaron cambios frente al tamaño de la apertura bucal con el fin de estimar sus relaciones (Sparre & Venema, 1998). Los análisis estadísticos se realizaron mediante el software de código abierto R (versión 3.6.3; R Core Team, 2020) y las figuras a través del software GraphPad Prism (versión 8; GraphPad Software, 2019).

RESULTADOS

En las incubadoras y estanques, los valores de oxígeno disuelto (mg/l) y saturación de oxígeno (%) mostraron un promedio de 7.6 mg/l y 94 %, la temperatura de 26.4 °C y el pH de 7.4 valores que estuvieron entre los rangos normales para el crecimiento y cultivo de los peces.

El desarrollo larval inició después de la eclosión hasta la absorción del saco vitelino. El desarrollo morfométrico se estudió con la medición de variables como: longitud total, longitud notocordal, longitud de la mandíbula (superior e inferior) y cachama. Las merísticas en el desarrollo larval de *P. orinoquensis* se

realizaron desde las 0 hpe hasta las 763 hpe, como se observa en la Tabla 1.

Las estructuras morfológicas se desarrollaron en las distintas etapas de larva a alevín. Las larvas de cachama blanca recién eclosionadas midieron aproximadamente 2.78 ± 0.13 mm, compuestas por casi 32 pares de somitas, pliegues de las aletas dorsal y ventral, hemisferios cerebrales, placodas olfatorias, cúpula óptica y cristalino, y un abundante saco vitelino, con volumen promedio de 0.72 mm^3 del cual se alimentarán los siguientes días de vida. A las

44 hpe, la larva presentó el estomodeo como prominencia nasal y hendidura bucal de aproximadamente 100 μm . Se aprecia el ojo sin pigmentación, el esbozo de arcos branquiales y un gran saco vitelino (Fig. 1A). A las 56 hpe se observó la formación de los arcos branquiales en la parte faríngea, el primer arco originó la zona bucal ubicada de manera terminal, la cual mostró una hendidura de 150 μm . La zona hepática se mostró como un grupo de células basófilas esféricas situadas en la parte posterior del saco vitelino. El saco vitelino presentó un

Tabla 1

Características morfométricas del desarrollo larval de cachama blanca. / **Table 1.** Morphometric characteristics of larval development of white cachama.

Edad	Largo Total \pm SD (mm)	Longitud Notocordal \pm SD (mm)	Longitud de la mandíbula (μm) \pm SD		Abertura bucal 45° (μm) \pm SD
			Superior	Inferior	
0 hpe	2.78 \pm 0.13	2.70 \pm 0.12			
10 hpe	3.67 \pm 0.10	3.42 \pm 0.14			
20 hpe	4.57 \pm 0.14	4.17 \pm 0.15			
30 hpe	4.62 \pm 0.14	4.21 \pm 0.21			
44 hpe	5.19 \pm 0.20	4.97 \pm 0.17	122.1 \pm 7.03		173 \pm 9936
48 hpe	5.51 \pm 0.25	5.62 \pm 0.23	154.3 \pm 16.10	15.07 \pm 2.31	218 \pm 2277
52 hpe	5.05 \pm 0.22	4.87 \pm 0.22	161.8 \pm 11.40	15.18 \pm 2.30	229 \pm 1612
56 hpe	5.53 \pm 0.05	5.29 \pm 0.12	161.4 \pm 13.63	15.29 \pm 0.87	216 \pm 2631
60 hpe	5.41 \pm 0.17	5.19 \pm 0.14	163.3 \pm 21.31	80.36 \pm 14.36	231 \pm 3013
64 hpe	5.46 \pm 0.09	5.22 \pm 0.09	180.0 \pm 24.90	134.5 \pm 14.63	254 \pm 3521
68 hpe	5.54 \pm 0.22	5.30 \pm 0.24	226.7 \pm 28.07	130.3 \pm 23.23	321 \pm 3969
72 hpe	5.42 \pm 0.22	5.12 \pm 0.21	234.7 \pm 24.41	128.4 \pm 16.08	332 \pm 3451
76 hpe	5.34 \pm 0.14	4.99 \pm 0.19	237.9 \pm 17.45	204.2 \pm 28.59	384 \pm 6894
80 hpe	5.55 \pm 0.15	5.36 \pm 0.18	247.9 \pm 32.95	205.3 \pm 31.62	351 \pm 4659
104 hpe	5.55 \pm 0.15	5.36 \pm 0.18	267.0 \pm 26.14	247.2 \pm 22.45	378 \pm 3696
139 hpe	6.16 \pm 0.26	5.82 \pm 0.37	270.2 \pm 28.56	315.2 \pm 58.53	382 \pm 4039
187 hpe	6.90 \pm 0.37	6.52 \pm 0.33	613.6 \pm 59.21	527.1 \pm 73.16	868 \pm 8373
235 hpe	7.58 \pm 0.53	7.32 \pm 0.53	646.4 \pm 90.46	611.6 \pm 71.99	914 \pm 1279
283 hpe	8.75 \pm 0.42	8.18 \pm 0.39	820.2 \pm 104.4	720.1 \pm 70.39	1 169 \pm 1476
331 hpe	8.57 \pm 0.55	7.80 \pm 0.45	768.8 \pm 92.70	712.8 \pm 63.03	1 091 \pm 1311
379 hpe	9.05 \pm 0.46	8.15 \pm 0.30	879.7 \pm 62.92	780.2 \pm 94.75	1 241 \pm 8897
427 hpe	10.30 \pm 0.56	9.19 \pm 0.51	1008 \pm 84.06	790.9 \pm 206.6	1 425 \pm 1188
475 hpe	10.27 \pm 0.91	8.96 \pm 0.62	1047 \pm 107.6	914.5 \pm 58.81	1 481 \pm 1521
523 hpe	11.42 \pm 1.15	9.97 \pm 0.92	1084 \pm 97.62	830.6 \pm 86.22	1 534 \pm 1380
571 hpe	12.06 \pm 0.81	10.47 \pm 0.67	1104 \pm 97.58	850.9 \pm 65.90	1 561 \pm 1378
619 hpe	12.81 \pm 0.68	11.43 \pm 0.83	1029 \pm 429.4	853.5 \pm 51.95	1 456 \pm 607.2
667 hpe	12.07 \pm 0.54	10.13 \pm 0.70	1127 \pm 82.44	893.0 \pm 71.51	1 594 \pm 116.6
715 hpe	14.73 \pm 1.03	14.60 \pm 2.62	1361 \pm 578.5	1088 \pm 167.9	1 924 \pm 818.1
763 hpe	14.60 \pm 2.62	12.05 \pm 0.91	1330 \pm 554.7	1120 \pm 84.59	1 882 \pm 784.5

Promedio \pm desviación estándar son mostradas. / Mean \pm standard deviation are shown.

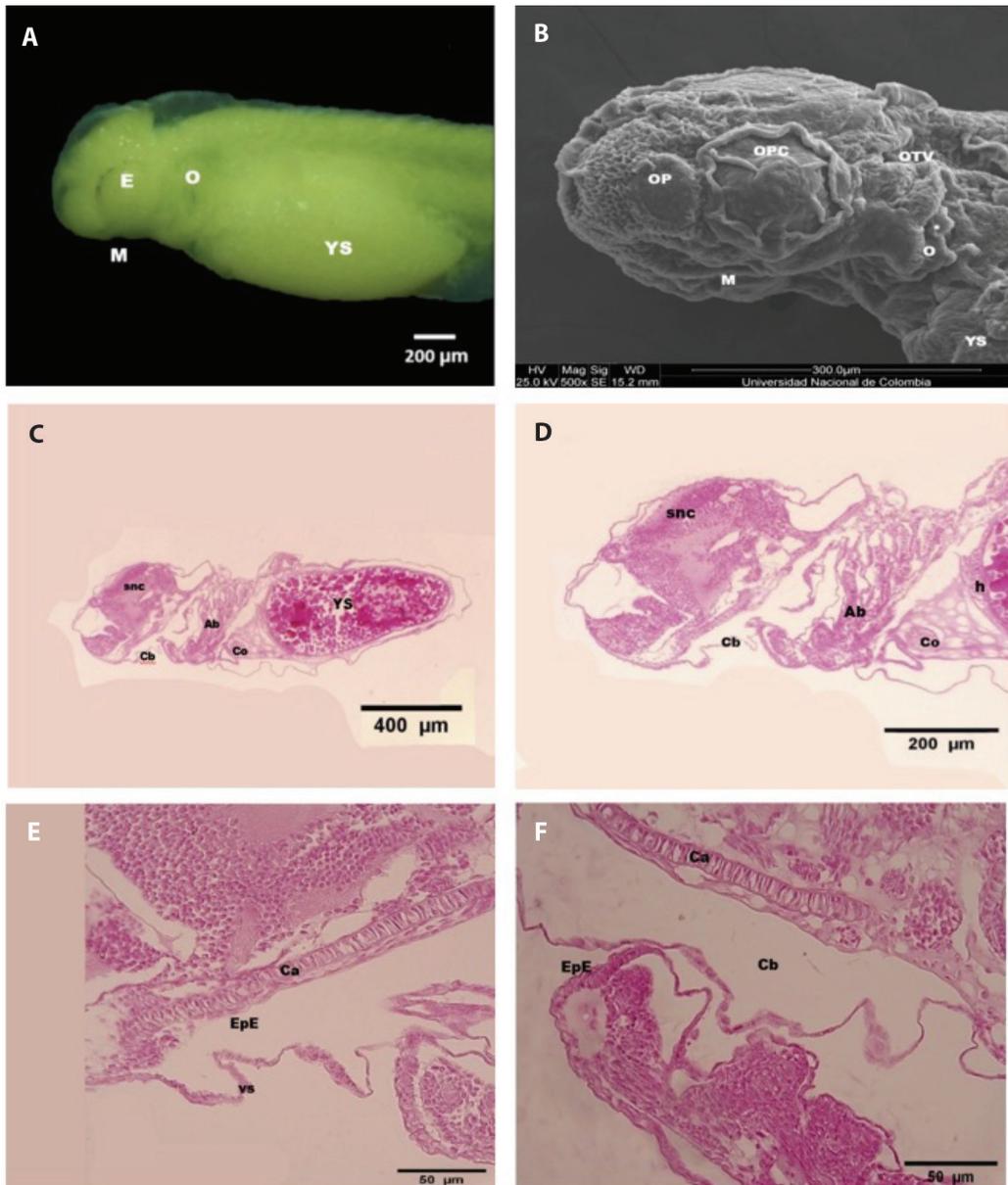


Fig. 1. Descripción morfológica de larvas de cachama blanca (*Piaractus orinoquensis*) (44 hpe). **A.** Imagen lateral de la larva en estereoscopio. **B.** Ultraestructura de larva. **C-D.** Corte lateral histología tradicional. **E.** Detalle de la maxila. **F.** Detalle de la mandíbula. * Formación de arco branquial; Ab = arcos branquiales; Ca = cartilago; Cb = cavidad bucal; Co = corazón; E = ojo; EpE = epitelio escamoso estratificado; h = hígado; M = boca; O = opérculo; OP = placa olfatoria; OPC = copa óptica; OTV = vesícula ótica; sns = sistema nervioso central; YS = saco vitelino; VS = válvula oral superior. / **Fig. 1.** Morphological description of white cachama larvae (*Piaractus orinoquensis*) (44 hpe). **A.** Lateral image of the larva in stereoscope. **B.** Ultrastructure of larva. **C-D.** Lateral section traditional histology. **E.** Detail of the maxilla. **F.** Detail of the mandible. * Formation of branchial arch; Ab = branchial arches; Ca = cartilage; Cb = oral cavity; Co = heart; E = eye; EpE = pseudostratified squamous epithelium; h = liver; M = mouth; O = operculum; OP = olfactory plate; OPC = optic cup; OTV = otic vesicle; sns = central nervous system; YS = yolk sac; VS = superior oral valve.

volumen de 0.63 mm^3 , con una reabsorción del 12.5 %. El ojo presentó una capa epitelial pigmentada muy delgada, rodeando la capa nuclear externa de la retina.

La larva a las 64 hpe, evidenció la formación del aparato mandibular a partir del primer arco faríngeo, que en la parte dorsal generó el maxilar y en la ventral, la mandíbula. Esta estructura mostró una hendidura de $200 \mu\text{m}$, compuesta por epitelio plano estratificado y cartilago. El saco vitelino tenía un volumen de 0.52 mm^3 , con una reabsorción de 17.5 %. El ojo mostró gránulos de pigmento y una capa retinal con fotorreceptores. La roseta y el bulbo olfatorio se evidenciaron a manera de narinas nasales. A las 76 hpe, el canal alimentario mostró diferenciación, el esófago presentó un estrechamiento ubicado en la parte posterior de la faringe, revestido con epitelio escamoso pseudoestratificado en la parte anterior y células cuboideas simples, que crearon un borde irregular en la parte posterior. El esbozo del estómago se vio como un ligero ensanchamiento posterior al esófago. El hígado, el páncreas y la vesícula biliar se observaron en el lado dorsal del saco vitelino. La vejiga natatoria estaba revestida con un epitelio cilíndrico simple, cerca de la notocorda. Por otra parte, el cristalino presentó un núcleo transparente con fibras largas.

A las 104 hpe, la cavidad oral se vio tapizada por epitelio escamoso estratificado delgado rico en células mucosas indiferenciadas, dispuestas hacia las partes laterales de la boca (Fig. 2E, Fig. 2F). Las válvulas orales se ubican a cada lado de la abertura bucal, con pocas papilas gustativas. La mandíbula presentó una longitud aproximada de $247 \mu\text{m}$ (Fig. 2A). El esófago y la faringe estaban recubiertos de epitelio escamoso estratificado con células mucosas, que comunican directamente con el intestino anterior, y se apreció una apertura anal (Fig. 2G, Fig. 2H). De otra parte, los arcos branquiales mostraron lagunas de condrocitos, indicando que están en proceso de endurecimiento (Fig. 2G) pero aún no presentan filamentos.

El ojo está totalmente pigmentado, el epitelio pigmentario presentó una tonalidad de

negra a marrón oscura y brillante (Fig. 2A). La capa nuclear externa se puede ver más desarrollada distinguiendo los segmentos del cono. Durante este tiempo, el epitelio olfativo se observó completamente diferenciado, mostrando una fusión del bulbo olfatorio con el cerebro, sugiriendo una conexión neural con alrededor de cinco neuromastos (células ciliadas sensoriales). El saco vitelino tenía un volumen de 0.36 mm^3 , con una reabsorción de 30.8 % comparada con el tiempo anterior.

En microscopía electrónica de barrido, se observa como el ojo presenta un mayor desarrollo (Fig. 2B). La placa olfatoria está más abierta que en el tiempo anterior y está tapizada por células de cemento. Las células de moco se están formando en la maxila, así como la presencia de pliegues o surcos del labio superior (Fig. 2). En histología se observó presencia de neuromastos.

A las 120 hpe no se evidenció diferencia morfológica e histológica de la larva con relación a las 104 hpe. En cambio, a las 187 hpe, el iris del ojo estaba definido junto con el segmento externo de los fotorreceptores. En la boca, el maxilar y la mandíbula tienen una longitud de $527 \mu\text{m}$ y de $600 \mu\text{m}$ respectivamente (Fig. 3A). Las paredes de la cavidad bucal estaban cubiertas de epitelio plano estratificado. En el maxilar, se pueden ver condrocitos más desarrollados (Fig. 3F). En la parte frontal de la maxila, los melanóforos presentan patrones de coloración (Fig. 3E, Fig. 3G), también se observa la formación del primordio dentario, como cavidades diferenciadas celularmente. En la mandíbula se aprecia una capa de músculo estriado longitudinal (Fig. 3G).

En la faringe, la pared superior está revestida de epitelio plano estratificado, con algunas células de moco presentes y papilas gustativas. Después de la capa epitelial, se observa un músculo liso circular, tejido nervioso y vasos sanguíneos. En la pared inferior de la faringe (Fig. 3H), se puede observar que después de la capa mucosa compuesta por un epitelio plano estratificado se encuentra un músculo liso longitudinal, hacia la parte del epitelio se puede observar la formación de dientes faríngeos.

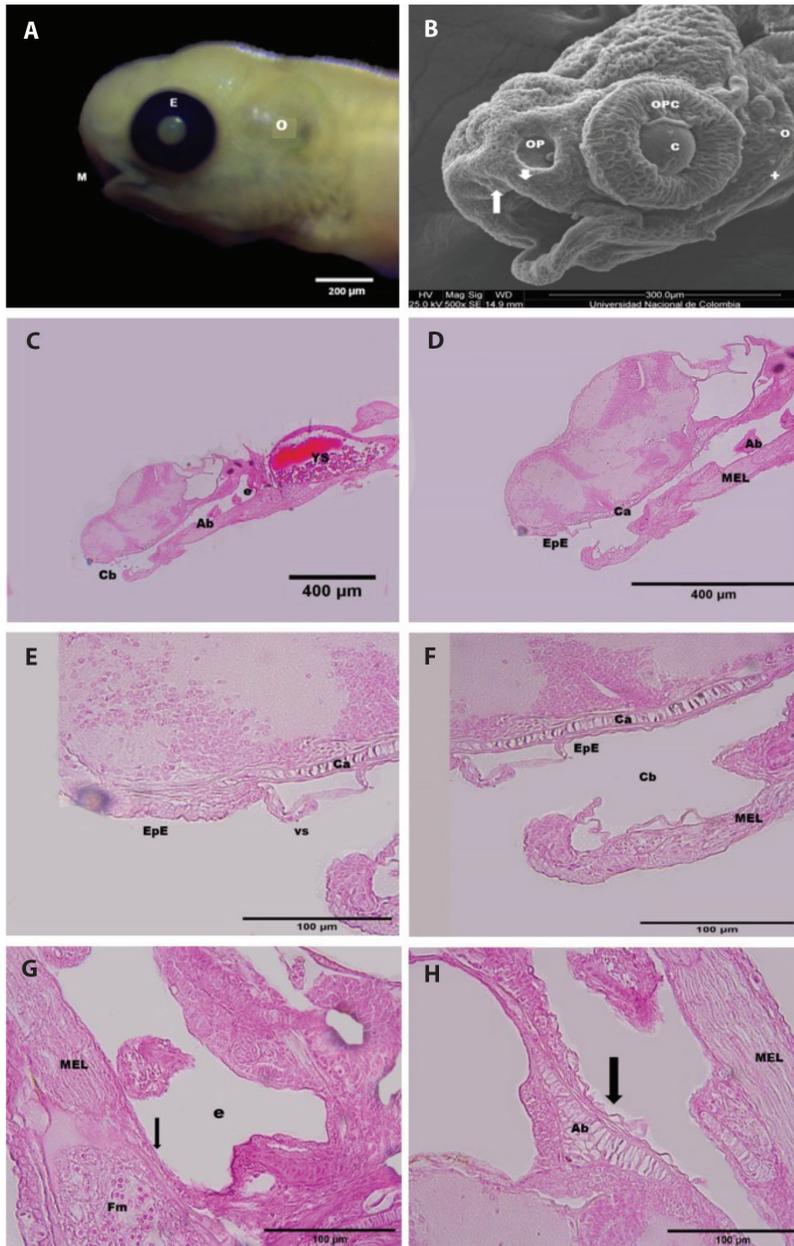


Fig. 2. Descripción morfológica de larvas de (*P. orinoquensis*) (104 hpe). **A.** Imagen lateral de la larva en estereoscopio. **B.** Ultraestructura de larva. **C-D.** Corte lateral histología tradicional. **E.** Detalle de la maxila. **F.** Detalle de la mandíbula. **G.** Detalle del esófago. **H.** Detalle de la faringe. + neuromastos; ↑ surco del labio superior; ↓ células de moco; Ab = arcos branquiales; C = cristalino; Ca = cartilago; Cb = cavidad bucal; e = esófago; E = ojo; EpE = epitelio escamoso estratificado; Fm = fibra muscular; M = boca; MEL = músculo estriado; O = opérculo; OP = placa olfatoria; OPC = copa óptica; YS = saco vitelino; VS = válvula oral superior. / **Fig. 2.** Morphological description of larvae (*P. orinoquensis*) (104 hpe). **A.** Lateral view of the larva in stereoscope. **B.** Ultrastructure of the larva. **C-D.** Lateral section, traditional histology. **E.** Detail of the maxilla. **F.** Detail of the mandible. **G.** Detail of the esophagus. **H.** Detail of the pharynx. + neuromasts; ↑ upper lip groove; ↓ mucus cells; Ab = branchial arches; C = lens; Ca = cartilage; Cb = oral cavity; e = esophagus; E = eye; EpE = stratified squamous epithelium; Fm = muscle fiber; M = mouth; MEL = striated muscle; O = operculum; OP = olfactory plate; OPC = optic cup; YS = yolk sac; VS = upper oral valve.

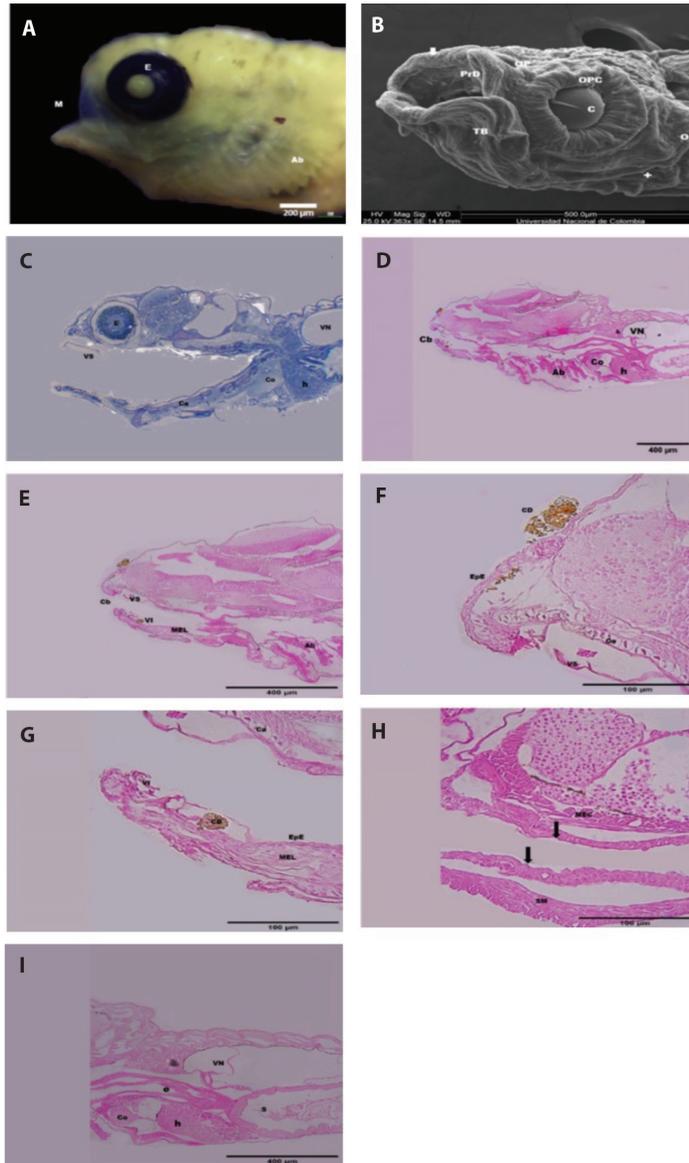


Fig. 3. Descripción morfológica de larvas de (*P. orinoquensis*) (187 hpe). **A.** Imagen lateral de la larva en estereoscopia. **B.** Ultraestructura de larva. **C.** Histología MOAR **D-E.** Corte lateral histología. **F.** Detalle de la maxila. **G.** Detalle de la mandíbula. **H.** Detalle de la faringe. **I.** Detalle del esófago y sistema digestivo. + neuromastos; ↓ células de moco; Ab = arcos branquiales; C = cristalino; Ca = cartilago; Cb = cavidad bucal; CD = cromatóforos dérmicos; Co = corazón; e = esófago; E = ojo; EpE = epitelio escamoso estratificado; h = hígado; M = boca; MEC = músculo estriado; MEL = músculo estriado longitudinal; O = opérculo; OP = placa olfatoria; OPC = copa óptica; PrD = primordio dental; S = estomago; SM = submucosa; TB = papila gustativa; VI = válvula oral inferior; VN = vejiga natatoria; VS = válvula oral superior. / **Fig. 3.** Morphological description of *P. orinoquensis* larvae (187 hpe). **A.** Lateral view of the larva in stereoscope. **B.** Ultrastructure of the larva. **C.** MOAR histology. **D-E.** Lateral histological section. **F.** Detail of the maxilla. **G.** Detail of the mandible. **H.** Detail of the pharynx. **I.** Detail of the esophagus and digestive system. + neuromasts; ↓ mucus cells; Ab = branchial arches; C = lens; Ca = cartilage; Cb = oral cavity; CD = dermal chromatophores; Co = heart; e = esophagus; E = eye; EpE = stratified squamous epithelium; h = liver; M = mouth; MEC = striated muscle; MEL = longitudinal striated muscle; O = operculum; OP = olfactory plate; OPC = optic cup; PrD = dental primordium; S = stomach; SM = submucosa; TB = taste bud; VI = lower oral valve; VN = swim bladder; VS = upper oral valve.



En el estómago, se aprecian paredes con epitelio rico en células indiferenciadas, las cuales posiblemente serán glándulas gástricas, no se observó contenido estomacal.

El hígado se encuentra diferenciado y a su lado, se observan los ciegos pilóricos y el riñón craneal. Ventralmente a la notocorda o cordón neural, se observó la formación del riñón posterior, el cual está adyacente a la vejiga natatoria de mayor tamaño. Con MEB se observaron primordios dentales a manera de protuberancias apicales (Fig. 3B). Histológicamente se observó una mayor cantidad de neuromastos y de células caliciformes alrededor de la boca, además de papilas gustativas en la mandíbula. En esta etapa el saco vitelino presenta bajo volumen, 98 % de reabsorción aproximadamente (Fig. 3I), convirtiéndose en postlarvas, momento en que fueron trasladadas a los estanques de larvicultura.

A las 283 hpe, en la región craneal, se observa parte del bulbo olfatorio en los hemisferios telencefálicos. La parte frontal nasal, presentaba abundantes melanóforos. En la maxila, la válvula oral está desarrollada, se encuentra fija, y presentaba una mucosa compuesta por un epitelio plano estratificado en su parte interna seguida por una submucosa con tejido conectivo laxo (Fig. 4E). La mucosa de la cavidad bucal y la mandíbula también presentaban un epitelio plano estratificado con melanóforos en abundancia. No obstante, en la región mandibular se apreciaban células caliciformes y melanóforos (Fig. 4F).

La faringe y el esófago están recubiertos de células mucosas y células caliciformes. La submucosa es una capa de tejido conectivo laxo con tejido nervioso y vasos sanguíneos. La faringe (Fig. 4G), cuenta con dientes faríngeos desarrollados. Las holobranquias se encuentran osificadas; por otro lado, las hemibranchias están diferenciadas, pero aún no están desarrolladas. En cuanto a glándulas anexas y órganos, se observa la formación del estómago que presenta epitelio columnar y células mucosas con detritos en el contenido estomacal (Fig. 4H). Al igual que el estómago, el intestino medio y el intestino anterior se encuentran poco

desarrollados. En microscopía electrónica de barrido, (Fig. 4B), a las 283 hpe, se evidenció un aumento en papilas gustativas, células mucosas y neuromastos.

Después de las 263 hpe a las 763 ppe no se observaron cambios morfológicos significativos en las post larvas sino aumento en el tamaño de las estructuras ya conformadas. De otra parte, para analizar los valores promedios de longitud de la mandíbula inferior y superior vs la longitud total, el modelo cuadrático fue el que mejor se ajustó, porque muestra la relación directa de ganancia de longitudes a medida del crecimiento de la larva, como se observa en la Fig. 5. La fórmula general de la relación cuadrática: Lm (formula = Promedio Long Mandíbula Promedio Long. Total +I (Promedio Long. Total \wedge 2).

De otra parte, el modelo polinomial permitió observar el comportamiento del volumen vitelino a medida que aumenta las horas post eclosión y por ende, la longitud de la larva (Fig. 6), esta figura fue generada a partir del promedio de volumen de vitelo vs horas post eclosión, con el programa GraphPad Prism 8.0.1. Estos cambios mostraron que las larvas son llevadas al estanque a buscar comida antes de tener desarrollada su estructura digestiva, lo cual podría explicar las mortalidades en fase de crecimiento.

DISCUSIÓN

La descripción del desarrollo histológico de larvas de cachama blanca *Piaractus orinocoquensis* con énfasis en aparato bucal durante la transición de larvas a alevinos, permite a los productores optimizar el manejo en la etapa de larvicultura. Durante esta fase, se producen significativos cambios morfofisiológicos que permiten a las larvas desarrollarse mientras se alimentan de las reservas endógenas provenientes del saco vitelino. A medida que se van consumiendo las reservas, las larvas son incapaces de mantener la demanda metabólica. Por ello, la búsqueda, ingesta y digestión del primer alimento es la fase más crítica dentro de la supervivencia de la larva (Barletta et al.,

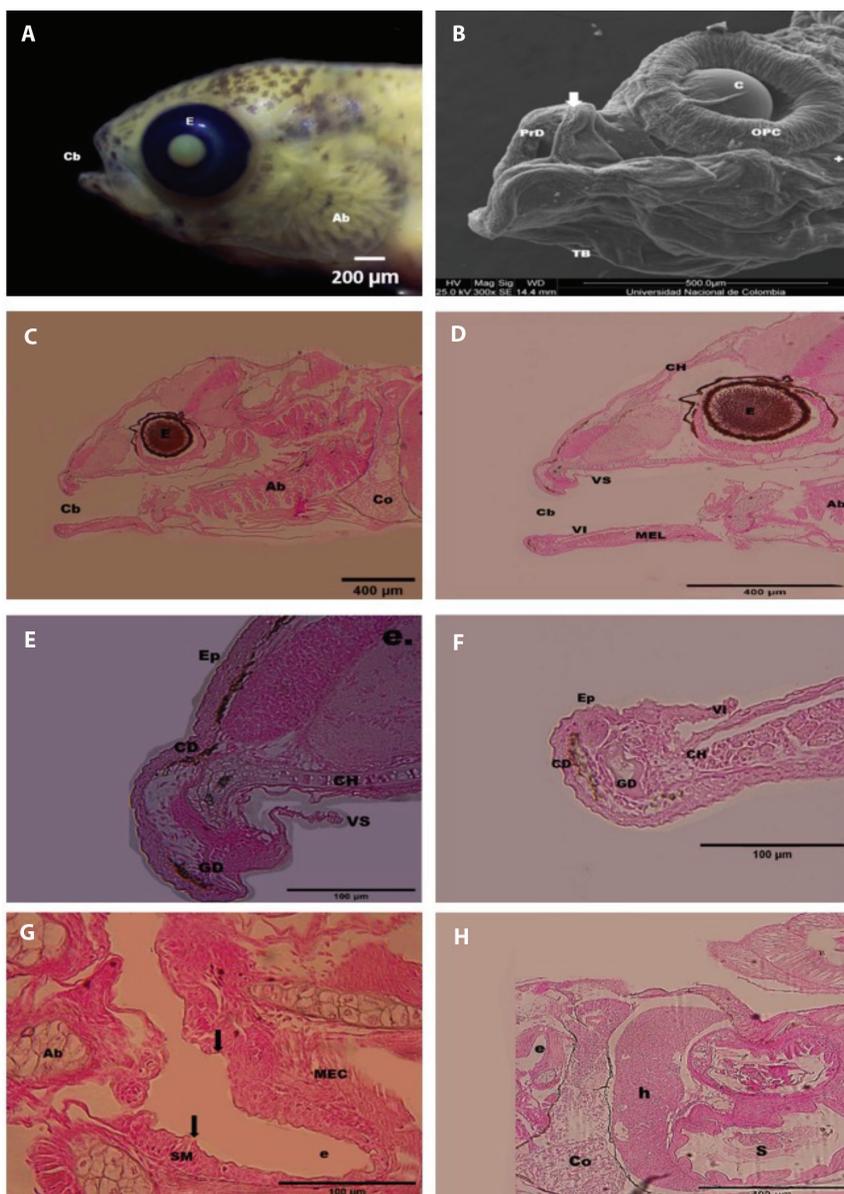


Fig. 4. Descripción morfológica de larvas de cachama blanca (*P. orinoquensis*) (283 hpe). **A.** Imagen lateral de la larva en estereoscopio. **B.** Ultraestructura de larva. **C-D.** Corte lateral histología tradicional. **E.** Detalle de la maxila. **F.** Detalle de la mandíbula. **G.** Detalle del esófago. **H.** Detalle del sistema digestivo y glándulas anexas. + neuromastos; ↓ células de moco; Ab = arcos branquiales; C = cristalino; Cb = cavidad bucal; CD = cromatóforos dérmicos; CH = cartilago hialino; Co = corazón; e = esófago; E = ojo; Ep = epitelio escamoso; GD = germen dentario; h = hígado; MEC = músculo estriado; MEL = músculo estriado longitudinal; OPC = copa óptica; PrD = primordio dental; S = estomago; SM = submucosa; TB = papila gustativa; VI = válvula oral inferior; VS = válvula oral superior. **Fig. 4.** Morphological description of white cachama larvae (*P. orinoquensis*) (283 hpe). **A.** Lateral image of the larva in stereoscope. **B.** Ultrastructure of larva. **C-D.** Lateral section, traditional histology. **E.** Detail of the maxilla. **F.** Detail of the mandible. **G.** Detail of the esophagus. **H.** Detail of the digestive system and annexed glands. + neuromasts; ↓ mucus cells; Ab = branchial arches; C = lens; Cb = oral cavity; CD = dermal chromatophores; CH = hyaline cartilage; Co = heart; e = esophagus; E = eye; Ep = squamous epithelium; GD = tooth germ; h = liver; MEC = striated muscle; MEL = longitudinal striated muscle; OPC = optic cup; PrD = dental primordium; S = stomach; SM = submucosa; TB = taste bud; VI = inferior oral valve; VS = superior oral valve.

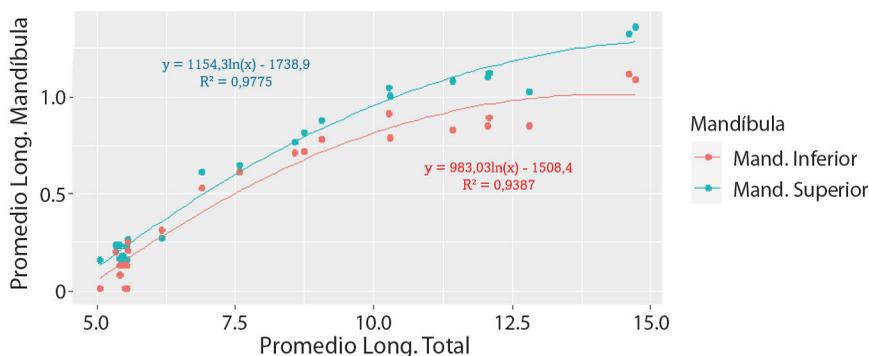


Fig. 5. Relación cuadrática entre promedio de longitud de la mandíbula inferior-maxilar superior y la longitud total (mm). / **Fig. 5.** Quadratic relationship between average length of the lower jaw-upper jaw and the total length (mm).

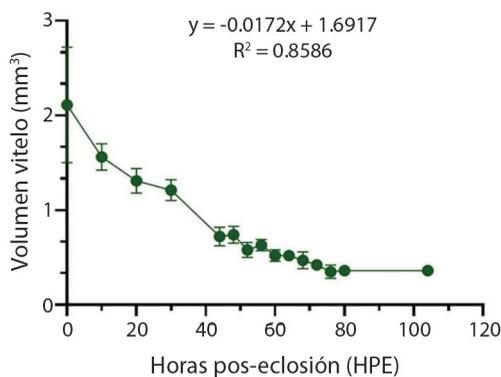


Fig. 6. Relación polinomial entre volumen del saco vitelino (mm³) y horas post-eclosión. / **Fig. 6.** Polynomial relationship between yolk sac volume (mm³) and hours post hatching.

2010; Foucher, 2012). El cambio entre la alimentación endógena y la alimentación externa es una etapa crucial en el desarrollo larval de los peces, tanto en agua dulce como marina. La larva debe empezar la fase de alimentación exógena, buscando activamente la captura e ingesta de presas; por lo que, la capacidad de digestión y absorción de nutrientes para su crecimiento y otras actividades metabólicas se van adquiriendo en el proceso (Dou et al., 2002). Este es el principal criterio para decidir en qué momento deben ser trasladadas las larvas a los estanques, lo que incide considerablemente en la sobrevivencia de las larvas (Yúfera & Darias, 2007).

En este estudio se observó que, entre el intervalo de las 104 y 187 hpe la larva muestra

una apertura bucal aproximada de 377 μm , con una estructura histológicamente organizada debido a la presencia de epitelio escamoso estratificado, células calciformes y algunas papilas gustativas. No obstante, se desconoce el estado funcional de la estructura, porque aún prevalece el saco vitelino con volumen de 0.36 mm³, por lo que se presume que la larva, aún a las 187 hpe no consume alimento exógeno, debido a que en el estudio histológico del tracto digestivo no se observó contenido de alimento; contrario a lo reportado por Atencio-García (2001), quien registró el inicio de la alimentación exógena para esta especie entre las 96 a 108 hpe. Por otro lado, González (2001) postuló que a las 120 hpe era el momento en que la boca se desarrollaba para recibir el alimento natural.

De acuerdo a Kolkovski (2001) y Tesser (2002), las larvas de la mayoría de los peces tropicales de interés comercial presentan escasas reservas vitelinas cuando inician la alimentación exógena, por lo que se les denomina especies altriciales. Esta denominación obedece a que el tracto digestivo aún se encuentra en desarrollo y varios órganos anexos aún no están completamente diferenciados. Por otro lado, en este estadio (187 hpe) el tracto digestivo anterior de las larvas, el cual es el precursor del estómago, se encuentra indiferenciado y carece de glándulas gástricas. En los cortes histológicos tradicionales y en MOAR se evidenció que a las 187 hpe el saco vitelino presentaba

un 98 % de reabsorción y el sistema digestivo estaba totalmente desarrollado, aunque la larva no presentaba contenido estomacal. Este hecho sugiere que la ausencia de alimento no está relacionada únicamente con la inmadurez del sistema digestivo, sino con factores asociados al manejo del cultivo, como la falta de suministro de alimento en esta etapa, lo que podría limitar el crecimiento de las larvas e incluso su supervivencia.

Asimismo, a las 283 hpe se evidenció mayor desarrollo de la estructura bucal y digestivas diferenciadas con contenido estomacal, condición que se continuó hasta las 763 hpe o 31 dpe (días post eclosión); mientras que Muñoz et al., (2006), cita que a los 55 dpe, el estómago se encuentra diferenciado en su totalidad y el intestino forma dos curvaturas.

A partir de los resultados obtenidos sobre la diferenciación y desarrollo del sistema digestivo de *P. orinoquensis* y considerando lo observado en otras especies, se puede inferir que esta especie presenta un desarrollo ontogenético indirecto. Durante su ontogenia, los peces pueden exhibir dos tipos de desarrollo: directo o indirecto, dependiendo del grado de madurez al momento de la eclosión (Zavala, 2011). Los peces con ontogenia directa muestran un desarrollo morfológico y funcional avanzado desde su nacimiento, comparable al de juveniles, lo que les permite adaptarse rápidamente al medio (Zavala, 2011).

Por otro lado, los peces con ontogenia indirecta, como parecería ser el caso de *P. orinoquensis*, eclosionan con estructuras inmaduras que requieren procesos dinámicos de diferenciación de órganos, morfogénesis y crecimiento para alcanzar la funcionalidad necesaria para la alimentación exógena (Sala et al., 2005). Durante esta fase, dependen exclusivamente de sus reservas vitelinas como fuente de energía y nutrientes, mientras que su sistema digestivo, aún en formación, va adquiriendo la capacidad de procesar alimento exógeno.

En el caso de la cachama blanca, hubo aparición y desarrollo de órganos sensoriales asociados al gusto a partir de las 104 hpe, cuando se evidenciaron en la boca las células

caliciformes en la maxila superior y alrededor del cuerpo se observaron algunos neuromastos, los cuales están asociados a diferencias de presión en el reflujo del agua y a la mecanorrecepción en peces que ayuda a la detección de movimientos (Berrosteguieta et al.; 2018), es decir que, la larva presenta los órganos sensoriales que le permiten percibir e identificar el alimento que se encuentra a su alrededor para hacer captura del mismo.

A las 187 hpe es posible observar los primordios dentales y papilas gustativas en la mandíbula de la larva y a las 476 hpe se aprecian papilas gustativas en la maxila y los dientes saliendo de la cavidad oral, los cuales más adelante serán una herramienta útil para el consumo del alimento de esta especie en particular. Morfológicamente, las papilas gustativas presentan una forma 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 y Darias, 2007).

La aparición y especialización de los órganos sensoriales depende de la necesidad y etapa de desarrollo, estos proporcionan información del entorno a las larvas y su capacidad para responder a su ambiente, como sugiere Mukai et al. (2008). Se coincide con Díaz (2004) y Cuenca-Soria et al. (2013) en lo observado con los ojos que permiten la visión; los neuromastos, el oído interno y la línea lateral perciben vibraciones y sonidos; los órganos olfativos perciben el olor y señales químicas (feromonas) para así tener una comunicación intraespecífica (Díaz-Olarte et al., 2010). Por último, con Sabatés et al (2003) se concuerda que las papilas gustativas localizan la comida.

En conclusión, en la empresa piscícola, a temperaturas promedio de 27-28 °C se determinó que el desarrollo inicial de los órganos del tracto digestivo en *P. orinoquensis* ocurrió entre las 104 y las 128 hpe. Durante este periodo, se observó que el saco vitelino alcanzó un volumen de 0.36 mm³ a las 104 hpe, lo que



representa una reabsorción del 50 % en comparación con el tamaño registrado a las 44 hpe. Este proceso reflejó la transición fisiológica de las larvas desde la dependencia exclusiva de reservas vitelinas hacia la necesidad de una alimentación exógena. Sin embargo, en este estudio, las larvas permanecieron en incubadoras cilíndrico-cónicas hasta las 128 hpe sin recibir alimento adicional. Esta práctica común en los sistemas de cultivo responde a la percepción de los productores de que alimentar en estas etapas podría generar desperdicios e incrementar los costos operativos. Tan solo después de ser trasladadas a estanques (120 hpe) las larvas fueron alimentadas *ad libitum* con copépodos.

Este manejo sugiere un posible desajuste entre las necesidades nutricionales de las larvas y las prácticas de alimentación empleadas. El retraso en el suministro de alimento podría limitar el desarrollo adecuado del tracto digestivo, especialmente en un momento crítico para la transición a la alimentación exógena. Estos hallazgos destacan la necesidad de reevaluar las estrategias de alimentación temprana para equilibrar la eficiencia económica con el desarrollo y la demanda metabólica de las larvas, mejorando así los índices de supervivencia y el rendimiento en los sistemas de producción piscícola.

Declaración de ética: Los autores declaran que todos están de acuerdo con esta publicación y que han hecho aportes que justifican su autoría; que no hay conflicto de interés de ningún tipo; y que han cumplido con todos los requisitos y procedimientos éticos y legales pertinentes. Todas las fuentes de financiamiento se detallan plena y claramente en la sección de agradecimientos. El respectivo documento legal firmado se encuentra en los archivos de la revista.

AGRADECIMIENTOS

Expresamos nuestra gratitud al Mg. Ricardo Murillo-Pacheco, por su apoyo logístico y aportes a la Investigación. A la Piscícola Bohemia en el municipio de Acacias (Meta,

Colombia) por permitirnos realizar la investigación en sus instalaciones y el apoyo en la colecta de material. Al Laboratorio de Biología de la Universidad de los Llanos y al Laboratorio de Embriología de la Universidad Militar Nueva Granada por sus instalaciones y equipos para el trabajo histológico y microscópico. Financiación. Corporación Kotsala, y Dirección General de Investigación de la Universidad de los Llanos proyecto código C04-F02-006-2021.

REFERENCIAS

- Adobe Inc. (2022). *Adobe Photoshop user guide*. <https://helpx.adobe.com/photoshop/user-guide.html>
- Atencio-García, V. (2001). Producción de alevinos de especies nativas. *Revista MVZ Córdoba*, 6(1), 9–14. <http://dx.doi.org/10.21897/rmvz.1060>
- Ávila-Botello, M., Insuasty-León, I., & Guevara Rozo, E. (2008). Organogénesis del sistema digestivo del pez *Pterophyllum scalare* (Perciformes: Cichlidae). *Revista de Biología Tropical*, 56(4), 1857–1870. <https://doi.org/10.15517/rbt.v56i4.5765>
- Baldisserotto, B. (2018). *Fisiología de peixes aplicada à piscicultura* (3ra ed.). Editorial UFSC.
- Barletta, M., Jaureguizar, A. J., Baigun, C., Fontoura, N. E., Agostinho, A. A., Almeida-Val, V. M. F., Val, A. L., Torres, R. A., Jimenes-Segura, L. F., Giarrizzo, T., Fabrè, N. N., Batista, V. S., Lasso, C., Taphorn, D. C., Costa, M. F., Chaves, P. T., Vieira, J. P., & Corrêa, M. F. M. (2010). Fish and aquatic habitat conservation in South America: A continental overview with emphasis on neotropical systems. *Journal of Fish Biology*, 76(9), 2118–2176. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02684.x>
- Berrosteguieta, I., Rosillo, J. C., Torres-Pérez, M., & Fernández, A. S. (2018). Caracterización histológica de adaptaciones de la retina de peces anuales *Austrolebias charrua*, en relación a cambios en la luminosidad en su ciclo de vida. *Acta Microscópica*, 27(1), 45–52.
- Cohen, S. (2019). *Estudio histológico e histoquímico del sistema digestivo de larvas de Merluccius hubbsi en diferentes etapas de su desarrollo ontogénico. Relación con la condición larval y las características ambientales* [Tesis doctoral no publicada]. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras, Argentina.
- Collazos-Lasso, L. F., Gutiérrez-Espinosa, M. C., & Restrepo-Betancur, L. F. (2014). Supervivencia de larvas de cachama blanca, *Piaractus brachipomus* Cuvier 1818, sometidas a cambios experimentales de temperatura. *Orinoquia*, 18(2), 193–197.

- Cuenca-Soria, C. A., Ortiz-Galindo, J. L., Tovar-Ramírez, D., Álvarez-González, C. A., Ochoa-Báez, R. I., & Murillo-Álvarez, J. I. (2013). Indicadores del desarrollo morfofuncional durante la ontogenia inicial de peces teleosteos: Una revisión. En L. E. Cruz-Suárez, D. Ricque-Marie, M. Tapia-Salazar, M. G. Nieto-López, D. A. Villareal-Cavazos, J. Gamboa-Delgado, & C. Álvarez-González (Eds.), *Contribuciones recientes en alimentación y nutrición agrícola* (pp. 376–404). Universidad Autónoma de Nuevo León.
- David-Ruales, C. A., Machado-Fracalossi, D., & Vásquez-Torres, W. (2018). Desarrollo temprano en larvas de peces, clave para el inicio de la alimentación exógena. *Revista Lasallista de Investigación*, 15(1), 180–194. <https://doi.org/10.22507/rli.v15n1a10>
- Díaz-Olarte, J., Marciales-Caro, L. J., Cristancho-Vásquez, F., & Cruz-Casallas, P. E. (2010). Comparación del desarrollo embrionario de *Piaractus brachyomus* (Serrasalmidae) y *Pseudoplatystoma* sp. (Pimelodidae). *International Journal of Morphology*, 28(4), 1193–1204. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-95022010000400033>
- Díaz, M. L. (2004). *Estudio inmonohistoquímico de los sistemas mediados por la hormona liberadora de la tirotrópina (TRH) en el sistema nervioso central y retina de anamniotas* [Tesis doctoral no publicada]. Universidade da Coruña.
- Dou, S., Masuda, R., Tanaka, M., & Tsukamoto, K. (2002). Feeding resumption, morphological changes and mortality during starvation in Japanese flounder larvae. *Journal of Fish Biology*, 60(6), 1363–1380. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb02432.x>
- Escobar, M. D., Ota, R. P., Machado-Allison, A., Andrade-López, J., Farias, I. P., & Hrbek, T. (2019). A new species of *Piaractus* (Characiformes: Serrasalmidae) from the Orinoco Basin with a redescription of *Piaractus brachyomus*. *Journal of Fish Biology*, 95(2), 411–427. <https://doi.org/10.1111/jfb.13990>
- Escobar, M. D., Farias, I. P., & Hrbek, T. L. (2022). Genetic comparison of populations of *Piaractus brachyomus* and *P. orinoquensis* (Characiformes: Serrasalmidae) of the Amazon and Orinoco basins. *Neotropical Ichthyology*, 20(3), e220056. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-2022-0056>
- Figuroa-Luna, J. L., Uribe, E. A., & Figuroa-Torres, J. (2021). Ventajas e inconvenientes del uso de alimento vivo en la nutrición de peces. *Inventio*, 14(33), 39–43.
- Foucher, C. A. M. (2012). *Efecto de una mezcla de L-aminoácidos en el comportamiento alimentario y crecimiento de alevines de primera alimentación de trucha arcoiris (Oncorhynchus mykiss)* [Tesis doctoral no publicada]. Pontificia Universidad Católica de Valparaíso.
- Gómez-Ramírez, E., Obando, M. J., Tovar, M. O., Caldas, M. L., & Hurtado, H. (2011). Estudio histológico del tracto digestivo del neón cardenal *Paracheirodon axelrodi* (Characidae). *International Journal of Morphology*, 29(3), 782–786. <https://dx.doi.org/10.4067/S0717-95022011000300018>
- González, R. (2001). El cultivo de la cachama. En H. Rodríguez-Gómez, P. V. Daza, & M. Carillo-Ávila (Eds.), *Fundamentos de acuicultura continental* (pp. 329–346). Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura.
- GraphPad Software. (2019). *GraphPad Prism* (version 8) [Software]. <https://www.graphpad.com>
- Hachero-Cruzado, I., Ortiz-Delgado, J. B., Borrega, B., Herrera, M., Navas, J. I., & Sarasquete, C. (2007, 24–28 de septiembre). *Organogénesis digestiva del parracho, Scophthalmus rhombus L.* [Presentación de artículo]. XI Congreso Nacional de Acuicultura “Cultivando el Futuro”, Galicia, España.
- Jaramillo, J. A., Gómez-Ramírez, E., Caldas, M. L., Rodríguez, D., & Hurtado, H. (2009). Histology and morphometry of dorsal root ganglia and their neurons in a fish of indeterminate growth the white cachama (*Piaractus brachyomus*). *Actualidades Biológicas*, 31(90), 43–52.
- Kolkovski, S. (2001). Digestive enzymes in fish larvae and juveniles-implications and applications to formulated diets. *Aquaculture*, 200, 181–201. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(01\)00700-1](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(01)00700-1)
- Lazo, J. P. (2000, 19–22 de noviembre). *Conocimiento actual y nuevas perspectivas en el desarrollo de dietas para larvas de peces marinos* [Presentación de artículo]. V Simposium Internacional de Nutrición Acuicola, Yucatán, México.
- López-López, V. V., Rodríguez-Montes de Oca, G. A., Galaviz, M. A., Román-Reyes, C., Medina-Hernández, E. A., Dabrowski, K., & Haws, M. C. (2015). Descripción histológica comparativa del desarrollo del sistema digestivo y visual de larvas de chame *Dormitator latifrons* (Pisces: Eleotridae). *Latin American Journal of Aquatic Research*, 43(3), 484–494. <http://dx.doi.org/10.3856/vol43-issue3-fulltext-10>
- López-Flórez, C., Ortíz-Ruiz, M. A., & Gómez-Ramírez, E. (2023). Effect of sublethal concentrations of glyphosate-based herbicides (Roundup Active®) on skin of the tropical frog (*Dendropsophus molitor*). *Environmental Science and Pollution Research*, 30, 109618–109626. <https://doi.org/10.1007/s11356-023-29816-8>
- Matsuoka, M. (2001). Development of sense organs in the Japanese sardine *Sardinops melanostictus*. *Fisheries Science*, 67(6), 1036–1045. <https://doi.org/10.1046/j.1444-2906.2001.00359.x>
- Mendoza, M. A., Comas-Corredor, J., & Romero-Hurtado, C. S. (2013). Estudio histológico del sistema digestivo en diferentes estadios de desarrollo de la cachama blanca (*Piaractus brachyomus*). *Revista de Medicina Veterinaria*, (25), 21–38. <http://dx.doi.org/10.19052/mv.2296>



- Moncaleano-Gómez, E., Sánchez, C., & Prieto-Mojica, C. (2018). Estudio histológico y morfológico del desarrollo embrionario del pez capitán de la sabana (*Eremophilus mutisii*). *Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica*, 21(2), 479–490. <https://doi.org/10.31910/rudca.v21.n2.2018.1073>
- Mukai, Y., Tuzan, A. D., Lim, L. S., Wahid, N., Sitti, M. S., & Senoo, S. (2008). Development of sensory organs in larvae of African catfish *Clarias gariepinus*. *Journal of Fish Biology*, 73(7), 1648–1661. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.02038.x>
- Muñoz, A., Caldas, M., & Giraldo, H. (2006). Análisis histomorfológico del sistema digestivo y glándulas anexas en alevinos de cachama blanca, *Piaractus brachyomus*. *Revista Facultad de Ciencias Básicas*, 2(1), 137–164.
- National Institutes of Health. (2021). *ImageJ* (versión 1.48) [Software]. <https://imagej.nih.gov/ij/>
- Oviedo-Montiel, H. J., Ortiz-Acevedo, Y. S., Estrada-Posada, A. L., Prieto-Guevara, M., & Yepes-Blandón, J. A. (2021). Desarrollo ontogénico y principales enzimas del sistema digestivo en fases tempranas de peces. *Orinoquia*, 25(2), 41–57. <https://doi.org/10.22579/201112629.707>
- Peña, R., Dumas, S., Villalejo-Fuerte, M., & Ortiz-Galindo, J. L. (2003). Ontogenetic development of the digestive tract in reared spotted sand bass *Paralabrax maculatofasciatus* larvae. *Aquaculture*, 219(1), 633–644. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(02\)00352-6](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(02)00352-6)
- R Core Team. (2020). *R: A language and environment for statistical computing* [Software]. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Ramírez-Espitia, E., Hurtado-Giraldo, H. & Gómez-Ramírez, E. (2020). Gross anatomy, histology and morphometry of the digestive tract in the fish *Pterophyllum scalare* (Perciformes: Cichlidae). *Revista de Biología Tropical*, 68(4), 1371–1383. <https://dx.doi.org/10.15517/rbt.v68i4.40393>
- Sabatés, A., Bozzano, A., & Vallvey, I. (2003). Feeding pattern and the visual light environment in myctophid fish larvae. *Journal of Fish Biology*, 63(6), 1476–1490. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2003.00259.x>
- Sala, R., Santamaría, C. A., & Crespo, S. (2005). Growth of organ systems of *Dentex dentex* (L) and *Psetta maxima* (L) during larval development. *Journal of Fish Biology*, 66(2), 315–326. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00580.x>
- Santamaría, C. A., Marín, M., Traveset, R., Sala, R., Grau, A., Pastor, E., Sarasquete, C., & Crespo, S. (2004). Larval organogenesis in common dentex *Dentex dentex* L. (Sparidae): histological and histochemical aspects. *Aquaculture*, 237, 207–228. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(04\)00174-7](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(04)00174-7)
- Sparre, P., & Venema, S. C. (1998). *Introduction to tropical fish stock assessment, Part 1: Manual*. Food and Agricultural Organization of the United Nations.
- Tesser, M. B. (2002). *Desenvolvimento do trato digestório e crescimento de larvas de pacu, Piaractus mesopotamicus (Holmberg, 1887) em sistemas de co-alimentação com náuplios de artemia e dieta microencapsulada*. *Dissertação* [Tesis de maestría no publicada]. Universidade Estadual Paulista.
- Vallejo-Gómez, S. (2024, 2 de septiembre). *Navegando hacia nuevos horizontes: El potencial de la piscicultura en Colombia*. ANeIA (Agronegocios, Industria alimentaria y Turismo de Naturaleza). <https://aneia.uniandes.edu.co/navegando-hacia-nuevos-horizontes-el-potencial-de-la-piscicultura-en-colombia/>
- Yúfera, M., & Darias, M. J. (2007). The onset of exogenous feeding in marine fish larvae. *Aquaculture*, 268, 53–63. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2007.04.050>
- Zárate-Hernández, R., Aguirre-León, A., Ortiz-Burgos, S., & Castillo-Rivera, M. (2007). Ecomorfología de peces estuarinos del Golfo de México. *Contactos*, 66, 12–20.
- Zavala, I. (2011). Caracterización bioquímica del consumo de reservas vitelinas en peces teleósteos de ontogenia indirecta. *Revista Electrónica de Veterinaria*, 12(3), 1–32.